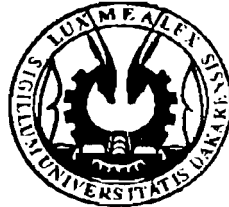


UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR
Faculté des Sciences et Techniques
Département de Biologie Végétale



THESE

Présentée par

Monsieur Djibril DJIGAL

pour l'obtention du

**DIPLOME DE DOCTEUR DE 3^{ème} CYCLE
DE BIOLOGIE VEGETALE**

**Sujet: Interactions entre la communauté microbienne du sol
(bactéries et champignons mycorhiziens) et les nématodes
bactérovores: effets sur la nutrition minérale et la croissance
de différentes plantes.**

Soutenue le 09 Octobre 2003

Devant le jury composé de:

Mr. Amadou Tidiane BA

Mr. Jean Luc CHOTTE

Mr. Tahir DIOP

Mr. Aliou GUISSSE

Mme Cécile VILLENAVE

Professeur à l'UCAD

Directeur de recherche à l'IRD

Maître-Assistant à l'UCAD

Maître-Assistant à l'UCAD

Chargée de recherche à l'IRD

Avant propos

Ce travail de recherche a été réalisé dans les laboratoires d'Ecologie Microbienne des sols Tropicaux et de Nématologie de l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) de Dakar. Je tiens à remercier les autorités scientifiques et administratives de cet institut pour avoir mis à ma disposition tous les moyens pour son bon déroulement.

J'exprime mes sincères remerciements au professeur Amadou Tidiane Bâ, Chef du Département de Biologie Végétale, pour l'intérêt qu'il porte à ce travail et pour sa disponibilité à présider le jury.

Ma profonde gratitude à Madame Cécile Villenave, qui m'a encadré dans ce travail. Sachez combien, je te suis reconnaissant pour la confiance que tu m'as accordée. Merci pour la rigueur et la bonne humeur que tu as su manifester tout au long de ce travail.

J'exprime aussi mes chaleureux remerciements à Monsieur Tahir Diop, co-encadreur de cette thèse. Merci Tahir pour l'intérêt et ton attachement dans ce travail que tu as suivi jusqu'au bout.

J'adresse ma reconnaissance à Monsieur Jean-Luc Chotte, qui a suivi ce travail avec attention. Toujours disponible, tes critiques et suggestions m'ont été d'un grand apport durant ces trois années de thèse.

Mes vifs remerciements à Monsieur Aliou Guissé, qui a accepté, malgré un calendrier très chargé, de faire partie du jury.

Mes remerciements s'adressent également à tous les chercheurs et ingénieurs de l'UR Interactions Biologiques dans les Systèmes Anthropisés tropicaux (UR IBIS): Alain Brauman, Seydou Sall, Mme Aminata Badiane, Komi Assigbetse; à tous les techniciens du laboratoire: les deux Oumar, Mariama Guèye, Moustapha, Mahécor, Ndèye Fatou, Traoré, Lamine Dieng, Mme Fatou Guèye, Saliou Faye, Hyacinthe, pour votre appui technique dans certaines phases de mes manipulations, et pour la bonne ambiance de travail qui existe au labo, et qui m'a permis d'avancer très vite dans mes travaux.

Toutes mes amitiés à Mansour Thiao, Anicet Manga, Amadou Sarr, Badara Hann, Mayécor Diouf; à mes collègues thésards: Michel Diouf, Mariama Diallo, Farma Ndiaye, Seyni Sané, Fatima NDiaye, Abdalah Diedhiou, Siré Diedhiou, John Logbo; aux jeunes

chercheurs: Yacine, Saliou, Daouda Ndiaye, Hassna, Adama Diouf, Vincelas Goudiaby et à l'ensemble de l'équipe de football.

Mes sincères remerciements à tous les techniciens du laboratoire de Nématologie: René Sarra, Doudou Diouf (reposez vous bien) et Samba Baïdy Ndiaye, Yaya Diabang, Jacques Hubert Diémé, Laurent, Juliette, Baldé.

J'adresse mes remerciements à tous les chercheurs du laboratoire de Microbiologie: Samba Sylla, Marc Neyra, Mamadou Guèye, Didier Lesieur, Diégane Diouf, et à l'ensemble des techniciens, et spécialement à Ousseynou Guèye.

Merci aussi à tous les étudiantes et étudiants en DEA, pour votre sympathie: Marie, Fatou guèye, Fidèle.

Je ne saurais oublier mes amis qui n'ont pas cessé de m'encourager: Mariama Dramé, Saliou Ndiaye, Mor Lo, Cheikh Touré, Mamadou Diaw, Yvan, Sandrine, Raky, Tida, Ramatoulaye, Bigué.

Merci à vous tous

**A ma mère
ma grand-mère
et toute la famille Djigal**

Résumé

Les interactions entre les nématodes bactérivores et le compartiment microbien des sols soudano-sahéliens et ses conséquences sur les flux d'azote minéral, la nutrition minérale et la croissance des plantes sont étudiées en microcosmes. Deux mois environ après leur inoculation, les nématodes présentent des densités 6 fois plus élevées sous le maïs (*Zea mays* L.) que dans le sol sans plante. Sous l'aubergine (*Solanum aegyptiacum*) et les Acacias étudiés (*Acacia seyal* et *Acacia holosericea*), les densités finales sont plus faibles qu'avec le maïs, mais plus élevée que dans le sol nu. Les densités de ces nématodes sont également réduites de 23% et de 72% respectivement en présence des champignons endomycorhiziens *Glomus aggregatum* et *Glomus intraradices*. Mais elles augmentent de 51% en présence du champignon ectomycorhizien *Pisolithus* sp. L'activité des nématodes réduit la densité bactérienne de 5% à 32% et la biomasse microbienne totale du sol de 2% à 18% à la fin des expériences. Par contre, elle induit une augmentation de l'activité phosphatasique d'environ 20%. La fréquence et l'intensité de mycorhization des plantes testées augmentent respectivement de 35% et 73% en présence des nématodes par rapport au témoin sans nématodes. Lorsqu'une plante est présente, les teneurs en azote minéral sont plus faibles en présence des nématodes. Cette baisse traduit pour certaines plantes une plus importante incorporation d'azote minéral en présence des nématodes. Le maïs présente une teneur en azote et une biomasse plus élevée en leur présence, contrairement à l'aubergine. Ces résultats montrent que l'activité des nématodes Cephalobidae est une source importante d'azote, disponible pour les plantes. Par ailleurs, ces nématodes peuvent être considérés comme des indicateurs de l'activité microbienne dans la rhizosphère des plantes.

Summary

The interactions between bacterial-feeding nematodes and the microbial compartment of the Soudano-sahelian soils and its effects on mineral nitrogen flows, the mineral nutrition and the growth of various plants were studied in microcosms. Two months approximately after their inoculation, the nematodes show densities 6 times higher under the maize (*Zea mays* L.) than in the control without plant. On the contrary, under aubergine (*Solanum aegyptiacum*) and Acacia (*Acacia seyal* and *Acacia holosericea*), the final densities were lower, although higher than in the control soil. The densities of these nematodes reduced by 23% and 72% respectively in the presence of the MVA *Glomus aggregatum* and *Glomus intraradices*. However, they increased by 51% in the presence of the ectomycorrhizal fungi *Pisolithus* sp. The activity of nematodes reduced the bacterial density from 5% to 32% and the total microbial biomass of soil from 2% to 18% at the end of the experiments. On the other hand, it induced an increase of phosphatase activity by about 20%. The frequency and the intensity of mycorrhization of the plants tested in the presence of the nematodes compared to the control without nematodes increased by 35% and 73% respectively. In the presence of nematodes, the mineral nitrogen contents were weaker where plants were present. This decrease suggests for some plants, incorporation of mineral nitrogen is higher in the presence of nematode. As opposed to aubergine, maize presented higher nitrogen content and a higher biomass in the presence of the nematodes. These results show that the activity of Cephalobidae nematodes is a significant source of nitrogen available for plants. In addition, these nematodes can be taken as indicators of the microbial activity in the rhizosphere of the plants.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE I: SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE	5
PREMIÈRE PARTIE: LE SOL, UN SYSTÈME ÉNERGÉTIQUE VIVANT	6
1. Les caractéristiques du sol.....	6
1.1. Les composantes du sol.....	6
1.1.1. La phase minérale.....	6
1.1.2. La phase organique.....	7
1.1.2.1. La fraction organique morte: la matière organique.....	7
1.1.2.2. La fraction organique vivante: les organismes du sol.....	9
1.1.3. La phase liquide.....	12
1.1.4. La phase gazeuse: atmosphère du sol.....	13
1.2. L'organisation du sol.....	13
1.2.1. La structure du sol.....	14
1.2.2. Les agrégats: micro-habitats du sol.....	14
1.2.3. La porosité du sol.....	14
2. Fonctionnement biologique du sol.....	15
2.1. Les réseaux trophiques du sol: rôle dans le flux des nutriments.....	15
2.2. Minéralisation et immobilisation.....	16
2.2.1. La minéralisation.....	16
2.2.2. Immobilisation des nutriments.....	17
2.3. Interactions biologiques dans le sol.....	18
2.3.1. Interactions entre populations microbiennes.....	18
2.3.2. Interactions entre les microorganismes et les plantes.....	19
DEUXIÈME PARTIE: LES NÉMATODES DU SOL.....	23
1. Les peuplements de nématodes du sol.....	23
1.1. Généralités.....	23
1.2. Ecologie des nématodes.....	23
1.3. Les différents groupes trophiques des nématodes du sol.....	24
1.3.1. Les nématodes phytophages.....	25
1.3.2. Les nématodes bactériovores.....	28
1.3.3. Les nématodes fongivores.....	28
1.3.4. Les nématodes prédateurs.....	29
1.3.5. Les nématodes omnivores.....	29
1.4. Importance écologique de la nématofaune dans le sol.....	30
2. Les nématodes bactériovores.....	31
2.1. Le groupe trophique.....	31
2.2. Cycle de vie et croissance des nématodes bactériovores.....	32
2.3. Distribution des nématodes bactériovores.....	33
2.4. Rôles des nématodes bactériovores.....	35
2.4.1. Nématodes bactériovores et cycle des nutriments.....	35
2.4.1.1. Effet des nématodes bactériovores sur le cycle du carbone.....	35
2.4.1.2. Effet des nématodes bactériovores sur le cycle de l'azote.....	36
2.4.1.3. Effet des nématodes bactériovores sur le cycle du phosphore.....	37

2.4.2.	Effet des nématodes sur la communauté bactérienne du sol.....	38
2.4.3.	Effet des nématodes bactérovores sur la croissance des plantes.....	40
CHAPITRE II:MATÉRIEL ET MÉTHODES		41
1.	Matériels biologiques	42
1.1.	Les sols	42
1.1.1.	Préparation du sols des expériences: élimination des nématodes	42
1.1.2.	Caractéristiques physico-chimiques des sols	42
1.2.	Les nématodes.....	43
1.2.1.	Les nématodes testés.....	43
1.2.2.	Culture des nématodes	43
1.3.	Les plantes	44
1.3.1.	Les plantes testées	44
1.3.2.	Prégermination et repiquage des plants	45
1.4.	Les champignons mycorhiziens	45
1.4.1.	Origine des champignons.....	45
1.4.2.	L'inoculum endomycorhizien	46
1.4.3.	L'inoculum ectomycorhizien	46
2.	Dispositifs expérimentaux.....	47
2.1.	Expérience 1: Interactions entre différentes espèces de nématodes bactérovores (4 types différents) et un champignon endomycorhizien: effet sur la communauté bactérienne du sol et le développement de différentes plantes.....	47
2.1.1.	Dispositif expérimental.....	47
2.1.2.	Paramètres mesurés	48
2.2.	Expérience 2 : Interactions entre <i>Zeldia punctata</i> et deux champignons endomycorhiziens: effets sur la communauté bactérienne du sol et le développement du maïs.	48
2.2.1.	Dispositif expérimental.....	48
2.2.2.	Paramètres mesurés	48
2.3.	Expérience 3: Interactions entre nématodes bactérovores (<i>Zeldia punctata</i> , <i>Cephalobus pseudoparvus</i>) et champignons endo- ou ectomycorhizien: effets sur le développement d' <i>Acacia holosericea</i>	49
2.3.1.	Dispositif expérimental.....	49
2.3.2.	Paramètres mesurés	49
2.4.	Expérience 4: Interactions entre <i>Zeldia punctata</i> et la communauté bactérienne du sol: effet sur la croissance et la nutrition minérale (N et P) du maïs.	49
2.4.1.	Dispositif expérimental.....	50
2.4.2.	Paramètres mesurés	50
2.5.	Expérience 5: Interactions entre différents nématodes bactérovores et la communauté bactérienne du sol: effets sur la croissance et la nutrition minérale (N et P) du maïs et de l'aubergine.	50
2.5.1.	Dispositif expérimental.....	50
2.5.2.	Paramètres mesurés	51

3. Méthodes analytiques.....	51
3.1. Analyses nématologiques	51
3.1.1. Densité des nématodes	51
3.1.2. Biomasse des nématodes.....	52
3.2. Compartiment microbien	52
3.2.1. Quantification du pool microbien: biomasse microbienne	52
3.2.2. Densité de bactéries cultivables.....	53
3.2.3. Mesure du dégagement de CO ₂ : respirométrie.....	53
3.2.4. Activité bactérienne: dosage des phosphatases alcalines.....	53
3.2.5. Structure de la communauté bactérienne	54
3.3. Azote minéral du sol.....	55
3.4. Taux de mycorhization des plantes	55
3.4.1. Détermination de l'intensité et de la fréquence d'endomycorhization	55
3.4.2. Détermination de la fréquence d'ectomycorhization	56
3.5. Croissance et nutrition minérale des plantes.....	56
3.5.1. Biomasses végétales fraîches et sèches	56
3.5.2. Teneur en azote des parties aériennes et racinaires	56
3.5.3. Teneur en phosphore des parties aériennes.....	56
3.6. Analyses statistiques.....	56
3.7. Récapitulatif des paramètres mesurés	57
CHAPITRE III: RÉSULTATS.....	58
1. Expérience 1: Interactions entre différentes espèces de nématodes bactérovores (4 types différents) et un champignon endomycorhizien: effet sur la communauté bactérienne du sol et le développement de différentes plantes.....	59
1.1. Densités finales de nématodes	59
1.2. Taux de mycorhization	60
1.3. Compartiment microbien	61
1.3.1. Biomasse microbienne	61
1.3.2. Densité des bactéries.....	61
1.3.3. Activité phosphatase alcaline	62
1.4. Azote minéral	63
1.5. Biomasse végétale des plantes	64
1.6. Teneur en azote et en phosphore de la plante: cas du maïs	65
1.7. Quantité d'azote et de phosphore exportée par la plante: cas du maïs.....	66
2. Expérience 2: Interactions entre <i>Zeldia punctata</i>, et deux champignons endomycorhiziens: effets sur la communauté bactérienne du sol et le développement du maïs.....	67
2.1. Densités finales de nématodes	67
2.2. Taux de mycorhization du maïs	67
2.3. Compartiment microbien: Biomasse microbienne et activité phosphatase	68
2.4. Azote minéral	69
2.5. Biomasse végétale du maïs.....	69
3. Expérience 3: Interactions entre nématodes bactérovores (<i>Zeldia punctata</i> et <i>Cephalobus pseudoparvus</i>) et champignons endo- ou ectomycorhizien: effets sur le développement d'<i>Acacia holosericea</i>.....	72
3.1. Densités finales des nématodes.....	72

3.2.	Taux de mycorhization d' <i>Acacia holosericea</i>	72
3.2.1.	Endomycorhization.....	72
3.2.2.	Ectomycorhization.....	73
3.3.	Compartiment microbien.....	73
3.3.1.	Biomasse microbienne.....	73
3.3.2.	Densité des bactéries.....	74
3.4.	Azote minéral.....	74
3.5.	Biomasse végétale d' <i>Acacia holosericea</i>	75
4.	Expérience 4: Interactions entre <i>Zeldia punctata</i> et la communauté bactérienne du sol: effet sur la croissance et la nutrition minérale (N et P) du maïs.	77
4.1.	Evolution des populations de <i>Z. punctata</i>	77
4.1.1.	Densité de nématodes	77
4.1.2.	Biomasse des nématodes.....	77
4.2.	Compartiment microbien.....	78
4.2.1.	Evolution de la densité de bactéries et de la biomasse microbienne	78
4.2.2.	Evolution de l'activité phosphatase et de la quantité de CO ₂	79
4.2.3.	Structure de la communauté bactérienne	80
4.3.	Evolution de la teneur en azote minéral	80
4.4.	Biomasse végétale et nutrition minérale du maïs.....	81
4.4.1.	Evolution de la biomasse végétale.....	81
4.4.2.	Evolution de la teneur et de la quantité d'azote dans le maïs	81
4.4.3.	Teneur et quantité de phosphore du maïs en fin d'expérience	82
5.	Expérience 5: Interactions entre différents nématodes bactéricivores et la communauté bactérienne du sol: effets sur la croissance et la nutrition minérale (N et P) du maïs et de l'aubergine.	83
5.1.	Evolution des populations des nématodes	83
5.1.1.	Densités des nématodes	83
5.1.2.	Biomasse individuelle moyenne des nématodes	84
5.1.3.	Biomasse des populations de nématodes	84
5.2.	Compartiment microbien.....	85
5.2.1.	Evolution de la densité de bactéries et de la biomasse microbienne	85
5.2.2.	Evolution de l'activité phosphatase.....	86
5.2.3.	Structure de la communauté bactérienne	87
5.3.	Evolution de l'azote minéral	89
5.4.	Biomasse végétale des plantes et nutrition minérale du maïs.....	89
5.4.1.	Evolution de la biomasse végétale.....	89
5.4.2.	Evolution de la teneur et de la quantité d'azote du maïs	90
5.4.3.	Teneur et quantité de phosphore en fin d'expérience.....	91
6.	Résultats transversaux.....	93
6.1.	Effets de la présence de plantes et de champignons mycorhiziens dans le sol sur la multiplication des nématodes.....	93
6.2.	Effet des nématodes sur le compartiment microbien	94
6.3.	Effet des nématodes sur la teneur en azote minéral du sol	94
6.4.	Effet des nématodes sur la biomasse végétale produite	95
6.5.	Effet des nématodes sur la teneur N et la quantité d'azote incorporée dans les plantes	97
6.6.	Bilan d'azote dans le système sol / plante pour les différentes expériences	97

CHAPITRE IV: DISCUSSION.....	99
1. Relation densité de nématodes / présence des plantes	100
2. Interactions Nématodes / champignons mycorhiziens: effet sur la symbiose mycorhizienne.	101
3. Impact des nématodes cephalobidae sur le compartiment microbien	103
4. Relations nématodes et flux d'azote dans le sol.....	106
5. Impact des nématodes sur la nutrition minérale et la croissance des plantes.	107
 CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....	 109
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	112

INTRODUCTION

La diminution des potentialités agronomiques des sols sahéliens est un problème préoccupant depuis plusieurs décennies. De nombreuses techniques ont été étudiées pour faire face à ce fléau: jachères, agroforesterie (introductions d'acacias australiens), apport d'engrais minéraux ou organiques (Pieri, 1989; Diouf, 1990; De Rouw, 1998; Harmand et Njiti, 1998; Masse *et al.*, 1998). Cependant les principales stratégies préconisées (fertilisation minérale ou organique, jachère améliorée, rotation culturale, utilisation de plantes de couverture comme les légumineuses, parcage) permettent de produire plus, mais ne sont pas suffisantes pour maintenir durablement la fertilité des sols sahéliens. On assiste encore à une dégradation des terres, dégradation physico-chimique ou biologique, qui se traduit souvent par une baisse des réserves de matière organique et des nutriments nécessaires à la croissance des plantes.

Généralement, le fonctionnement biologique du sol est peu pris en compte dans la mise au point de ces stratégies, en raison d'une méconnaissance des déterminants qui influencent ce fonctionnement. Pourtant, celui-ci est particulièrement important dans les écosystèmes naturels et les agrosystèmes à faibles apports d'intrants de la zone soudano-sahélienne. Il est à l'origine d'un grand nombre de processus (décomposition et minéralisation des nutriments) qui conduit à la disponibilité des nutriments nécessaires aux végétaux.

Le fonctionnement des sols est lié en grande partie aux organismes vivants (racines, macrofaune, microfaune, microorganismes), aux relations biologiques qui s'établissent entre ces différents organismes, et aux relations qu'entretiennent ces organismes avec les constituants organiques et minéraux du sol. Ceux, dont l'activité ou les interactions favorisent la libération d'éléments minéraux directement assimilables par les plantes, ont un rôle essentiel dans son fonctionnement. Les interactions entre les nématodes et la population microbienne suscitent un intérêt particulièrement important, notamment en ce qui concerne les flux d'azote dans le sol.

En effet, les microorganismes (bactéries, champignons) sont au centre des processus de transformation et de libération de l'azote. Les nématodes qui constituent le groupe le plus abondant de la faune du sol jouent, par leur activité de nutrition sur les microorganismes, un rôle important sur les flux d'azote dans le sol. Ils forment un peuplement extrêmement diversifié tant au niveau taxonomique (Freckman, 1988; Bongers et Bongers, 1998; Yeates et Bongers, 1999) qu'au niveau trophique (Yeates, 1987). Les grands groupes trophiques sont les nématodes phytophages, bactérivores, fongivores, omnivores et prédateurs (Yeates *et al.*,

1993a). Les nématodes sont donc présents à tous les niveaux trophiques de la chaîne alimentaire du sol (Wasilewska, 1997). Ils sont connus pour être de bons indicateurs des changements du milieu sol-plante (Korthals *et al.*, 1990, Yeates et King, 1997; Wasilewska, 1998; Pate *et al.*, 2000; Villenave *et al.*, 2001).

Contrairement aux nématodes phytophages qui ont un effet le plus souvent négatif sur les rendements des plantes cultivées (Taha et Kassab, 1980; Germani *et al.*, 1981; Baujard *et al.*, 1995), les autres groupes de nématodes, particulièrement les bactérivores et les fongivores interviennent de manière positive dans beaucoup de processus qui se déroulent dans le sol, notamment dans la minéralisation des nutriments (Yeates, 1987).

Plusieurs expériences, en milieu tempéré, montrent que les nématodes peuvent affecter significativement l'activité de la microflore, la respiration du sol et la minéralisation de l'azote. Ainsi des expériences en laboratoire ont démontré que la prédation des bactéries par les nématodes bactérivores et celle des champignons par les nématodes fongivores permettaient d'augmenter la croissance des végétaux (Ingham *et al.*, 1985; voir articles dans Ingham *et al.*, 1985). Par ailleurs, une relation positive entre le nombre total de nématodes libres et la productivité des pâturages a été mise en évidence par Yeates (1987). En effet, les processus de prédation s'accompagnent d'une libération d'azote minéral représentant, dans certaines conditions agropédologiques, près de 25 à 30 % de l'azote minéral présent dans le sol (Verhoef et Brussaard, 1990, Ekschmitt *et al.*, 1999). Ces organismes, en excréant de l'azote sous forme minérale (Hunt *et al.*, 1987; Bouwman *et al.*, 1994), induisent un surplus de minéralisation qui permet une augmentation significative de la croissance des plantes. Ils jouent un rôle important de régulateur de la disponibilité de cet élément pour les cultures (Hassink *et al.*, 1994).

L'abondance des nématodes bactérivores est positivement corrélée à la productivité microbienne (Baath *et al.*, 1981). En libérant dans le milieu certaines substances de croissance, les nématodes peuvent stimuler la croissance bactérienne (Arpin *et al.*, 1980; Bouwman *et al.*, 1994).

Par ailleurs, certaines études font état de la multiplication des nématodes bactérivores dans des cultures pures de champignons mycorhiziens (Gupta *et al.*, 1979; Procter, 1986; Ruess et Dighton, 1996). Mais les relations entre les nématodes bactérivores et la symbiose mycorhizienne n'ont pas encore été étudiées, alors qu'elles peuvent s'avérer importantes pour la croissance des plantes. D'autant plus que, les nutriments provenant de l'activité des nématodes peuvent être absorbés par les champignons mycorhiziens et transférés à la plante (Bakhtiar *et al.*, 2001). Ces deux types d'organismes peuvent donc avoir des effets positifs sur

la nutrition et la croissance des plantes, en est-il de même lorsqu'ils sont présents simultanément, y a-t-il synergie ou antagonisme entre eux ?

Le rôle des nématodes bactérivores dans les sols sableux tropicaux n'a pas encore été étudié. Or, l'activité de ces organismes peut avoir des répercussions importantes sur l'activité microbienne, la minéralisation de l'azote et la croissance des plantes principalement lorsque la minéralisation par la microflore seule est insuffisante pour faire face aux besoins de la plante (Ingham *et al.*, 1985; Ferris *et al.*, 1997). Cette situation est celle des sols sahéliens, sols pauvres où la microflore est en nombre très faible.

Du fait de l'importance du processus de minéralisation de la matière organique du sol dans la fourniture d'azote minéral et des autres nutriments pour la croissance des plantes dans les agrosystèmes à faible apport d'intrants, il est fondamental de comprendre le rôle de ces organismes.

En effet dans le bassin arachidier sénégalais, les nutriments nécessaires au développement des plantes cultivées proviennent majoritairement du sol. Par ailleurs, dans les sols de cette zone, les peuplements de nématodes sont dominés par les nématodes bactérivores et plus particulièrement par la famille des Cephalobidae, qui représente environ 40% de la nématofaune totale (Villenave *et al.*, 2001).

Notre objectif est de déterminer i) les relations entre plusieurs espèces de nématodes bactérivores de la famille des cephalobidae et la communauté microbienne du sol ii) si les interactions entre ces organismes influencent la minéralisation de l'azote iii) et les conséquences de ces interactions sur la nutrition minérale (azote et phosphore) et la croissance de jeunes plantes.

Les expériences mises en place nous permettront de tester les hypothèses spécifiques suivantes:

- ✓ l'activité et la croissance bactériennes sont stimulées en présence des nématodes bactérivores;
- ✓ le retour de l'azote minéral immobilisé par les microorganismes dans le sol est plus rapide en présence des nématodes bactérivores;
- ✓ la présence des nématodes bactérivores permet l'augmentation de l'assimilation de l'azote par la plante (plus forte biomasse, plus forte teneur en N);
- ✓ L'effet des nématodes sur le développement des plantes dépend:
 - de l'activité des nématodes (densité, espèces de nématodes en présence);

-de la plante: les plantes exigeantes profiteront mieux du surplus de minéralisation due à l'activité des nématodes;

- ✓ Lorsque la plante est colonisée par les champignons mycorhiziens (endomycorhization ou ectomycorhization), l'activité des nématodes est à l'origine d'un bénéfice pour sa nutrition minérale et sa croissance.

CHAPITRE I: SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

PREMIERE PARTIE: LE SOL, UN SYSTEME ENERGETIQUE VIVANT

1. LES CARACTERISTIQUES DU SOL

Le sol est un milieu polyphasique composé d'une phase solide (minérale et organique), d'une phase liquide, d'une phase gazeuse et colonisé par des organismes vivants. Il est traversé par des flux d'énergie et de matière dont la régulation est en grande partie assurée par les communautés vivantes qui le colonisent. C'est un milieu organisé et cette organisation, qui influe directement sur l'ensemble des propriétés du sol, dépend des interactions bio-organo-minérales.

1.1. Les composantes du sol

Les propriétés et le fonctionnement du sol, qu'il soit naturel ou cultivé, sont largement déterminés par les propriétés individuelles de ses constituants et par leurs proportions relatives.

1.1.1. La phase minérale

C'est la fraction la plus importante du sol, elle peut représenter entre 93 à 95% du poids total du sol. Elle est composée de différentes particules minérales élémentaires. La proportion relative de ces particules définit la texture du sol ou composition granulométrie. Ces particules élémentaires ne sont généralement pas indépendantes, mais agrégées en unités structurales sous l'effet des liants organiques ou minéraux (Callot *et al.*, 1982). La détermination de la texture du sol nécessite donc la destruction de ces unités et l'individualisation des particules. Ces particules sont réparties en fonction de leur taille de la façon suivante: les sables grossiers (0,2 mm à 2 mm), les sables fins (50 μm à 0,2 mm ou 200 μm), les limons grossiers (de 25 μm à 50 μm), les limons fins (2 μm à 25 μm), et les argiles (<2 μm).

La texture constitue une importante caractéristique du sol, elle influence plusieurs aspects de son fonctionnement comme la quantité d'eau retenue par le sol, ses capacités d'échange d'électrolytes et de cations. Les sols à texture fine ont une faible aptitude à l'infiltration mais une grande capacité d'accumuler et de fournir de l'eau que les sols à texture grossière. La texture du sol agit aussi sur la distribution et l'activité des organismes du sol et sur leurs interactions (Lavelle et Spain, 2001). Par exemple, elle influence la survie des bactéries, en

affectant leur niveau de protection contre les nématodes ou les protozoaires (Van Overbeek et Van Elsas, 1997). Hassink *et al.* (1994) montrent que la pression de prédation des nématodes bactérivores sur les bactéries est plus élevée dans les sols sableux que dans les sols limoneux et argileux.

En terme de fonctionnement du sol, les argiles constituent le groupe le plus important des particules minérales du sol (Callot *et al.*, 1982; Lavelle et Spain, 2001). De nature très variés, les minéraux argileux jouent un rôle très important soit directement ou indirectement dans la plupart des processus et interactions du sol. Ce sont des minéraux chargés qui fournissent une surface d'absorption pour beaucoup de molécules organiques ou inorganiques (Tate, 1995; Stotzky, 1997; Lavelle et Spain, 2001). Par exemple, les argiles phyllosilicates qui forment avec la matière organique les colloïdes du sol retiennent les nutriments et les cations basiques (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ et Na^+) et acide (H^+ et Al^{3+}) dans le sol. Elles ont donc une importance capitale dans la nutrition des plantes. Les argiles interagissent avec une grande variété de composés organiques (carbonhydrates phosphatés, nucléotides, acides humiques et fulviques, composées aromatiques etc...) et inorganiques pour former par exemple des unités structurales de toutes tailles qui stabilisent le sol et agissant ainsi sur les mouvements de l'eau et l'aération du sol (Tate, 1995).

1.1.2. La phase organique

Cette phase organique peut être divisée entre la fraction organique morte et la fraction organique vivante.

1.1.2.1. La fraction organique morte: la matière organique

Le sol renferme une diversité de matériaux organiques inertes regroupés sous le terme de matière organique du sol. Cette dernière inclut les restes des animaux, des plantes et des microorganismes dans tous les stades de fragmentation et de décomposition. D'autres composés, qui proviennent directement des matériels biologiques (exsudats et lysats des racines des plantes; fèces, excréments et sécrétions des animaux; mucus cutané des vers de terre et gels produits par les microorganismes) appartiennent à ce groupe (Lavelle et Spain, 2001).

Cette diversité de matériels composant la matière organique fait que ses propriétés chimiques sont variables, et dépendantes de la proportion relative de ses composantes. Elle peut être

scindée en diverses fractions selon leurs degrés de décomposition dans le sol (Lavelle et Spain, 2001).

-*La fraction organique labile*: composés de matériels organiques simples qui peuvent être facilement assimilés par les organismes du sol. Les polysaccharides solubles dans l'eau, libérés par la litière, les exsudats racinaires et les mucus des vers de terre sont des exemples de cette fraction. La biomasse microbienne, qui peut constituer entre 1 et 5% du carbone organique du sol, est considérée comme faisant partie de ce pool de matière organique labile, mais elle est moins labile que les polysaccharides solubles et les exsudats racinaires.

-*La fraction organique meuble ou légère* formée par les racines en décomposition et les litières des feuilles. Cette fraction a un temps de séjour dans le sol plus long que les composantes labiles. Elle peut s'accumuler pendant longtemps en fonction des conditions climatiques dans le sol, et de la présence d'invertébrés décomposeurs actifs. Cette fraction peut former entre 5 à 73% du carbone total du sol (Theng *et al.* 1989, cité par Lavelle et Spain, 2001). Elle est dominée chimiquement par les polysaccharides condensés comme la lignine et la cellulose.

-*La fraction organique lourde*: composée de substances humiques qui sont liées aux constituants minéraux pour former des structures organo-minérales. Les substances humiques sont caractérisées par leur importante richesse en carbone (50% ou plus) incorporé à l'intérieur de structures aromatiques. Elles proviennent de la dégradation des matériels phénoliques comme la lignine et les polyphénols contenus dans le matériel végétal originel. Seuls les microorganismes (champignons et bactéries) pourvus d'un complexe enzymatique très particulier sont capables de dégrader ces composants.

Les matières organiques du sol ont de multiples propriétés qui leur confèrent une fonction primordiale dans les agro-écosystèmes. Ces propriétés en font une composante essentielle de la fertilité du sol (Feller, 1995; Balesdent, 1996). Elles jouent un rôle important dans la fertilité chimique du sol (réserves d'énergie et d'éléments nutritifs: carbone, azote, phosphore, soufre ; réserve de bases disponibles: calcium, potassium, magnésium), dans la fertilité physique du sol (cohésion des autres constituants du sol, aération du sol, infiltration de l'eau, résistance au compactage, réserve en eau) et dans la fertilité biologique du sol en stimulant l'activité microbienne du sol, puisqu'elles constituent les substrats énergétiques des organismes hétérotrophes du sol (Balesdent, 1996) favorisant indirectement la prolifération des prédateurs microbiens, comme les nématodes (Freckman, 1988).

L'activité des microorganismes et des nématodes est particulièrement élevée dans les zones riches en matériels organiques comme la rhizosphère, la litière etc...(Griffiths *et al.*, 1992).

1.1.2.2. La fraction organique vivante: les organismes du sol

Le sol est un milieu vivant où se développe une activité biologique très intense. C'est un assemblage d'organismes extrêmement divers et interagissant, qui régule les processus de décomposition de la matière organique et du cycle des nutriments (Bardgett et Griffiths, 1997).

Les microorganismes du sol

Les microorganismes du sol sont constitués de 5 principaux groupes: les virus, les bactéries, les actinobactéries, les champignons et les algues. Mais les bactéries, les actinobactéries et les champignons représentent l'essentiel de la biomasse microbienne du sol (Focht et Martin, 1979; Lavelle et Spain, 2001).

✓ Les bactéries

Ce sont des procaryotes unicellulaires de formes très diverses. Leur taille peut varier entre 0,3 et 3 μm . Leur classification était habituellement basée sur des caractères phénotypiques incluant par exemple la morphologie des cellules (bâtonnets, cocci, bacilles...), la structure de la paroi cellulaire (gram positif, gram négatif), la présence d'endospores, la mobilité des cellules et la position des flagelles (Berthelin et Toutain, 1979; Lavelle et Spain, 2001), et aussi sur des groupes nutritionnels (hétérotrophes et autotrophes). Mais c'est la classification en groupe fonctionnel qui est souvent préférée, parce qu'elle donne plus d'informations (Berthelin et Toutain, 1979; Lavelle et Spain, 2001). Cette classification divise les bactéries en 4 groupes selon la source d'énergie utilisée (énergie lumineuse ou des réactions rédox) et la nature du donneur d'électron (organique ou minéral): les photolithotrophes, les photo-organotrophes, les chémolithotrophes et les chémo-organotrophes.

Les bactéries sont ubiquistes et elles présentent des populations très abondantes dans le sol, mais leur activité est principalement concentrée dans les premiers cm du sol. Elles constituent avec les champignons la biomasse dominante du sol (Anderson et Domsch, 1978; Christensen et Funck-Jensen, 1989). C'est également une population très diversifiée avec une estimation de 30000 espèces dans le sol (Hawksworth et Mound, 1991).

Les bactéries hétérotrophes constituent les types dominants dans le sol. De par leurs consommation et minéralisation des matériels organiques, elles représentent la plupart des flux d'énergie à travers le sol (Berthelin et Toutain, 1979; Focht et Martin, 1979; Bakken, 1997). Ces microorganismes interviennent dans un grand nombre de processus et d'interactions mutualistes ou antagonistes avec les autres organismes du sol. Elles jouent un

rôle fondamental dans les cycles de l'azote (ammonification, nitrification, dénitrification, fixation symbiotique de N₂), du carbone (décomposition et minéralisation) du phosphore, du soufre, et dans le recyclage des déchets et des polluants comme les pesticides (Leung *et al.*, 1997; Toop *et al.*, 1997). Elles interviennent également dans le maintien de la structure du sol, par la formation d'agrégats.

✓ *Les actinobactéries*

Ils forment le groupe des actinomycètes. Ce sont des bactéries filamenteuses hétérotrophes et la plupart sont des gram-positifs. Ces bactéries possèdent un mycélium ramifié dont le diamètre (0,5-1,5µm) est plus fin que celui des champignons (Berthelin et Toutain, 1979). Leur classification est basée sur la structure de l'appareil végétatif (bâtonnets ou mycéliums); sur le mode de reproduction (fragmentation, formation de conidies végétatives ou sporanges). Les actinomycètes sont des décomposeurs primaires des matières végétales résistantes comme l'écorce, les feuilles et les tiges. Ils sont particulièrement efficaces dans la dégradation de la cellulose, de la chitine, et de la lignine. Les espèces du genre *Frankia* forment des symbioses fixatrices d'azote en association avec les Casuarinacées et d'autres plantes supérieures (Stolp, 1988; Normand *et al.*, 2000; Lavelle et Spain, 2001). Ces bactéries ont aussi d'autres capacités métaboliques très importantes, comme la production de pigments et d'antibiotiques (Stolp, 1988).

✓ *Les champignons*

Les champignons sont des eucaryotes dotés d'une structure filamenteuse végétative appelée mycélium. La plupart sont des Eumycètes, ils ont une membrane chitineuse, et leur organe reproducteur est dépourvu de flagelles. Les Eumycètes sont constitués de quatre principaux groupes qui diffèrent par la structure de leur mycélium et de leur organe reproducteur survivant dans le sol: les Zygomycètes, les Ascomycètes, les Basidiomycètes et les Deutéromycètes (Lavelle et Spain, 2001). La majorité des grands groupes taxonomiques de champignons sont hébergés dans le sol (Thorn, 1997). Les champignons présentent une grande diversité, et des études récentes estiment le nombre d'espèces à 1,5 millions approximativement (Hawksworth et Mound, 1991).

Les champignons sont souvent dominants dans les sols naturels en terme de biomasse (Shields *et al.*, 1973). Dans certains sols, leur biomasse qui constitue une portion importante du pool de nutriment, peut être plus importante que celle de tous les autres microorganismes, plantes et animaux réunis (Anderson *et al.*, 1978; Nannipieri *et al.*, 1978). Les champignons

jouent des rôles très importants dans les cycles des nutriments du sol (Bloem *et al.*, 1994; Thorn, 1997) notamment dans la décomposition de la matière organique. Ils sont aussi impliqués dans les chaînes alimentaires complexes du sol, par leurs interactions trophiques avec la faune et les autres microorganismes du sol, comme source de nourriture mais aussi comme parasites ou prédateurs. Ils interviennent dans un grand nombre d'interactions mutualistes et ont une part importante dans plusieurs relations commensales et compétitives avec les autres organismes du sol. Les champignons jouent un rôle dans le recyclage des déchets, des sécrétions chimiques et excréments des racines des plantes, des animaux et des microorganismes (Moore et De Ruiter, 1991; De Ruiter *et al.*, 1993).

La faune du sol

En plus des microorganismes, le sol héberge beaucoup d'invertébrés, dont les activités nutritionnelles régissent l'action de la microflore et régulent les flux d'énergie et de nutriments (Bardgett et Griffiths, 1997). Les invertébrés qui composent la faune du sol peuvent être différenciés selon leur taille en 3 groupes (Swift *et al.*, 1979).

-La microfaune dont la taille est inférieure à 200 μm , elle regroupe essentiellement les nématodes et les protozoaires. Ces derniers ont un impact très important sur les microorganismes du sol, et sur la minéralisation des nutriments (Griffiths *et al.*, 1992; Griffiths, 1994; Ferris *et al.*, 1998; Ekschmitt *et al.*, 1999).

-La mésofaune dont la taille est comprise entre 200 μm et 1 cm. Ce groupe est composé principalement par les acariens et les colomboles.

-La macrofaune qui regroupe les organismes dont la taille est supérieure au centimètre. Dans les sols tropicaux, la macrofaune est dominée essentiellement par les termites et les vers de terres (Lavelle *et al.*, 1990). Ils sont qualifiés d'ingénieurs du sol en raison de leurs impacts sur les caractéristiques physiques du sol (Jones *et al.*, 1994). Les termites champignonistes et les humivores constituent les groupes dominants dans les jachères de la zone semi-aride du Sénégal (Chotte *et al.*, 2001). Deux espèces de ces groupes (*Cubitermes niokolensis* (humivore) et *Macrotermes bellicosus* (champignoniste) ont suscité un intérêt particulier dans cette zone. Les constructions de *Cubitermes niokolensis* peuvent être considérées comme des accumulations d'éléments de fertilité du sol: argiles, limons, matière organique et minéraux nutritifs (Brauman *et al.*, 2000; Fall, 2002; Sall *et al.*, 2002).

Les organes souterrains des végétaux

Le sol est aussi colonisé par les organes souterrains des végétaux, principalement par les racines. La présence de ces organes entraîne de multiples conséquences sur les autres communautés vivantes mais aussi sur les caractéristiques physico-chimiques des sols. Au cours de leur croissance, les racines exercent une forte pression sur les particules minérales, entraînant leur réorganisation (Foster, 1988). Conjointement, elles exsudent des composés organiques qui favorisent la formation d'agrégats. Les exsudats et les débris racinaires sont la source de 30 à 40% des entrées organiques dans la grande majorité des écosystèmes terrestres. Et à cause de ces entrées, la rhizosphère constitue une zone d'activité microbienne très active (Coleman *et al.*, 1978b; Bottner et Billes, 1987; Sorensen, 1997). Cette zone du sol, située immédiatement au contact des racines, héberge une grande diversité de microorganismes (Bottner et Billes, 1987), et beaucoup d'invertébrés comme les nématodes et les protozoaires (Griffiths *et al.*, 1999).

La production de matériels mucilagineux et l'exsudation de composés carbonés solubles (sucres, acides aminés, acides organiques etc...) jouent un rôle important dans la colonisation racinaire et le maintien de la croissance microbienne dans la rhizosphère (Sorensen, 1997). La quantité et la composition des exsudats varient selon les espèces de plantes (Sorensen, 1997; Olsson et Alstrom, 2000; Lavelle et Spain, 2001), entraînant des taux de prolifération microbienne différents (Graystone *et al.*, 1996). Ces exsudations peuvent influencer indirectement l'activité des prédateurs des microorganismes rhizosphériques.

1.1.3. La phase liquide

L'eau peut être présente dans les sols à l'état solide, gazeux et dans sa forme habituelle à l'état liquide (Lavelle et Spain, 2002). L'état liquide de l'eau se présente sous trois formes (Frontier et Pichod-Viale, 1995): l'eau libre des fissures, à laquelle s'ajoute l'eau de ruissellement superficiel; elles circulent en entraînant une partie des composés du sol; l'eau interstitielle ou de percolation, circulant entre les grains du sol et constituant les nappes phréatiques; l'eau d'imbibition qui est soit adsorbée à la surface des grains, soit absorbée par certains corps hygroscopiques comme les argiles.

L'eau qui circule dans les pores du sol (eau de percolation) véhicule une grande diversité de matériels dissous ou en suspension: organiques, inorganiques, organo-minéral. Les échanges ioniques entre l'eau et le substrat solide, en particulier les argiles constituent une des fonctions du sol les plus importantes pour la nutrition végétale (Frontier et Pichod-Viale, 1995).

Comme les composants majeurs des constituants du sol, l'eau est considérée comme une ressource. Sa disponibilité dans le temps et dans l'espace, les compétitions qui surviennent entre les organismes et l'énergie déployés par les plantes et les autres organismes pour l'absorber dans les pores du sol, sont des caractéristiques importantes, contrôlant l'activité dans le sol (Lavelle et Spain, 2002).

L'eau conditionne l'activité biologique et la plupart des processus physico-chimiques qui se produisent dans le sol (Stotzky, 1997; Lavelle et Spain, 2001). C'est aussi le facteur physico-chimique le plus important qui affecte les organismes dans le sol. La présence d'une couche d'eau est nécessaire à la survie des bactéries. C'est également le cas de certains invertébrés comme les nématodes et les protozoaires, qui sont considérés comme des organismes aquatiques puisqu'ils vivent dans les films d'eau qui entourent les particules du sol.

1.1.4. La phase gazeuse: atmosphère du sol

Un mélange de gaz et de vapeur d'eau forme l'atmosphère à l'intérieur des pores du sol. Les plus importants de ces gaz sont le l'O₂ provenant de l'atmosphère et le CO₂ provenant des respirations et fermentations des organismes du sol et des organes non chlorophylliens des plantes supérieures (Frontier et Pichod-Viale, 1995). Les taux de CO₂ (0,3-3,0%) y sont aussi plus élevés que ceux de la surface du sol. L'O₂ doit diffuser rapidement dans le sol pour répondre aux besoins respiratoires des racines et des microorganismes, le CO₂ aussi doit être capable de diffuser à l'extérieur (Lavelle et Spain, 2001). A part, le CO₂ et l'O₂, une variété d'autres gaz (N₂O, CH₄, H₂, CO...) est présente dans l'atmosphère du sol. Ils peuvent servir de substrats ou d'inhibiteurs à l'activité des microorganismes. La composition de l'atmosphère du sol est cruciale pour la croissance des plantes et l'activité des organismes.

1.2. L'organisation du sol

Elle confère au sol un certain nombre de propriétés qui agissent sur les microorganismes et les autres composants vivants du sol mais également sur leurs interactions et sur les différents processus qui s'y déroulent. Les propriétés de l'écosystème du sol ne sont pas seulement un produit de la nature de ses composants physique, biologique et chimique, mais ils sont aussi modifiés par les interactions de ces entités (Tate, 1995).

1.2.1. La structure du sol

La structure du sol peut être définie comme le regroupement de particules primaires du sol en de larges unités de composés d'origine, de taille et de forme différentes (Lavelle et Spain 2001). Ces unités sont séparées entre elles par les espaces poreux, lesquels permettent les mouvements d'eau et les échanges gazeux avec l'atmosphère. Ces unités structurales peuvent résulter du découpage du sol par des fissures provoquées par des contraintes mécaniques dues, soit aux variations de volume, à l'humidification (gonflement) ou à la dessiccation, soit au travail du sol (Callot *et al.*, 1982; Lavelle et Spain 2001). Ils peuvent aussi provenir directement ou indirectement de l'action biologique de la faune et de la flore du sol ainsi que de l'activité racinaire (Oades, 1993).

La structure du sol a une importance considérable sur son fonctionnement. D'une part, elle détermine la pénétration des racines dans le sol, d'autre part, elle agit sur les déplacements d'eau, d'éléments nutritifs de la masse du sol vers les racines (Callot *et al.*, 1982; Lavelle et Spain, 2001). La structure du sol influence également la distribution et l'activité des organismes du sol à travers son impact sur la circulation de l'eau, la distribution de la matière organique et des éléments nutritifs ou fournissant des habitats ou refuges favorables aux organismes du sol (Lavelle et Spain, 2001). La structure du sol agit directement sur les nématodes, en limitant leur déplacement. Elle les affectent aussi indirectement, à travers la disponibilité de l'eau, de l'O₂ et de substrats (Nicholas, 1975).

1.2.2. Les agrégats: micro-habitats du sol

Les minéraux argileux n'existent généralement pas sous forme libre dans le sol, mais seulement en couches, ou en revêtements sur les particules de sables et de limons, ou aussi en unités orientées entre ces particules et associées à la matière organique du sol. Les agrégats du sol sont des combinaisons de composés organiques et minéraux du sol, rassemblés en micro (<50 µm de diamètre) et macroagrégats (>50 µm de diamètre en moyenne). Reliés par des filaments mycéliens, ils ont la caractéristique de ne pas se disperser dans l'eau. De part leur constitution physique, leur composition chimique et biologique, ils représentent dans le sol des micro-habitats très importants pour les procaryotes.

1.2.3. La porosité du sol

L'empilement des particules de sol dans les agrégats et aussi des agrégats dans le sol, laisse une certaine quantité de vides qui constitue la porosité du sol (Callot *et al.*, 1982) dans

laquelle gaz et liquide peuvent circuler. La taille et la forme des pores, le potentiel hydrique de l'eau, la présence de substrats (carbone assimilable, organismes proies etc...) dans ces pores et leurs conditions d'aération sont autant de facteurs qui contrôlent la distribution et l'activité des organismes dans le sol.

La porosité du sol constitue un facteur important dans les relations trophiques dans les sols, notamment dans les relations nématodes, populations microbiennes et minéralisation de l'azote (Hassink *et al.*, 1993; 1994). La taille des pores détermine les mouvements des nématodes, agissant ainsi sur leur activité prédatrice. Pour Quénéhervé et Chotte (1996), les pores inter-agrégats offrent plus d'espace convenable pour la mobilité des nématodes que les pores intra-agrégats. Ces espaces inter-agrégats correspondent à une niche transitoire, où les nématodes migrent vers leur source de nourriture (Neher *et al.*, 1999).

2. FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE DU SOL

Le sol est un système énergétique vivant où se développe une très grande activité. Plantes, animaux et microorganismes mêlent constamment leurs activités et régissent les processus biologiques comme la décomposition de la matière organique et les flux des nutriments à travers un réseau trophique très complexe dans le sol (Bardgett et Griffiths, 1997).

2.1. Les réseaux trophiques du sol: rôle dans le flux des nutriments

Un réseau trophique est défini comme une chaîne d'interactions consommateur-ressource entre différents groupes fonctionnels d'organismes (Bloem *et al.*, 1997). Dans le sol, les réseaux trophiques incluent les microorganismes (bactéries et champignons principalement), les protistes, les nématodes et quelques acariens.

Les interactions entre les microorganismes et les nématodes surviennent principalement à l'intérieur du film d'eau des pores du sol, et des films d'eau qui couvrent les particules solides. Ces micro-sites sont très limités dans le temps et dans l'espace et dépendent largement de l'humidité du sol, de sa porosité, lequel dépend la texture et l'activité biologique. La texture et la porosité du sol sont des déterminants importants de la structure des réseaux trophiques (Lavelle et Spain, 2001). La présence de ressources organiques et la capacité des organismes de se déplacer à travers les micro-sites du sol sont aussi des conditions favorables pour l'établissement de ces réseaux. Ces micro-sites se trouvent particulièrement dans la

rhizosphère, où les racines des plantes fournissent l'énergie nécessaire aux bactéries et aux bactérivores.

La structure des réseaux trophiques a été étudiée dans de nombreux sites (Elliott *et al.*, 1988, Ingham *et al.*, 1989). Des modèles ont été construits pour simuler l'effet d'assemblages d'organismes sur les différents processus du sol, ou pour estimer leur contribution dans ces processus (Hunt *et al.*, 1977; De Ruyter *et al.*, 1993; Hassink *et al.*, 1994).

L'importance fonctionnelle des réseaux trophiques a été aussi bien démontrée au niveau laboratoire à travers des expériences en microcosmes. Leurs effets sur les flux du carbone et le cycle des nutriments ont été observés et quantifiés (Ingham *et al.*, 1985; Bouwman *et al.*, 1994; Mikola, 1998). La microfaune stimule significativement la croissance et le retour de la biomasse des populations microbiennes à travers ces réseaux, favorisant ainsi la décomposition et la minéralisation (Coleman *et al.*, 1978a; Hunt *et al.*, 1987). L'activité dans les réseaux trophiques affecte particulièrement le cycle de l'azote. La prédation des microorganismes entraîne la libération d'azote minéral, qui peut être utilisé plus tard par les plantes (Ingham *et al.*, 1985; Bardgett et Chan, 1999). Le phosphore est aussi affecté par l'activité dans la chaîne alimentaire (Anderson *et al.*, 1978; Cole *et al.*, 1978).

2.2. Minéralisation et immobilisation

Les bactéries et les champignons hétérotrophes tirent leur énergie et les nutriments dans la décomposition de la matière organique. Une partie du matériel décomposé est utilisée pour la production de la biomasse microbienne (croissance), et l'autre partie est minéralisée en CO₂, H₂O, en N et P minéral et autres nutriments. Les microorganismes sont donc au centre des processus de libération d'énergie et de matières qui traversent le sol.

2.2.1. La minéralisation

C'est un processus catabolique par lequel les matériels organiques morts sont transformés en des éléments inorganiques, avec une libération simultanée d'énergie (Lavelle et Spain, 2001).

Ces formes inorganiques sont directement assimilables par les plantes et les microorganismes.

La majorité de ce matériel organique provient des plantes supérieures (Atlas et Bartha, 1993).

Les composants rejetés par ces dernières dans le sol (litière des feuilles, des résidus de culture, exsudats racinaires, débris racinaires) comprennent des substances simples (lipides, pectines, protéines, amidon) facilement dégradées par les microorganismes et des substances complexes, difficilement dégradables. Ces dernières sont constituées de polysaccharides

(cellulose, d'hémicellulose) de lignine, d'acide humique (Stotzky, 1997). Le taux de décomposition dépend de la qualité chimique de ces ressources organiques (Aerts, 1997).

Les processus biologiques qui transforment ces composés sont principalement dus à l'activité des microorganismes (Coleman *et al.*, 1984). Durant la décomposition, le carbone de la matière organique est partiellement incorporé dans la biomasse des microorganismes et l'autre partie est respirée avec production de CO₂. Les microorganismes sont responsables de 80 à 95% du CO₂ total respiré dans le sol (Stolp, 1988; Bloem *et al.*, 1997).

Les champignons constituent essentiellement les décomposeurs primaires en se nourrissant sur les carbohydrates (cellulose, hemicellulose, lignine etc...), alors que les bactéries sont généralement plus capables de dégrader les substrats à forte teneur en protéines et à faible rapport C:N (Lavelle et Spain, 2001). Les champignons ont une grande capacité catabolique et leur important rôle dans la décomposition du matériel végétal est reflété par les quantités relativement importantes de la biomasse fongique dans le sol (Stotzky, 1997) L'essentiel des besoins en carbone et en énergie des champignons provient des produits de la dégradation de la cellulose, de l'hemicellulose et de la lignine (Lavelle et Spain, 2001).

Dans les écosystèmes naturels, la minéralisation de la matière organique est la source majeure de nutriments pour la croissance des plantes, et il y a un équilibre rationnel entre minéralisation et besoins en nutriments des plantes (Bloem *et al.*, 1997). Par contre, dans les agrosystèmes, une grande partie des nutriments est fournie par les engrais chimiques et organiques. L'augmentation de ces entrées de nutriments externes dans les sols augmente fortement les rendements des cultures, mais elles augmentent aussi les pertes de nutriments dans l'environnement (Bloem *et al.*, 1997). Les concentrations élevées d'azote minéral dans le sol peuvent conduire à la dénitrification, c'est-à-dire à la perte d'azote sous forme N₂O dans l'atmosphère (Bloem *et al.*, 1997); spécialement durant les périodes humides, où les concentrations d'oxygène dans le sol deviennent faibles. L'utilisation importante des fumiers animaux conduit à la volatilisation de l'ammoniaque (NH₃), lequel partiellement déposé à proximité, contribue à l'acidification des sols par transformation en HNO₃ à travers la nitrification.

2.2.2. Immobilisation des nutriments

Le devenir de la matière organique provenant des plantes terrestres, des animaux et des microbes est extrêmement complexe, parce qu'un grand nombre d'organismes et de composés sont impliqués. Mais les microorganismes accumulent de considérables quantités de carbone

et d'éléments minéraux dans leur propre biomasse et ils représentent un stock et une source importante d'éléments minéraux. Dans les sols cultivés, la biomasse microbienne peut contenir 5% du carbone total et 15% de l'azote total du sol. Les quantités moyennes d'azote, de phosphore, de potassium et de calcium, immobilisées par les microorganismes sont environ égales respectivement à 100, 80, 70 et 10 kg ha⁻¹ (Stolp, 1988).

Dans la plupart des sols, l'azote organique représente plus de 95% de l'azote total (Hébert, 1979). La disponibilité de l'azote pour la croissance des plantes dépend considérablement de la minéralisation de l'azote organique (De Ruiter *et al.*, 1993). Par ailleurs, les microorganismes ont besoin de d'azote pour leur métabolisme, ils peuvent donc entrer en compétition avec les plantes cultivées. Ces immobilisations peuvent être induites par apport de matière organique, par l'activité organique dans la rhizosphère ou par les fluctuations du carbone disponible au cours des variations climatiques (Hébert, 1979).

2.3. Interactions biologiques dans le sol

Il existe une diversité d'interactions dans le sol (symbiose, parasitisme, compétition, prédation). Ces relations entre microorganismes, aussi avec les organismes eucaryotes comme les nématodes, les plantes et les animaux et aussi avec les composants abiotiques de l'environnement constituent la base de l'écologie microbienne dans le sol (Trévors et Van Elsas, 1997), elles constituent les moteurs des différents processus qui se déroulent dans le sol.

2.3.1. Interactions entre populations microbiennes

Un microorganisme isolé existe rarement dans les conditions naturelles. Ainsi, quand une cellule microbienne est isolée en laboratoire, l'individu se multiplie normalement pour former un groupe ou clone, on parle dans ce cas de population (Atlas et Bartha, 1993). Typiquement, beaucoup de populations de caractères différents coexistent dans les environnements naturels. Les populations microbiennes qui vivent dans un même habitat interagissent entre elles pour former une communauté microbienne, structurée, et où chaque population contribue à son maintien. Des interactions apparaissent entre individus à l'intérieur d'une population microbienne, entre diverses populations à l'intérieur de la communauté (Atlas et Bartha, 1993).

Les microorganismes en particulier les bactéries sont fréquemment impliquées dans une multitude d'interactions non génétiques avec d'autres microorganismes, notamment au niveau

de la rhizosphère. Ces interactions sont souvent nutritionnelles. Un microorganisme dépend d'un autre microorganisme pour la dégradation de produits ou de substrats spécifiques, ou différents microorganismes sont en compétition pour le même substrat (Trévors et Van Elsas, 1997). Dans d'autres cas, un microorganisme peut exercer un effet nuisible sur les autres microorganismes, par exemple par la production d'antibiotiques ou de composés toxiques.

Les interactions entre populations microbiennes peuvent être reconnues comme des interactions négatives (compétition, amensalisme), positives (commensalisme, synergique et mutualisme), ou positives pour l'un et négatives pour l'autre population (parasitisme ou prédation). De nombreux exemples montrent l'existence de tous ces types d'interactions entre populations microbiennes dans les sols. L'inhibition des champignons pathogènes *Gaeumannomyces graminis* des racines du blé par *Pseudomonas fluorescens*, due à la production *in situ* d'antibiotique du type phénazine (Thomashow *et al.*, 1990), est un exemple d'interaction amensale entre microorganismes.

2.3.2. Interactions entre les microorganismes et les plantes

Interactions non symbiotiques

L'interface entre le sol et les racines est un habitat très dynamique. Dans la masse de sol environnante, la croissance et la prolifération des microorganismes sont limitées par un déficit de carbone et d'énergie. Par contre, la libération continue de composés organiques dans la rhizosphère stimule l'activité et la multiplication des microorganismes (Atlas et Bartha, 1993; Olsson et Alström, 2000), des densités de l'ordre de 10^9 g^{-1} de sol y sont détectées (Tate, 1995).

Le développement de la communauté rhizosphérique a une variété d'impact direct ou indirect sur la production de la plante (Tate, 1995). Beaucoup de bactéries qui colonisent la rhizosphère produisent des composés inorganiques qui permettent le développement du système racinaire des plantes. Elles sont responsables du recyclage et de la solubilisation des éléments minéraux (azote, phosphore, calcium); de la synthèse des vitamines, des acides aminés, des auxines lesquels stimulent la croissance des plantes (Focht et Martin, 1979; Klein *et al.*, 1988; Tate, 1995; Lavelle et Spain, 2001) ou bien d'autres substances qui peuvent inhiber les organismes pathogènes des plantes (Glick, 1995).

Les effets indirects résultent de l'effet de la communauté microbienne rhizosphérique sur la structure du sol. En effet, les microorganismes produisent des polysaccharides qui cimentent

les particules minérales du sol à l'intérieur des agrégats. L'amélioration de la structure du sol, par l'augmentation de l'agrégation, aboutit à l'amélioration de l'aération du sol, de l'infiltration de l'eau, et de la pénétration des racines (Tate, 1995).

L'azote est un élément important aussi bien pour la croissance des plantes que celle des microorganismes. Et il existe une compétition entre ces 2 types d'organismes pour cet élément surtout dans les sols pauvres où il constitue un facteur limitant. Les microorganismes immobilisent l'azote, le rendant indisponible pour les plantes.

Certains microorganismes en particulier les bactéries et les champignons peuvent envahir les tissus des racines, où ils peuvent provoquer de nombreuses maladies (Sorensen, 1997). Ces maladies apparaissent chez les plantes sous forme de nécrose, de pourritures, de troubles vasculaires, de tumeurs et ou de lésions.

Interactions symbiotiques

En plus des interactions avec les microorganismes dans la rhizosphère, les racines des plantes établissent des relations symbiotiques spécifiques avec certains microorganismes du sol. Deux types d'associations ont fait l'objet d'un grand nombre d'études dans les zones sahéliennes: les associations mycorhiziennes et les symbioses fixatrices d'azote.

Les symbioses mycorhiziennes

Les mycorhizes sont des associations bénéfiques entre les racines des végétaux et les filaments mycéliens des champignons supérieurs. Cette association améliore la nutrition minérale (principalement phosphore) de la plante. Cette dernière fournit au champignon hétérotrophe des assimilats photosynthétiques qu'il ne peut pas obtenir dans le sol. Il existe 3 types de mycorhizes, définis selon des critères morphologiques et cytologiques: les ectomycorhizes, les endomycorhizes et les ectendomycorhizes.

-Chez les ectomycorhizes, le champignon (un ascomycète ou basidiomycète) forme une gaine d'hyphe externe dense ou manchon sur les racines fines latérales de leurs plantes hôtes. L'hyphe ne pénètre pas dans les cellules de la plante, mais il se développe vers l'intérieur entre les cellules de l'épiderme et du cortex externe pour former le réseau de Hartig (Smith et Read, 1997). La symbiose ectomycorhizienne concerne 5% des plantes vasculaires.

-Chez les endomycorhizes à vésicules et à arbuscules, les hyphes formées se développent à l'intérieur des racines et pénètrent dans les cellules de la paroi pour former des arbuscules microscopiques qui augmentent la surface de contact avec la plante hôte (Smith et Read, 1997). Les champignons MVA vivent en symbiose avec plus de 90% des plantes terrestres.

On retrouve cette symbiose dans tous les types de cultures: les formations à graminées, les légumineuses, les cultures en serre et en plein champs (riz, patate, arachide, mil, maïs, tomate...). Dans le sol, cette symbiose universelle constitue le passage obligé des nutriments qui vont dans la plante colonisée. Elle régule sa nutrition hydrominérale, sa croissance, son développement et sa résistance à certaines maladies (Diop, 1996).

Les effets positifs des champignons MVA sur la plante hôte sont attribués à l'intense exploration du sol par les hyphes fongiques pour prélever les éléments minéraux. Un centimètre de racines peut être enveloppé par plus d'un mètre de filaments mycéliens reliés aux arbuscules (Diop, 1996).

Les plantes colonisées par les champignons MVA, ont une bonne régulation de leur alimentation en eau, car elles maintiennent une continuité hydrique au niveau de l'interface sol-racine, ce qui leur confère une résistance au stress hydrique (Hardie et Leyton, 1981; Gianinazzi-Pearson et Diem, 1982). Les mécanismes impliqués dans l'alimentation hydrique des plantes mycorhizées demeurent encore inconnus malgré certaines corrélations nutritionnelles et physiologiques (Diop, 1996).

L'absorption du phosphore est facilitée par les hyphes mycéliennes des champignons MVA. Cette absorption est encore améliorée par les mycorhizes par production de sidéropores (Azcon *et al.*, 1976; Tarafdar et Marschner, 1995). Cependant, les effets des champignons MVA sont plus nets dans la physiologie des plantes que dans leur nutrition.

Des interactions positives de champignons MVA avec le genre *Rhizobium* ont été notées dans l'amélioration de fixation de l'azote et la nodulation des plantes légumineuses (Barea *et al.*, 1992; Diop, 1995). La fixation d'azote est un processus à forte dépense énergétique qui nécessite des quantités suffisantes de phosphore et par conséquent une bonne mycorhization (Diop, 1996).

-Les ectendomycorhizes sont caractérisées par la présence d'une gaine fongique externe souvent réduite et par un bon développement du filet de Hartig en une hyphe interne, celle-ci pénétrant à l'intérieur de la plante hôte (Smith et Read, 1997).

Les Symbioses fixatrices d'azote

Deux groupes de bactéries ont été identifiés comme fixatrices d'azote en association avec les plantes supérieures. Il s'agit des *Rhizobiums* qui s'associent généralement avec les plantes légumineuses et des *Frankias*, bactéries filamenteuses sporulantes associées à des plantes dites actinorhiziennes comme les Casuarinacées.

Ce sont des associations spécifiques, puisqu'elles impliquent un système de reconnaissance mutuelle entre les deux partenaires. La plante exsude dans le milieu des flavonoïdes qui activent les gènes de la nodulation des bactéries, provoquant la synthèse d'une molécule-signal. Cette dernière déclenche chez la plante des processus qui permettent la pénétration des bactéries dans la racine et la formation de nodules (Ganry et Dommergues, 1995). Les Rhizobiums qui s'installent dans les cellules se différencient en bactéroïdes et synthétisent la nitrogénase, l'enzyme qui catalyse la fixation de l'azote de l'air. Dans le cas des symbioses actinorhiziennes, les hyphes de *Frankia* pénètrent dans les cellules végétales, et se différencient en vésicules, siège de la synthèse de la nitrogénase (Huss-Dannel, 1997; Normand *et al.*, 2000).

Les symbioses fixatrices d'azote sont extrêmement importantes dans le maintien de la fertilité des sols. Elles sont utilisées dans les pratiques agricoles pour augmenter les rendements des cultures (Atlas et Bartha, 1993). L'importance de la symbiose actinorhizienne est bien illustrée par les essais de stabilisation des dunes littorales au Nord de Dakar avec des plants de *Casuarina equisetifolia* (Filao) en symbiose avec *Frankia*.

DEUXIEME PARTIE: LES NEMATODES DU SOL

1. LES PEUPELEMENTS DE NEMATODES DU SOL

1.1. Généralités

Les nématodes sont des vers ronds qui appartiennent à l'embranchement des némathelminthes (Grasse *et al.*, 1961). Ce sont des métazoaires triblastiques acoelomates. Contrairement aux nématodes parasites d'animaux, qui sont de grande taille, les nématodes du sol sont de petite taille, généralement 0,25 mm à 3 mm de long (Siddiqi, 1986). Mais certaines espèces de l'ordre des Dorylaimida peuvent dépasser 6 à 7 mm (Nicholas, 1975). Leur corps en forme de fuseau, cylindrique, vermiforme, à symétrie bilatérale (Goodey, 1951; Grasse *et al.*, 1961; Nicholas, 1975; Siddiqi, 1986), incolore et généralement transparent (Peters, 1955), est recouvert par une cuticule (Goodey, 1951). Celle-ci porte des anneaux et d'autres ornements, qui sont utilisés pour leur classification.

1.2. Ecologie des nématodes

Les nématodes constituent un des ensembles zoologiques les plus importants du sol (Peters, 1955; Brussaard *et al.*, 1997; Bongers et Bongers, 1998). La plupart des espèces ne sont pas connues et des estimations indiquent qu'il y aurait plus de 100 000 espèces de nématodes dans le sol (Brussaard *et al.*, 1997).

De nombreux travaux ont montré des différences importantes de densités des peuplements de nématodes selon les régions et les milieux prospectés (Arpin *et al.*, 1980; Yeates, 1979), mais également selon la période de l'année (Baujard et Martiny, 1995). Cependant, les densités généralement rencontrées sont de l'ordre de 10^5 à 10^6 individus m^{-2} (Arpin *et al.*, 1980). Dotés d'une grande capacité de colonisation (Bongers, 1990), les nématodes sont présents sous toutes les latitudes et dans tous les milieux (désert, eaux continentales, eaux marines, les forêts...). Les milieux aquatiques constituent leurs habitats de prédilection. Très nombreux dans le sol, ils vivent dans les pores inter-agrégats, dans le film d'eau qui entoure les particules de sol (Nicholas, 1975; Arpin *et al.* 1980; Hassink *et al.*, 1993).

La nématofaune est généralement concentrée dans les 10 premiers cm du sol, avec un maximum dans l'horizon 0-3 cm pour les forêts (Arpin *et al.*, 1980). Cependant, des migrations verticales sont observées au cours de l'année et ceci en fonction du degré de

dessiccation du sol (Arpin *et al.*, 1980; Davet, 1996). Cette distribution verticale des nématodes est variable et elle dépend pour les nématodes phytoparasites de la profondeur de pénétration des racines et pour les nématodes libres de la distribution des ressources (Nicholas, 1975). Dans les forêts caduques, Bassus (1962) distingue 2 zones: une zone superficielle, ou zone de décomposition de la litière avec une majorité de nématodes bactérivores; et une zone plus profonde habitée par des espèces phytoparasites. Les nématodes fongivores et les prédateurs sont distribués entre les 2 zones.

L'aptitude des nématodes à se maintenir en vie ralentie leur permet de résister aux périodes sèches, mais aussi aux périodes où la nourriture est rare (Bongers, 1990). Ils sont tolérants aux stress, aux conditions anaérobies, à la déshydratation et au gel (Nicholas, 1975, Bongers, 1994). La distribution ubiquiste de beaucoup d'espèces reflète leur longue évolution et leur remarquable tolérance aux différents climats et aux conditions extrêmes de salinité (Nicholas, 1975). Si 85% environ des espèces peuvent être considérées comme eurytopes, c'est-à-dire sans exigence spécifique (Arpin *et al.*, 1980), certaines espèces sont très sensibles à la dessiccation comme par exemple celles appartenant à l'ordre des Mononchida (Arpin *et al.*, 1980; De Ley, 1991). D'autres ont des localisations préférentielles, c'est le cas de bon nombre de Rhabditidae et de Cephalobidea qui prolifèrent dans les milieux où la matière organique est rapidement décomposée (Arpin *et al.*, 1980).

1.3. Les différents groupes trophiques des nématodes du sol

Le sol, où cohabitent, les racines des végétaux, les animaux et les microorganismes, est un système énergétique vivant où, toutes les interactions possibles entre organismes existent: symbiose, parasitisme, prédation et compétition (Arpin *et al.*, 1980). Les nématodes jouent, à travers différentes interactions un rôle important dans les principaux processus de l'écosystème sol. En effet, les nématodes peuvent être répartis entre différents groupes trophiques (les phytobages, les bactérivores, les fongivores, les prédateurs et les omnivores) et se placent à différents niveaux dans la chaîne trophique du sol. Les connaissances sur les habitudes alimentaires des nématodes ont été synthétisées par Yeates *et al.* (1993a).

1.3.1. Les nématodes phytophages

Le groupe trophique

Ils parasitent essentiellement les racines des végétaux supérieurs. Il y a 2 ordres de nématodes parasites de plantes: l'ordre des Tylenchida qui contient la majorité des nématodes phytoparasites (Siddiqi, 1986); ils sont dotés d'un stomatostylet pourvu de protubérance à sa base (Yeates *et al.*, 1993a). L'autre ordre est celui des Dorylimida, ces nématodes ont un odontostylet provenant d'une dent élargie et modifiée (Yeates *et al.*, 1993a).

Les nématodes phytophages sont parasites obligatoires et doivent se nourrir des tissus des plantes. Beaucoup de nématodes phytophages injectent avec leur stylet des enzymes dans les cellules de leur plante hôte. Ces enzymes digèrent partiellement le contenu des cellules avant qu'il soit ingéré.

La relation parasitaire avec les plantes hôtes varie considérablement suivant les nématodes. C'est ainsi qu'on distingue les ectoparasites qui se nourrissent à l'extérieur des tissus, les endoparasites migratoires qui pénètrent à l'intérieur des tissus pour se nourrir, et les endoparasites sédentaires dont les femelles adultes deviennent en permanence immobiles dans la racine de leur plante hôte qu'ils transforment en cellules nourricières.

En plus de ces groupes, 2 autres groupes peuvent être distingués: les nématodes qui se nourrissent du contenu des cellules de l'épiderme et des poils absorbants (Tylenchidae, Psilenchidae, Atylenchidae) et ceux qui se nourrissent sur les algues, les lichens ou les mousses (*Tylenchus*, *Laimaphelenchus*, Anguinidae).

En parasitant les plantes, les nématodes détruisent les cellules de leurs racines, les empêchant de puiser l'eau et les éléments nutritifs nécessaires à leur croissance. Dans les régions soudano-sahéliennes, où plus de 60 espèces sont enregistrées (Baujard *et al.*, 1995), les dégâts provoqués par les nématodes peuvent être considérables. Les traitements nématicides sur des cultures pluviales (mil, maïs, arachide, sorgho, Niébé), en éradiquant ces parasites, ont permis de multiplier les rendements par deux ou trois fois (Dhéry *et al.*, 1975; Germani *et al.*, 1985).

A côté de l'effet du parasitisme direct, les nématodes phytophages peuvent affecter indirectement la croissance des plantes en agissant sur leurs relations symbiotiques avec d'autres organismes du sol (Freckman et Caswell, 1985) comme les bactéries et les champignons mycorhiziens. Beaucoup d'études ont montré l'effet négatif des nématodes phytophages sur la symbiose fixatrice d'azote. Huang et Barker (1983) ont montré dans une étude de l'interaction entre *Rhizobium japonicum* et *Heterodera glycines* sur l'arachide, que

les nodules des plantes infectées par les nématodes ont un poids frais, une spécificité à la Nitrogénase et une quantité de léghémoglobine par gamme de nodule beaucoup plus faibles que les nodules des plantes témoins non infectées. *Scutellonema cavenessi* affecte la croissance et la fixation d'azote de l'arachide (Germani *et al.*, 1981). C'est le cas aussi de *Rotylenchulus reniformis*, qui forme des sites nutritionnels dans les nodules symbiotiques de rhizobium-arachide (Meredith *et al.*, 1983).

Interactions entre les nématodes phytophages et les champignons mycorhiziens

Les interactions entre les nématodes phytophages et les champignons mycorhiziens ont été beaucoup étudiées chez les arbres fruitiers.

Plusieurs expériences ont montré que le développement et la colonisation du pathogène et du symbiote ne sont pas affectés par la présence de l'un d'eux. Ceci a été démontré dans le cas de l'association entre *Pratylenchus vulnus* et *Glomus mosseae* sur les souches Saint Julien 655-2 du prunier (Camprubi *et al.*, 1993), des souches EMLA-26 du pommier (Pinochet *et al.*, 1993), et des portes greffes du pêcher (Pinochet *et al.*, 1995b).

Par contre d'autres études montrent que les nématodes peuvent affecter la colonisation des racines par le champignon. *Pratylenchus vulnus* réduit le pourcentage de l'infection mycorhizienne par *Glomus mosseae* du prunier 30 mois après l'inoculation (Camprubi *et al.*, 1993). Le même nématode réduit significativement l'infection mycorhizienne et le nombre de vésicules formées par *Glomus intraradices* sur les racines du cognassier (Calvet *et al.*, 1995). La présence des nématodes peut aussi empêcher la formation de spores par les champignons, comme l'ont montré les expériences de O'Bannon *et al.* (1979) et plus récemment de Pinochet *et al.* (1995a et 1995b).

Parallèlement, les champignons mycorhiziens peuvent aussi affecter la pénétration des nématodes dans les racines, leur développement et leur reproduction. C'est pourquoi Franci (1993) décrit les interactions mycorhizes-nématodes comme une inhibition mutuelle. Plusieurs études ont rapporté l'effet négatif des associations mycorhiziennes sur les nématodes phytophages. Ceci semble être plus fréquent avec *Rotylenchulus reniformis*, et diverses espèces de nématodes à kystes et à galles dans des cultures annuelles ou pérennes (Hussey et Roncadori, 1982; Saleh et Sikora, 1984). Dans ces cultures, la réduction des densités de nématodes est importante de sorte que l'infection mycorhizienne peut être considérée comme un moyen effectif de contrôle biologique des nématodes (Pinochet *et al.*, 1996).

L'infection mycorhizienne diminue parfois les populations des nématodes endoparasites migratoires. Cela a été montré pour *Glomus intraradices* et *Radopholus citrophilus* sur des

plants du citronnier (Smith et Kaplan, 1988), ainsi que pour *Glomus mosseae* ou *Glomus intraradices* et *Pratylenchus vulnus* sur des plants du prunier, du pommier et du poirier (Pinochet *et al.*, 1993; Lopez *et al.*, 1997; Pinochet *et al.*, 1998) pour *Glomus fasciculatum* et *Radopholus similis* sur des plants de bananiers (Umesh *et al.*, 1988).

Contrairement à ces expériences, d'autres études ont montré que la densité du nématode endoparasite migratoire *Pratylenchus vulnus* dans les racines n'est pas affectée par la colonisation des racines de diverses souches du prunier par *Glomus mosseae* (Camprubi *et al.*, 1993). Ce résultat a été confirmé par Pinochet *et al.* (1998) avec la souche du prunier Myrobalan 29C.

Les mécanismes qui peuvent expliquer l'effet négatif des symbiotes sur le développement des endoparasites migratoires ne sont pas bien connus. Mais les diverses hypothèses avancent l'existence d'une compétition pour l'espace et pour la source de nourriture, la production et l'accumulation de diverses substances comme les composants phénoliques, des hormones et des phytoalexines à l'intérieur des tissus et qui peuvent affecter l'alimentation des nématodes (Pinochet *et al.*, 1996).

Les interactions entre les champignons mycorhiziens et les phytophages peuvent avoir un effet significatif sur la croissance des plantes. Mais les résultats décrits dans la littérature sont contradictoires (Francl, 1993). Dans les expériences de Calvet *et al.* (1995) et de Pinochet *et al.* (1996, 1997, 1998), la présence des nématodes n'a pas d'effet sur la croissance des plantes. La symbiose mycorhizienne favoriserait la croissance des plantes et leur confère une protection contre *Pratylenchus vulnus* par amélioration de la nutrition minérale (Hussey et Roncadori, 1982; Francl, 1993). La résistance de la plante à l'infection est marquée par une réduction de la densité des nématodes.

Mais d'autres expériences ont cependant signalé des effets négatifs de la présence des nématodes sur la croissance des plantes mycorhizées. C'est le cas de Lopez *et al.* (1997) et de Pinochet *et al.* (1998), qui ont montré que les portes greffes du poirier et du prunier mycorhizées par *Glomus intraradices* et *Glomus mossea*, ont une croissance plus faible en présence du nématode *Pratylenchus vulnus*. En effet, le développement des plants de raisin mycorhizés ou non mycorhizés est retardé en présence de *Meloidogyne arenaria* (Atilano *et al.*, 1981).

La réaction des plantes aux interactions entre les nématodes et les champignons mycorhiziens dépend des dommages causés par les nématodes et des bénéfices que la plante tire de la symbiose (Francl, 1993).

1.3.2. Les nématodes bactérivores

Cette catégorie comprend les nématodes qui se nourrissent de n'importe quelle source d'origine procaryote, soit à travers une étroite (*Rhabditis*, *Alaimus*) ou une large (*Diplogaster*) capsule buccale. Leur alimentation est essentiellement bactérienne (Yeates *et al.*, 1993a). Les Cephalodidae qui constituent l'objet de notre étude appartiennent à ce groupe (voir paragraphe 2, page 33).

1.3.3. Les nématodes fongivores

Le groupe trophique

Contrairement aux bactérivores, les nématodes fongivores ont un stoma étroit muni d'un stylet permettant de perforer les tissus mycéliens pour en aspirer le contenu (Arpin *et al.*, 1980). Ils se nourrissent à partir de nombreux champignons aux fonctions écologiques variées: saprophytes, pathogènes, ectomycorhizes, endomycorhizes (Kerry, 1984; Walker, 1984). Très répandus dans tous les sols, ils peuvent représenter 20% de la nématofaune en milieux forestiers (Arpin *et al.*, 1980), entre 3 et 10% dans les sols sahéliens (De ley, 1991; Pate, 1999; Villenave *et al.*, 2001). Beaucoup d'espèces de nématodes fongivores vivent dans la rhizosphère des plantes (Freckman et Caswell, 1985). Ils présentent souvent peu de spécificité envers la nourriture mycélienne (Arpin *et al.*, 1980). Certaines espèces du genre *Ditylenchus* et de l'ordre des Aphelenchida et des Tylencholaimoidea appartiennent à ce groupe (Yeates *et al.*, 1993a). Le pouvoir des nématodes fongivores dans le contrôle des champignons pathogènes a été démontré dans plusieurs études. *Aphelenchus avenae* réduit les populations de *Rhizoctonia solani*, *Alternaria tenuis* et le mycélium de diverses autres espèces de champignons (Rhoades et Linford, 1959).

Effet des nématodes fongivores sur les champignons mycorhiziens

Les espèces du genre *Aphelenchus*, *Aphelenchoides*, *Bursaphelenchus* et *Ditylenchus* sont mycophages et réduisent potentiellement la croissance des champignons mycorhiziens (Francl, 1993). En étudiant l'influence de *Aphelenchus avenae* sur les relations entre le coton et les champignons endomycorhiziens *Gigaspora margarita* et *Glomus etunicatus* dans des expériences en pot, Hussey et Roncadori (1981) ont montré que le nématode n'affecte pas la sporulation des champignons, mais à une densité élevée, le nématode retarde la stimulation fongique de la croissance des feuilles et des racines.

Les expériences de Bakhtiar *et al.* (2001) montrent également que l'inoculation du nématode *Aphelenchus avenae* réduit la colonisation mycorhizienne du trèfle par *Glomus coronatum* et *Gigaspora margarita* entre 30-40%.

1.3.4. Les nématodes prédateurs

Ces nématodes sont caractérisés soit par une large cavité buccale généralement munie de dents puissantes et de denticules servant de véritables râpes lorsqu'une proie est avalée toute entière, soit par une petite cavité étroite équipée d'un stylet pouvant perforer les tissus dont le contenu sera alors aspiré (Arpin, 1980). Ils se nourrissent d'invertébrés tels que les protozoaires, les nématodes (souvent leurs oeufs) les rotifères, les tardigrades, et des petits oligochètes (Arpin 1980; Yeates *et al.*, 1993a). Ils sont généralement peu nombreux dans le sol comparés aux autres groupes, représentant entre 0,5% et 5% de la faune nématologique totale (Arpin, 1980). On les trouve chez certains Tylenchida comme *Seinura* qui se nourrissent de petits nématodes ; chez les Dorylaimida (*Nygolaimus*, *Discolaimus*, *Aporcelaimus*) et surtout dans l'ordre des Mononchida (Arpin, 1980 ; Yeates *et al.*, 1993a) qui sont des nématodes de grande taille (jusqu'à 2 mm). Des nématodes entiers ou partiellement digérés peuvent être observés dans l'intestin de certains Mononchides (Arpin, 1980). Ce groupe a d'ailleurs suscité depuis longtemps l'intérêt des nématologistes qui envisageaient leur utilisation contre les nématodes phytoparasites (Arpin, 1980; Freckman et Caswell, 1985). En effet, les ectoparasites comme *Xiphinema* et *Tylenchorynchus* sont consommés par de grands mononchides (Mohandas et Prabhoo, 1980). D'autres études (Small, 1979) ont montré que les endoparasites migratoires apparaissent être les plus sensibles à la prédation de ces nématodes. Mais, pour Small et Grootaert (1983), de nombreuses espèces de nématodes libres et phytophages ectoparasites sont résistants aux attaques des prédateurs. Bien que peu nombreux dans le sol, les nématodes prédateurs peuvent représenter une biomasse très conséquente, participant activement à l'équilibre biologique des sols (Arpin, 1980). Les études portant sur l'estimation des bilans respiratoires semblent montrer que 15% à 20% du flux total d'énergie de la nématofaune est attribué aux espèces prédatrices (Arpin, 1980).

1.3.5. Les nématodes omnivores

Les habitudes alimentaires des nématodes omnivores ne sont pas très connues. Leur alimentation est diversifiée (Freckman et Caswell, 1985), combinant certains types ci-dessus (Yeates *et al.*, 1993a). Ils se nourrissent à tous les niveaux trophiques de la chaîne alimentaire,

comme herbivores sur les poils absorbants et les cellules d'algues, comme prédateurs d'autres nématodes, de ciliés, de rotifères, et d'amibes; ou comme consommateurs de bactéries et de champignons (Freckman et Caswell, 1985). Potentiellement, ils affectent le réseau trophique et les sources de nourriture des autres nématodes par une compétition pour l'espace et les ressources (Freckman et Caswell, 1985). Les densités des nématodes omnivores sont habituellement faibles dans les systèmes cultivés et naturels (Freckman et Caswell, 1985). Beaucoup d'espèces de la famille des Dorylaimidae et des Nordiidae sont des omnivores (Yeates *et al.*, 1993a). Les Dorylaimidae omnivores sont considérés comme des indicateurs de la perturbation des écosystèmes. La comparaison des densités nématologiques dans les écosystèmes naturels et agricoles montre une baisse de la densité et de la diversité de leurs populations sous l'effet de perturbations (Sohlenius et Wasilewska, 1984; Thomas, 1978).

1.4. Importance écologique de la nématofaune dans le sol

Les nématodes sont des représentants très actifs de la faune du sol. Pour Elliott (1994), ils constituent un des meilleurs groupes d'organismes utilisés comme indicateurs des conditions environnementales des écosystèmes, offrant plusieurs avantages pour l'évaluation de la qualité des sols. Les nématodes présentent une grande diversité et sont facilement reconnaissables, leur échantillonnage est possible à n'importe quelle saison. Selon les procédures, leur échantillonnage est comparativement moins complexe que ceux de d'autres groupes biologiques (Yeates, 1987; Bongers, 1990; Elliott, 1994).

Les nématodes du sol sont hétérotrophes, étant des consommateurs primaires (phytoparasites), secondaires (prédateurs) et les consommateurs des décomposeurs (bactérovores, fongivores). Ils sont ainsi impliqués dans tous les processus écologiques du sol comme la décomposition, la minéralisation qui régissent le cycle des nutriments. Les changements d'abondance de certaines espèces, de structure trophique de la nématofaune du sol, de paramètres biocénotiques des communautés comme la diversité ou la maturité peuvent être des indicateurs du fonctionnement biologique du sol dans tous les écosystèmes.

Diverses espèces de nématodes ont été décrites comme des indicateurs de l'état de l'écosystème. Un exemple de ce type de bio-indicateur est la famille des Mononchidae (Filipjev, 1934). Arpin (1991), associe des espèces particulières de mononchides avec différents types ou sous types d'humus forestier. D'autres espèces sont utilisées pour évaluer l'impact de l'accumulation des métaux lourds (Sturhan, 1986).

L'analyse des différents groupes trophiques offre aussi des opportunités pour décrire les changements dans les voies de décomposition de la matière organique (Bongers et Bongers, 1998). Pour Traunspurger *et al.* (1997), la communauté naturelle du sol a un impact sur l'activité bactérienne du sol. L'amplitude de cet impact dépend beaucoup de la proportion de nématodes bactérivores à l'intérieur de la communauté. Il y a beaucoup d'exemples montrant une augmentation du nombre de nématodes bactérivores suite à une prolifération bactérienne, due à une fertilisation ou à d'autres perturbations dont le résultat est l'accélération de la décomposition (Ettema et Bongers, 1993).

Une baisse de la dominance des nématodes bactérivores et une augmentation des fongivores sont observées lors de l'acidification du sol (Sohlenius et Wasilewska, 1984; Ruess et Dighton, 1996; Wasilewska, 1998) ou d'un stress induit par des métaux lourds (Korthals *et al.*, 1990). Les nématodes fongivores sont sensibles au pH et la composition spécifique de ce groupe constitue un bon indicateur des changements de ce paramètre dans le sol.

La diminution du nombre et de la biomasse des nématodes phytoparasites est souvent corrélée avec la baisse de la productivité du milieu (Verschoor *et al.*, 2001).

A part l'analyse spécifique ou par groupe trophique, les indices écologiques comme l'indice de diversité trophique de Shannon (Shannon et Weaser, 1949), l'indice de diversité de Simpson (1949) ainsi que l'indice de maturité (Bongers, 1990) sont utilisés pour évaluer les changements de la faune nématologique, changements qui intègrent les modifications des processus de l'écosystème.

2. LES NEMATODES BACTERIVORES

Plusieurs études consacrées aux nématodes bactérivores ont montré que leur implication dans divers processus se déroulant dans le sol, pouvait induire des effets positifs sur le cycle des nutriments et l'utilisation de ces nutriments par les plantes. Ces nématodes, en se nourrissant des décomposeurs primaires de la matière organique, occupent une position clé dans l'écosystème. Ils dominent en nombre (Nicholas, 1975) et en biomasse (De Ruyter *et al.*, 1993) la nématofaune du sol.

2.1. Le groupe trophique

Vers 1900, Maupas suggère que certains nématodes se nourrissent de substances en décomposition. Mais ce sont les expériences en milieu gélosé avec une culture bactérienne

monoxénique sans aucune autre source de nourriture (Brun, 1966; Nicholas, 1975), et l'observation du contenu de leur intestin (Wood, 1973; Bird et Ryder, 1993) qui ont permis de préciser l'origine bactérienne de leur contenu intestinal.

Ces nématodes ingèrent des bactéries symbiotes des plantes (Cayrol *et al.*, 1987), pathogènes (Chantanao et Jensen, 1969) et saphrophytiques à travers leur stoma. D'autres nématodes de ce groupe peuvent avoir des sources de nourriture autres que les bactéries, comme les algues (Freckman, 1988) et les champignons (Gupta *et al.*, 1979; Procter, 1986; Freckman, 1988; Ruess et Dighton, 1996). Le matériel inorganique attaché aux bactéries peut aussi être une source de nutriments (Yeates, 1979).

Du fait de la diversité des substrats des nématodes bactérivores, Yeates *et al.* (1993a) incluent dans ce groupe toutes les espèces de nématodes qui se nourrissent de n'importe quelle source d'origine procaryote. Ces nématodes sont caractérisés par une étroite ou une large cavité buccale (Yeates *et al.*, 1993a), à travers laquelle ils englobent leur nourriture. Pour Arpin *et al.* (1980), chaque espèce de nématode semble avoir sa propre flore ou complexe bactérien indispensable à son développement. Par contre, pour Freckman (1988), la plupart des nématodes bactérivores paraissent se nourrir au dépens de beaucoup d'espèces bactériennes.

Les nématodes bactérivores regroupent essentiellement la famille des Rhabditidae, Cephalobidae, Panagrolaimidae, Diplogasteridae, Monhysteridae, Alaimidae, Bastianidae et Plectidae. La famille des Cephalodidae est la plus abondante dans la région soudano-sahélienne particulièrement au Sénégal (De Ley, 1991; Villenave *et al.*, 2001). Les espèces de cette famille présentent au niveau de la tête des proboles labiaux plus ou moins complexes utilisés pour leur classification (De Ley, 1991). Ces proboles pourraient jouer un rôle décisif dans la prise de nourriture (Boström, 1985, 1988; De Ley, 1991).

2.2. Cycle de vie et croissance des nématodes bactérivores

La majorité des familles de nématodes bactérivores ont un cycle de vie court et une grande fécondité dans la plupart des écosystèmes. Ce cycle dépend des variations et de la qualité des ressources mais aussi des conditions de l'environnement tellurique. Leurs temps de génération varient de plusieurs jours à quelques semaines (Freckman, 1988, Vancoppenolle *et al.*, 1999). En étudiant le cycle de vie de 2 nématodes ubiquistes *Acrobelloides sp* (Cephalobidae) et *Mesodiplogaster lheritieri* (Rhabditidae) dans des expériences en laboratoire, Anderson et Coleman (1982) observent que *Acrobelloides sp* a un temps de génération de 11 jours, et se multiplie mieux avec de faibles densités bactériennes. *Mesodiplogaster lheritieri* a un temps

de génération beaucoup plus court, 4 jours, et la production d'œufs complets est plus rapide que *Acrobeloides sp.*

La température et le type de bactéries présentes dans les cultures influencent beaucoup le cycle de vie des nématodes (Anderson et Coleman, 1982; Ikonen, 2001; Sy, 2001). Le nématode *Zeldia punctata*, élevé en présence d'une culture pure de *Pseudomonas sp.*, a une durée vie de 40 jours, mais cette durée est plus faible en présence des bactéries comme *Rhizobium sp.* (32 jours), *Arthrobacter sp.* (26 jours) *Paenibacillus polymixa* (21 jours) *Actinomyces* (20 jours) et *Bradyrhizobium spp* (13 jours) (Sy, 2001). Par contre le temps de génération de *Zeldia punctata* est le plus faible avec *Pseudomonas sp* (10 jours) et le plus élevé avec *Bradyrhizobium spp* (15 jours).

La plupart des nématodes bactérivores ont des stratégestes de vie de type "r" (Freckman, 1988). Ils sont classés dans les groupes c-p 1 (groupe coloniseur-persistant 1), c-p 2 et c-p 3 dans l'échelle de Bongers (1990). Ces groupes correspondent à des taxons qui se multiplient rapidement quand la nourriture est abondante et qui sont généralement les premiers à s'installer dans les habitats nouvellement formés. Ils sont également très tolérants aux conditions défavorables et aux polluants (De Goede *et al.*, 1993).

2.3. Distribution des nématodes bactérivores

Les nématodes bactérivores constituent généralement le groupe dominant dans les sols (Freckman et Caswell, 1985, Freckman et Ettema, 1993). Leur abondance est cependant plus élevée dans les systèmes naturels que dans les systèmes cultivés (Yeates, 1979; Petersen et Luxton, 1982). Mais quel que soit le système étudié, l'abondance des nématodes dans le sol est étroitement liée à la disponibilité et à la qualité des ressources (Freckman et Caswell, 1985).

Dans les systèmes naturels, la matière organique fraîche, constituée de la litière des plantes, des racines, des exsudats racinaires, des fèces et des restes de la microflore et de la microfaune est le centre de l'activité biologique du sol (Freckman, 1988). La qualité et la quantité de ces détritux ainsi que les caractéristiques physico-chimiques de l'environnement influencent le taux de croissance de ces microorganismes, et par conséquent celui de leurs prédateurs, les nématodes bactérivores. L'étroite association des bactéries à la matière organique et des nématodes bactérivores à leur source de nourriture, les bactéries, a été établie par Kalznelson (1946).

Les nématodes sont généralement concentrés dans les couches supérieures de 0 à 10 cm du sol (Sohlenius *et al.*, 1987). Leur abondance diminue avec la profondeur et la distance de la source de matière organique (Ronn *et al.*, 1996). Cependant une certaine hétérogénéité locale est constatée à l'échelle des micro-sites du sol (Freckman, 1988).

Les nématodes sont très sensibles aux changements de substrats (Yeates, 1987) et à l'environnement (Freckman et Ettema, 1993). Certaines pratiques agricoles comme les amendements organiques, responsable d'une augmentation de la population microbienne (Griffiths *et al.*, 1992; Griffiths et Caul, 1993) affectent également les nématodes bactériophages (Wasilewska, 1989; Villenave *et al.* 2002).

L'apport de 1% de chitine (C:N= 6,4:1) et d'urée (C:N= 0,4:1) aux sols induit une multiplication par 30 de la densité des nématodes bactérivores par rapport au sol non amendé (Rodriguez-Kabana, 1986). Par contre l'apport d'une source trophique à C:N élevé (hémicellulose C:N= 34:1) entraîne une diminution de la densité des nématodes bactérivores.

L'environnement physico-chimique est aussi un déterminant de l'abondance des nématodes bactérivores. En effet, en modifiant leurs proies, tout changement de ces caractéristiques a des conséquences sur ces nématodes (Freckman, 1988). Les nématodes bactérivores sont capables de se déplacer librement dans le sol, ils ne sont pas confinés à un site particulier (Freckman, 1988). Mais leur mouvement et leur distribution sont affectés par les facteurs physiques du sol: pH, texture, structure qui conditionnent la taille des agrégats et les facteurs micro-climatiques comme la température et l'humidité (Wallace, 1971).

Cependant, le principal déterminant de la distribution des nématodes du sol est l'humidité. En effet, ceux-ci ne peuvent vivre que dans un film d'eau. Des expériences de dessèchement du sol d'une parcelle de rendzine forestière, ont montré que lorsqu'on passe d'une humidité 75% à 18%, la densité des nématodes bactérivores (*Rhabditis* et *Cephalobus*) chutent de 90 à 95% (Arpin, 1975). Cette diminution peut être expliquée par "l'hypothèse d'exclusion" de Neher *et al.* (1999). Pour ces derniers, le dessèchement du sol et la réduction de la taille des pores qui l'accompagne, peuvent conduire à l'exclusion des nématodes et à la faible accessibilité de leurs ressources.

La température du sol est aussi un facteur important dans la distribution des nématodes. D'une façon générale, les basses températures provoquent un ralentissement de leur métabolisme et donc de leurs mouvements. Les nématodes bactérivores peuvent vivre dans une gamme assez étendue de températures. Chaque espèce possède son préférendium thermique (Anderson et Coleman, 1982; Venette et Ferris, 1997). La température ambiante en relation avec le seuil thermique de développement des nématodes détermine la longueur de

leur cycle de vie (Sohlenius, 1973; Vancoppenolle *et al.*, 1999) et donc leur activité (Venette et Ferris, 1997).

La structure et la texture du sol, la composition chimique de la solution du sol interviennent également dans la répartition des nématodes bactériovores. Hassink *et al.* (1993) trouvent une bonne corrélation entre la biomasse des nématodes bactériophages et les volumes de sol formant des pores comprises entre 30 et 90 μm .

De la même manière qu'ils affectent les nématodes bactériovores, tous ces facteurs (quantité et qualité des ressources, conditions physico-chimiques de l'environnement) agissent également sur les autres groupes de nématodes du sol.

2.4. Rôles des nématodes bactériovores

2.4.1. Nématodes bactériovores et cycle des nutriments

2.4.1.1. Effet des nématodes bactériovores sur le cycle du carbone

Les invertébrés du sol, en dépit de leur abondance, contribuent à environ 10% à la respiration totale du sol (Petersen et Luxton, 1982; Curry, 1989). La participation de la communauté nématologique est très faible. Elle se situe entre 0,6 à 0,9% dans les écosystèmes naturels (Sohlenius, 1980). Cette proportion est plus importante dans les agroécosystèmes, entre 1,3-2,0% (Sohlenius *et al.*, 1988). La contribution directe des nématodes au stock de carbone du sol est donc très faible (Yeates, 1979; Hassink *et al.*, 1994).

Baath *et al.* (1981) observent une corrélation positive entre l'abondance du nématode bactériovore *Acrobeloides nanus* et la respiration du sol. Ce résultat a été également trouvé par Woods *et al.* (1982) qui montrent que la respiration du sol augmente en présence du nématode bactériovore *Mesodiplogaster lheritieri* (Diplogasteridae). Dans une autre expérience de laboratoire, Bouwman *et al.* (1994) montrent aussi une augmentation de la minéralisation du carbone en présence des nématodes bactériovores *Rhabditis sp* (Rhabditidae) et *Acrobeloides bütschlii* (Cephalodidae) durant les premiers mois de l'expérience, mais celle-ci diminue graduellement au cours de l'incubation.

Ces différentes études prouvent que les nématodes participeraient indirectement à la minéralisation du carbone. Cet effet indirect des nématodes s'expliquerait par l'impact direct qu'ils ont sur l'activité bactérienne (Bouwman *et al.*, 1994), donc sur la décomposition de la matière organique (Mercer et Cairns, 1974). Les nématodes libèrent dans les milieux diverses substances comme l'ammonium, l'urée, certains acides aminés, du glycérol et certains sucres

(Nicholas, 1975; Arpin, 1980; Freckman, 1988). Ces substances peuvent servir de substrats pour la croissance bactérienne (Bouwman *et al.*, 1994). La prédation des bactéries par les nématodes bactérivores amène les bactéries à dégrader plus de substrats. Cette hypothèse se confirme dans l'expérience de Abrams et Mitchell (1980), qui ont trouvé une perte de matière organique dans les boues, 1,8 à 2,5 fois plus importantes en présence du couple nématodes-bactéries qu'en présence de bactéries seules. Des résultats similaires sont obtenus par Anderson *et al.* (1981), qui montrent que plus de ^{14}C marqué du glucose est libéré dans les traitements avec nématodes et bactéries que dans les traitements avec bactéries seules.

2.4.1.2. Effet des nématodes bactérivores sur le cycle de l'azote

La faune du sol contribue entre 10-49% à la minéralisation nette totale de l'azote (Verheef et Brussard, 1990; Griffiths, 1994). Mais de toute la faune du sol, les nématodes en particulier, les nématodes bactérivores sont les plus importants dans la minéralisation de l'azote (De Ruyter *et al.*, 1993). En effet, beaucoup d'études de laboratoire et de terrain ont prouvé en milieu tempéré, le rôle positif des nématodes bactérivores dans la minéralisation de l'azote. Hunt *et al.* (1987) ont estimé la minéralisation de l'azote par les bactéries à $4,5 \text{ g N m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, et par la faune du sol à $2,9 \text{ g N m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Les nématodes bactérivores et les amibes ensemble comptaient pour plus de 83% de la minéralisation de l'azote produit par la faune du sol. Pour Ekschmitt *et al.* (1999), les nématodes peuvent contribuer dans des conditions favorables à hauteur de 27% à l'azote minéral de la solution du sol.

Les nématodes contribuent à la minéralisation de l'azote en consommant les bactéries, et en excréant dans le milieu de l'azote (Freckman, 1988; Ferris *et al.*, 1998; Bouwman *et al.*, 1994; Griffiths, 1994). L'excrétion d'azote par les nématodes peut avoir une part significative dans la minéralisation de l'azote total (Rosswall et Paustian, 1984; Ingham *et al.*, 1985). Ferris *et al.* (1997) estiment que la quantité d'azote minéralisé par les nématodes au cours de sa vie, peut atteindre entre 0,09 et $0,42 \mu\text{g N}$; soit $0,0012$ et $0,0058 \mu\text{g N nématode}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ (Ferris *et al.*, 1998). Les quantités d'azote minéralisé par les nématodes apparaissent donc considérables et constituent potentiellement une contribution substantielle à la libération d'azote assimilable par les végétaux.

L'ammonium est le produit majeur excrété par les nématodes (Nicholas, 1975). D'autres composés sont aussi excrétés, mais ils sont moins bien étudiés: l'urée, les protéines, les peptides et les acides aminés libres (Nicholas, 1975).

Beaucoup d'auteurs expliquent l'excrétion d'azote des nématodes par la quantité relative de C et N des nématodes et celle de leur proie bactérienne (Ingham *et al.*, 1985; Ferris *et al.*, 1995,

1996a, 1997; Venette et Ferris, 1997). En général, les bactéries qui ont un rapport C/N approximativement égal à 4 (De Ruiter *et al.*, 1993), contiennent plus d'azote que leur substrat, la matière organique du sol (C/N supérieur à 10). Les nématodes ont cependant un rapport plus élevé que celui des bactéries qu'ils consomment (environ 10) (Meyers et Krusberg, 1965, De Ruiter *et al.*, 1993). Du fait de leur activité de décomposeurs, c'est à dire l'incorporation de substances carbonées, les bactéries immobilisent la plupart de l'azote qu'elles ont assimilé pour maintenir leur rapport C:N constant. Donc seule une faible proportion de l'azote est excrété. Par contre, les nématodes excrètent la majeure partie de l'azote qu'ils ingèrent. Ils favorisent le retour au sol de l'azote immobilisé par les bactéries (Freckman, 1988).

Les nématodes bactériovores peuvent également contribuer indirectement à la minéralisation de l'azote. La pression de prédation qu'ils exercent sur les bactéries est un effet stimulateur de la minéralisation de l'azote. Hassink *et al.* (1993) observent une corrélation positive entre la pression de prédation des bactéries par les nématodes bactériovores et la minéralisation de l'azote. Dans des expériences en laboratoire, Bouwman *et al.* (1994) montrent que les quantités de NO_3^- produites sont significativement plus élevées en présence des nématodes *Rhabditis sp* et *Acrobeloides bütschlii* qu'en leur absence.

La dynamique temporelle de chaque espèce de nématodes bactériovores est différente. Leur contribution à la minéralisation de l'azote est aussi différente et souvent décalée dans le temps (Ferris *et al.*, 1996a, 1998). Celle-ci est déterminée par le métabolisme et le comportement, par la dynamique et la taille des populations de chacune des espèces présentes ainsi que par la disponibilité et la qualité des habitats et des ressources (Ferris *et al.*, 1995, 1996a, 1997 ; Venette et Ferris, 1998). Les nématodes bactériovores à stratégie r, en se multipliant rapidement suite à un apport de matière organique, contribuent de façon prépondérante à la stimulation de l'activité microbienne. (Ferris *et al.*, 1996b). Pour Ferris *et al.* (1998) les nématodes de petite taille minéralisent plus d'azote par unité de poids que les nématodes de grande taille.

2.4.1.3. Effet des nématodes bactériovores sur le cycle du phosphore

L'impact des nématodes sur le cycle du carbone et de l'azote est largement documenté. A l'inverse, seules quelques expériences se sont intéressées au cycle du phosphore. Ces expériences montrent un effet positif des nématodes sur la disponibilité en phosphore assimilable pour les plantes (Cole *et al.*, 1978; Baath *et al.*, 1981; Anderson *et al.*, 1982; Griffiths, 1986).

2.4.2. Effet des nématodes sur la communauté bactérienne du sol

Les nématodes bactérivores constituent avec les protozoaires les principaux consommateurs des populations bactériennes (Brussaard, 1998; Griffith et Caul, 1993; Griffiths, 1990; Ingham *et al.*, 1985; Venette et Ferris, 1998).

Les estimations des proies consommées par les nématodes bactérivores sont basées sur des études de laboratoire. Dans ces conditions, les extrapolations au champ sont difficiles (Freckman *et al.*, 1987). Les études en conditions contrôlées ont montré que la consommation des bactéries par les nématodes est fonction de l'espèce bactérienne mais aussi de l'espèce de nématode (Venette et Ferris, 1998). Par exemple, Ingham *et al.* (1985) estiment la consommation de *Pelodera sp* à $1,9 \cdot 10^5$ bactéries individu⁻¹ jour⁻¹, et Tietjen et Lee (1977) à $1,8 \cdot 10^2$ bactéries individu⁻¹ jour⁻¹ pour *Rhabditis*. Pour Ferris *et al.* (1997), le nombre de bactéries nécessaire à la croissance de *Cephalobus persegnis* et de *Bursilla labiata* se situe entre $6,61 \cdot 10^5$ et $15,22 \cdot 10^5$ cellules bactériennes μg de nématode⁻¹ jour⁻¹.

Les nématodes sont attirés par leurs sources de nourriture à travers plusieurs stimulus incluant les phéromones, le CO₂ et les gradients de températures (Nicholas, 1975; Andrew et Nicholas, 1976; Dusenbery, 1983). L'attraction vers leurs substrats augmente avec la concentration de bactéries (Freckman, 1988).

L'impact des nématodes bactérivores sur les populations microbiennes est très variable. Dans des expériences en laboratoire, Ingham *et al.* (1985) ont montré que les nématodes bactérivores stimulaient la croissance bactérienne. Des résultats similaires ont été obtenus par Griffiths (1986). Par contre dans d'autres études (Baath *et al.*, 1981; Gould *et al.*, 1981; Woods *et al.*, 1982) les nématodes réduisent la densité bactérienne. Une corrélation négative entre la biomasse microbienne et l'abondance des nématodes bactérivores a été trouvée par Yeates *et al.* (1997). Pour Bardgett *et al.* (1999) la présence des nématodes n'a aucun effet sur la densité des populations bactériennes. Cette variabilité de l'effet des nématodes sur la densité des populations bactériennes est peut-être fonction de l'espèce de nématode, de sa densité (Ingham *et al.*, 1985; Mikola, 1998), des conditions expérimentales: amendement exogène, présence ou absence de plante (Bardgett *et al.*, 1999) ou à l'étape dans la cinétique de prédation.

Face à la pression de prédation, les bactéries accélèrent leur taux de multiplication. Néanmoins, au-delà d'une certaine pression, la croissance bactérienne ne peut pas compenser la consommation des nématodes (Bouwman *et al.*, 1994). La compétition entre les différentes

espèces pour un même substrat peut dans certains cas atténuer l'effet global de la prédation (Mikola, 1998).

Cet ensemble de résultats met en évidence l'impact des nématodes bactéricivores sur la communauté bactérienne du sol. Cet effet se traduit principalement par une croissance bactérienne sans nécessairement une augmentation de leur densité.

Il y a trois mécanismes possibles de la stimulation de la croissance des populations bactériennes par les nématodes bactéricivores.

1-Transport de cellules bactériennes au niveau de l'intestin des nématodes. Environ 60% des bactéries passant à travers l'intestin des nématodes peuvent être déféquées vivantes dans le sol (Chantanao et Jensen, 1969). Ceci a été confirmé par Sohlenius (1980) et ensuite par Griffiths (1994) qui a estimé que les nématodes bactéricivores ne peuvent consommer que 25% des bactéries ingérées. Ils constituent donc un réservoir bactérien important et peuvent participer à la dissémination des bactéries dans le sol (Arpin *et al.*, 1980). Cette propriété a été utilisée par Cayrol *et al.* (1987), dans un essai aux champs, comparant deux méthodes d'inoculation de *Rhizobium japonicum* dans des semences de soja: inoculation classique par enrobage des semences et inoculation au moyen de *Cephalobus parvus*, vecteur des bactéries. Dans ce travail, le nombre de bactéries introduit dans les semences était plus élevé en présence des nématodes. Par ailleurs, les bactéries ingérées vont bénéficier dans le transit intestinal des conditions favorables (nutriments, facteurs de croissance, hormones...) à leur multiplication. A leur excrétion, ces bactéries ont pu rapidement coloniser le milieu.

2-Dissémination des bactéries par la cuticule des nématodes. Celle-ci permet aux bactéries de coloniser d'autres micro-sites, inexploités et riches en substrats, et qu'elles n'auraient pu atteindre par leur propre mobilité (Gould *et al.*, 1981).

3-Les produits excrétés par les nématodes peuvent fournir des substrats ou des nutriments inorganiques favorables à la multiplication bactérienne (Ingham *et al.*, 1985).

Mais au-delà des effets sur la croissance bactérienne, les nématodes bactéricivores peuvent opérer une sélection dans la communauté bactérienne du sol selon leur préférence alimentaire et agir ainsi sur la structure de la communauté microbienne (Griffiths *et al.*, 1999). Bien que de nombreuses études discutent de ce phénomène, peu de données démontrent explicitement ce phénomène.

Des préférences alimentaires ont souvent été mises en évidence pour différents nématodes bactéricivores. Cependant la majorité de ces études ont été réalisées en conditions contrôlées de laboratoire (Venette et Ferris, 1998; Carta, 2000). Par exemple, l'espèce *Mesodiplogaster Iheritieri* préfère parmi 4 types de bactéries, les bactéries du genre *Pseudomonas*, alors

qu'*Acrobeloides* préfère *Pseudomonas*, *Arthrobacter* et *Rhizobium sp* (Anderson et Coleman, 1982; Sy, 2001).

2.4.3. Effet des nématodes bactérivores sur la croissance des plantes

La libération d'azote assimilable par la plante sous l'action des nématodes bactérivores est un processus important à considérer (Anderson *et al.*, 1981). L'effet positif des nématodes bactérivores sur la croissance des plantes a été démontré par Ingham *et al.* (1985). Dans une expérience en pot, les plantes des traitements contenant les bactéries et les nématodes bactérivores ont produit une biomasse plus importante que celles des traitements où les bactéries sont présentes seules (10,6 mg plante⁻¹ contre 4,4 mg plante⁻¹ soit + 140%). De plus, leur teneur en azote était plus élevée (45,5 contre 32,2 µg g⁻¹ sol, soit + 40%). Cependant aucun effet similaire n'a été relaté en conditions de pleins champs (Bardgett et Chan, 1999). Toutefois pour Ingham *et al.* (1985) la minéralisation due à l'activité des nématodes bactérivores n'est significative pour la croissance de la plante seulement quand la minéralisation par la microflore est insuffisante pour satisfaire les besoins de la plante. Pour Baath *et al.* (1981), l'azote minéralisé, qui pourra être disponible pour la croissance de la plante, dépend de la compétition entre les racines de la plante et les microorganismes pour l'utilisation de cette source. S'il y a une source de carbone facilement disponible, la plupart de l'azote peut être immobilisé par les microorganismes.

CHAPITRE II: MATERIEL ET METHODES

1. MATERIELS BIOLOGIQUES

Deux types de sols ont été utilisés dans les différentes expériences. L'un provient dans la partie sud du bassin arachidier, à Sonkorong qui est situé dans la communauté rurale de Thyssé-Kaymor (région de Kaolack, Centre du Sénégal). L'autre sol a été prélevé dans la zone de Sangalkam, localisé dans la région Dakar (Sénégal).

1.1. Les sols

1.1.1. Préparation du sols des expériences: élimination des nématodes

Deux méthodes sont utilisées pour éliminer les nématodes présents naturellement dans les sols.

Congélation-Décongélation

Après humidification à 12%, les sols sont mis dans des sacs en plastique par lot de 2 kg, et sont incubés pendant 7 jours à l'étuve 37°C, pour réactiver les différents organismes qui s'y trouvent. Après incubation, les sacs sont ensuite placés pendant 7 jours au congélateur à -18°C, puis à la température ambiante pendant 7 jours. Ce processus de congélation-décongélation est répété 5 fois. Après l'ensemble des cycles de congélation-décongélation, l'absence de nématode a été vérifiée sur 3 échantillons de 250 g de sol. Cette méthode permet d'avoir un sol sans nématode, et de conserver une grande partie de la microflore. Elle limite aussi le flush de minéralisation observé lors d'une stérilisation par autoclavage.

Stérilisation par autoclavage

Le sol est stérilisé à 130°C pendant 1 heure. Cette stérilisation a été utilisée pour les expériences avec des volumes de sol importants dans les pots et où les mesures se font uniquement en fin d'expérimentation.

La décontamination par congélation-décongélation concerne les sols provenant de Thyssé-Kaymor et la stérilisation à autoclave, les sols de Sangalkam.

1.1.2. Caractéristiques physico-chimiques des sols

Les caractéristiques physico-chimiques des 2 sols sont résumées dans le tableau 1. Ce sont des sols très pauvres en argile (-10%) et en éléments minéraux (%C <0,8%, %N<0,07), caractéristiques communes aux sols sahéliens. Le sol de Thyssé correspond à un sol à texture sablo-limoneuse, et celui de Sangalkam est à texture sableuse. Les très faibles teneurs en

argiles et en matières organiques des sols de Sangalkam permettent de limiter les conséquences de l'autoclavage.

Tableau 1: Caractéristiques physico-chimiques des 2 sols utilisés dans les différentes expériences

Paramètres	Sol Thyssée	Sol Sangalkam
argiles (%)	9,1	2,2
limons fins (%)	5,35	0,8
limons grossiers (%)	9,75	1,4
sables fins (%)	40,35	52,9
sables grossiers (%)	35,45	42,7
C g kg ⁻¹ sol sec	7,53	1,97
N g kg ⁻¹ sol sec	0,69	0,22
P ₂ O ₅ g kg ⁻¹ sol sec	0,23	0,02
pH eau	7,77	7,14
Ca (cmol kg ⁻¹)	4,74	1,19
K g kg ⁻¹ sol sec	0,10	0,04
Mg g kg ⁻¹ sol sec	0,12	0,03
Na (cmol kg ⁻¹)	0,25	0,21
CEC (cmol kg ⁻¹)	3,83	1,29

CEC: capacité d'échange cationique.

1.2. Les nématodes

1.2.1. Les nématodes testés

Trois espèces de nématodes ont été choisies pour les différentes expériences qui sont menées dans cette étude: *Zeldia punctata*, *Cephalobus pseudoparvus* et *Acrobeloides nanus* (Annexe 1). Ce sont des nématodes bactérivores appartenant à la famille des cephalobidae. Compte tenu de la variabilité morphologique des *Acrobeloides* (De ley, 1997) 2 populations ont été étudiées: *Acrobeloides nanus* 1 et *Acrobeloides nanus* 2.

1.2.2. Culture des nématodes

L'obtention des inoculum de nématode nécessite plusieurs phases.

Elevage des nématodes

Les élevages de nématodes ont été réalisés à partir de nématodes provenant de Thyssé Kaymor. Les élevages monospécifiques sont maintenus en milieu gélosé de TSA (Tryptic Soy Agar (Annexe 2) avec comme unique bactérie un *Pseudomonas* sp (souche HR13).

Pour les multiplier, les nématodes sont repiqués par lot de 100 sous la hotte à flux laminaire pour éviter toute contamination bactérienne, dans de nouvelles boîtes Pétri de 90 cm de diamètre contenant le même milieu de culture TSA et la même bactérie comme substrats. Compte tenu des taux de multiplication des nématodes utilisés, il faut 10 à 20 jours pour multiplier le nombre de nématodes d'un facteur entre 10 et 100.

Pour obtenir l'inoculum de nématodes, le contenu des boîtes de Pétri (milieu de culture + nématodes) est déposé sur un tamis de maille 20 μm recouvert d'une double couche de papier-filtre et placé dans une grande boîte de Petri contenant de l'eau stérile. Les nématodes traversent le papier-filtre par des mouvements actifs. Ils sont recueillis 24 h après et mis en suspension dans un tube avec 1 litre d'eau.

Inoculation des nématodes dans le sol

Cinq comptages d'une aliquote de chaque suspension contenant les nématodes sont effectués pour évaluer le nombre total de nématodes. Ensuite, le volume correspondant au nombre de nématodes à inoculer pour obtenir une densité de 10 nématodes par gramme de sol sec est calculé. Cinq comptages nématologiques de ce volume sont effectués pour vérifier la précision des premiers comptages.

En outre, 500 ml de l'extrait sont filtrés avec 2 tamis de 20 μm (pour retenir tous les nématodes), et ce filtrat est inoculé dans les pots témoins sans nématodes.

La suspension contenant les nématodes est prélevée avec une pipette et inoculée dans chaque pot dans un trou préalablement fait dans le sol près de la plante. A toutes les 10 inoculations, un inoculum est conservé dans un tube, pour déterminer la densité réelle de nématodes inoculés. Toutes les espèces sont inoculées le même jour dans les pots. L'inoculation (10 individus g^{-1} de sol) a lieu 2 ou 3 jours après le repiquage des plants.

1.3. Les plantes

1.3.1. Les plantes testées

Quatre plantes sont utilisées dans les différentes expériences que nous avons mises en place: deux plantes annuelles: le maïs (*Zea mays* L.) et l'aubergine ou tomate amère (*Solanum aethiopicum* var. Soxna), et deux plantes pérennes: *Acacia holosericea* et *Acacia seyal*.

Le maïs a été choisi pour son exigence en azote contrairement à l'aubergine, alors que les 2 acacias sont choisis pour leur grande potentialité à établir des symbioses mycorhiziennes bien que les 4 plantes soient mycotrophes.

Les graines du maïs proviennent de la collection du laboratoire de la DRPF-ISRA (Direction de Recherches sur la Production Forestière-Institut Sénégalais de Recherche Agricole) et l'Aubergine de celui du CDH-ISRA (Centre de Développement Horticole-ISRA). Les graines des acacias proviennent du laboratoire d'Ecologie Microbienne de l'IRD de Dakar.

1.3.2. Prégermination et repiquage des plants

Pour le maïs, les graines sont placées dans une boîte de Pétri contenant de l'eau stérile. Dès l'apparition des bourgeons de racines (3 à 4 jours), elles sont repiquées en serre (1 graine germée/tube ou pot) dans le sol, la racine vers le bas.

Pour l'aubergine, les graines sont d'abord lavées 3 fois avec de l'eau stérile. Puis elles sont stérilisées par trempage dans l'eau de javel pendant 3 minutes. Les graines sont transférées aseptiquement dans des boîtes de Pétri contenant de la gélose préalablement préparée, après avoir été trempées pendant 2 heures dans de l'eau stérile. Ces boîtes, scellées avec du parafilm, sont incubées à l'étuve 37°C. Après 7 jours, les graines qui ont germé sont repiquées dans les pots et les tubes selon les expériences.

Avant la germination, les graines des acacias sont désinfectées avec l'acide sulfurique 95% pendant 30 minutes. Après plusieurs rinçages avec de l'eau stérile, les graines sont trempées dans l'eau pendant 24 heures; cette étape permet de lever la dormance des graines. Elles sont ensuite placées dans des boîtes de Pétri contenant de la gélose et incubées à l'étuve 37 °C pendant 48 heures. Le repiquage se fait de la même manière que pour les autres plantes.

1.4. Les champignons mycorhiziens

1.4.1. Origine des champignons

Les souches de champignons utilisées dans notre étude proviennent de la collection des laboratoires d'Ecologie microbienne des sols et de Microbiologie des sols tropicaux de l'IRD de Dakar. Elles sont constituées de 2 espèces de champignons endomycorhiziens (*Glomus intraradices* et *Glomus aggregatum*) appartenant à l'ordre des glomales et d'une espèce de champignon ectomycorhizien de l'ordre des sclerodermatales (*Pisolithus sp.*).

1.4.2. L'inoculum endomycorhizien

La production d'inoculum

La production d'inoculum est réalisée en serre. Une plante mycotrophe, le maïs, est cultivée en présence de champignons dans des pots contenant du sable de plage stérile. Ces pots sont arrosés régulièrement à la capacité au champ et reçoivent tous les 15 jours 100 ml d'une solution de Long Ashton (Annexe 3).

Pour chacun des champignons utilisés, l'inoculum est obtenu en 3 mois de culture, et il est constitué d'un mélange de spores et de fragments de racines mycorhizées. Mais dans notre étude, seules les spores extraites seront utilisées comme inoculum.

Extraction des spores

L'extraction des spores se fait par tamisage humide selon la méthode de Gerdemann and Nicolson (1963). La suspension sporale séparée du substrat contenant les propagules endomycorhiziennes (fragments de mycorhizes, hyphes), est répartie dans des tubes avec une solution de saccharose à 60 %. Ces tubes sont centrifugés pendant 10 minutes à 8000 tours par minute à une température de 4°C. Les spores contenues dans la phase claire après la centrifugation, sont placées dans un tamis à mailles fines (50 μm) et rincées avec de l'eau, puis avec une solution physiologique additionnée d'antibiotiques. Elles sont ensuite triées, sélectionnées à l'aide d'une micropipette et conservées jusqu'à leur utilisation à 4°C dans des tubes fermés contenant une solution physiologique de Ringer.

Inoculation des spores

L'inoculation des spores dans les pots a lieu 4 à 5 jours après le repiquage des plants en raison de 20 à 30 spores par pots. Avant l'inoculation, nous avons déterminé le volume contenant le nombre de spores à inoculer. L'inoculation se fait avec une pipette, le plus près possible de la racine de la plantule. Un même volume de solution filtrée et stérilisée, est inoculé dans les pots témoins sans champignon.

1.4.3. L'inoculum ectomycorhizien

La souche fongique est maintenue à 25°C dans des boîtes de Pétri contenant un milieu de culture composés d'Agar et de MMN (Milieu de Melin et Norkrans, annexe 4). L'inoculum fongique est préparé dans des jars en verre de 1 litre, rempli avec 600 ml d'un mélange de vermiculite et de tourbe (4:1, v:v) autoclavé (120°C, 20 min). Le substrat est ensuite

humidifié à la capacité au champ avec 300 ml du milieu liquide MMN. Après refroidissement, ce substrat est inoculé avec la souche fongique et maintenu pendant 2 mois à 28°C. Deux cm³ de l'inoculum ectomycorhizien (mélange de vermiculite et de tourbe (4:1, v:v) humidifié avec une milieu liquide de MMN contenant le champignon sont inoculés par répétition dans les traitements ectomycorhiziens, la même quantité de mélange vermiculite et tourbe sans le champignon est inoculé dans les traitements témoins.

La souche *Pisolithus sp* est choisie à cause de son taux de croissance élevé en conditions axéniques.

2. Dispositifs expérimentaux

Pour tester les hypothèses de travail, les différents paramètres ont été modulés dans 5 expériences visant à étudier l'effet des interactions nématodes/bactéries au cours du temps et / ou en fonction :

- du type de nématode bactéricivore,
- de la présence ou non d'une plante dans le sol,
- de la présence de plantes différentes,
- de la présence de champignons mycorhiziens.

Les différentes expériences réalisées sont conçues sur le même principe expérimental, chacune mettant l'accent sur un aspect particulier des interactions étudiées.

2.1. **Expérience 1:** Interactions entre différentes espèces de nématodes bactéricivores (4 types différents) et un champignon endomycorhizien: effet sur la communauté bactérienne du sol et le développement de différentes plantes.

Cette expérience a pour but de déterminer les relations qui existent entre les nématodes bactéricivores et le champignon endomycorhizien *Glomus aggregatum*, et de voir s'il y a un effet synergique ou antagoniste entre ces 2 types d'organismes sur le développement de diverses plantes et les bactéries du sol.

2.1.1. Dispositif expérimental

Cette expérience comporte 35 traitements avec 9 répétitions chacun, en randomisation totale: 5 traitements nématodes (témoin sans nématode, *Zeldia punctata*, *Cephalobus pseudoparvus*,

Acrobeloides nanus 1 et 2) combinés chacun avec 4 traitements plantes (sol seul, *Acacia seyal*, maïs et aubergine) et 2 traitements champignon (sans champignon et avec *Glomus aggregatum*).

L'expérience a été réalisée dans des tubes plastiques PVC (5,5 cm de diamètre et 19 cm de hauteur) contenant environ 400 g de sol provenant de Sangalkam stérilisé par autoclavage. Les tubes ont été placés dans la serre à température ambiante. Des arrosages sont faits quotidiennement de façon à maintenir une humidité d'environ 12%.

2.1.2. Paramètres mesurés

Différentes analyses sont faites pour les 4 compartiments étudiés: les nématodes (densité et biomasse), les microorganismes (densité bactérienne, activité phosphatasique alcaline et biomasse microbienne totale) le sol (teneur en azote minéral) et la plante (biomasse végétale, teneur en azote total et en phosphore total et taux de mycorhization). Les mesures sont faites en fin d'expérience, 2 mois et demi après le semis (repiquage des plants).

2.2. **Expérience 2**: Interactions entre *Zeldia punctata* et deux champignons endomycorhiziens: effets sur la communauté bactérienne du sol et le développement du maïs.

Le but de cette expérience est de voir si les interactions nématodes bactérivores-champignon endomycorhizien varie avec l'espèce de champignon endomycorhizien.

2.2.1. Dispositif expérimental

Cette expérience qui comporte 8 traitements avec 5 répétitions chacun, en radomisation totale: 2 traitements nématodes (sans nématode et *Zeldia punctata*) combinés chacun avec 4 traitements champignons (sans champignon, *Glomus aggregatum* et *Glomus intraradices*, les 2 champignons inoculés simultanément).

Elle est réalisée avec des pots de 7 cm de diamètre et 21 cm de hauteur, contenant environ 2 kg de sol de Sangalkam stérilisé par autoclavage. Ces pots ont été placés à la température ambiante dans la serre et sont arrosés quotidiennement.

2.2.2. Paramètres mesurés

Les mêmes paramètres que l'expérience 1 sont mesurés.

2.3. **Expérience 3**: Interactions entre nématodes bactérivores (*Zeldia punctata*, *Cephalobus pseudoparvus*) et champignons endo- ou ectomycorhizien: effets sur le développement d'*Acacia holosericea*.

Cette expérience nous permet de comparer les interactions nématodes bactérivores-champignons mycorhiziens, en fonction du type de symbiose mycorhizienne (ecto ou endomycorhizes).

2.3.1. **Dispositif expérimental**

Cette expérience comporte 9 traitements avec 9 répétitions chacun, suivant un dispositif en randomisation totale: 3 traitements nématodes (sans nématode, *Zeldia punctata*, et *Cephalobus pseudoparvus*) combinés chacun avec 3 traitements champignons (sans champignon, *Glomus intraradices* et *Pisolithus sp*), avec la présence d'*Acacia holosericea* dans tous les traitements.

L'expérience est réalisée dans des gaines (8,5 cm de diamètre et 25 cm de hauteur) contenant environ 1 kg de sol de Sangalkam stérilisé par autoclavage. Ces gaines sont placées dans la serre à la température ambiante. Des arrosages sont réalisées quotidiennement.

2.3.2. **Paramètres mesurés**

Les mêmes paramètres que l'expérience 1 sont mesurés dans cette expérience, à l'exception de la densité bactérienne et de l'activité phosphatase alcaline.

2.4. **Expérience 4**: Interactions entre *Zeldia punctata* et la communauté bactérienne du sol: effet sur la croissance et la nutrition minérale (N et P) du maïs.

Le but de cette expérience est d'étudier l'influence du nématode bactérivore *Zeldia punctata* sur les bactéries du sol (croissance, activité et structure génétique), et ses conséquences sur une plante (croissance et nutrition minérale).

2.4.1. Dispositif expérimental

Cette expérience comporte 4 traitements avec 5 répétitions par traitement et par date: témoin (sol seul); nématode seul (*Zeldia punctata*), plante seule (maïs) et nématode plus plante. L'expérience a été réalisée avec des tubes en verre de 2,5 cm de diamètre et 15 cm de hauteur, contenant 80 g de sol de Thyssé Kaymor humidifié à 100% à la capacité au champ. En serre, les tubes sont placés dans un bac chauffé (température minimale 25°C), la température maximale étant la température maximale ambiante soit 35°C. Des arrosages sont faits quotidiennement par pesée de façon à maintenir une humidité de 12% dans les tubes. L'ensemble des mesures est réalisé au cours de 5 dates: au semis (repiquage des plants de maïs), 7, 21, 35, et 52 jours après le semis.

2.4.2. Paramètres mesurés

Les paramètres mesurés sont les mêmes que dans l'expérience 1 à l'exception des taux de mycorhization. De plus, nous avons mesuré dans cette expérience la respiration de la communauté bactérienne (quantité de CO₂ dégagé), la structure de la communauté bactérienne (Denaturing Gradient Gel Electrophoresis) et la biomasse aérienne, racinaire fraîche du maïs.

2.5. **Expérience 5:** Interactions entre différents nématodes bactérivores et la communauté bactérienne du sol: effets sur la croissance et la nutrition minérale (N et P) du maïs et de l'aubergine.

L'objet de cette expérience est de comparer l'effet de différents nématodes bactérivores sur les bactéries du sol (croissance, activité et structure génétique), et les conséquences selon la plante présente.

2.5.1. Dispositif expérimental

Cette expérience comporte 10 traitements avec 7 répétitions pour chaque traitement: 5 traitements nématodes (sans nématode, *Zeldia punctata*, *Cephalobus pseudoparvus*, *Acrobeloides nanus* morphotype1 et *Acrobeloides nanus* morphotype 2) croisés chacun avec 2 traitements plantes (maïs et aubergine).

Cette expérience est réalisée de la même manière et dans les mêmes conditions que l'expérience 4. Les mesures sont réalisées au cours de 4 dates: au semis (jours de repiquage des plants), 12, 26, 47 jours après le semis.

2.5.2. Paramètres mesurés

Les paramètres mesurés sont les mêmes que ceux de l'expérience 4.

3. Méthodes analytiques

3.1. Analyses nématologiques

3.1.1. Densité des nématodes

Les nématodes sont extraits du sol par la technique d'élutriation de Seinhorst (1962), basée sur la différence des vitesses de sédimentation des nématodes et des particules de sol. L'échantillon de sol (200 g pour les expériences 1, 2 et 3; 30 g pour les expériences 4 et 5) est placé dans un erlenmeyer avec 2 litres d'eau. Celui-ci est ensuite retourné au-dessus d'une colonne de verre, sous laquelle est appliqué un courant d'eau ascendant. Sous l'action de ce dernier, l'ensemble nématodes, résidus végétaux et argiles (particules légères) est séparé des particules sableuses plus lourdes, et récupéré à travers un trop-plein situé au niveau de la partie supérieure de la colonne de verre. Les nématodes sont récupérés après passage passif de la suspension à travers une superposition de tamis de 50 μm , et passage actif pendant 48 heures à travers une double couche de papier-filtre (kleenex). La suspension contenant les nématodes est ensuite placée dans des tubes avec 25 ml d'eau.

Pour le sol rhizosphérique, l'extraction des nématodes se fait par passage direct à travers la superposition de tamis de 50 μm de la suspension de rinçage des racines.

Le nombre de nématodes de chaque échantillon est déterminé par comptage direct sous la loupe binoculaire (X40) de 5 ml de la suspension placée sur une plaque de plexiglas quadrillée.

Après comptage, les échantillons de nématodes sont fixés avec une solution formolée (FPG) à chaud (Annexe 5) pour être conservés en vue d'analyses ultérieures.

3.1.2. Biomasse des nématodes

Pour déterminer la biomasse des nématodes, un volume 0,5 ml de chaque échantillon fixé avec le FPG (environ 200 nématodes) est déposé sur une grande lame (4,5 x 6 cm) encerclé d'une fine couche de paraffine. Une lamelle est posée sur la lame, et celle-ci est chauffée jusqu'à ce que la paraffine fonde et scelle la lame à la lamelle.

Pour chaque lame, nous avons mesuré au microscope (X100) la longueur et le diamètre du corps des 40 premiers nématodes juvéniles et des 20 premiers nématodes adultes rencontrés dans chaque lame. La biomasse de chaque nématode est calculée en utilisant la formule suivante (Andrassy, 1956):

$$\text{Biomasse } (\mu\text{g}) = \frac{a^2 \times b}{1600000}$$

a (μm) = diamètre du nématode

b (μm) = longueur du nématode

3.2. Compartiment microbien

3.2.1. Quantification du pool microbien: biomasse microbienne

La méthode de fumigation/extraction (Amato et Ladd, 1988) a été utilisée pour estimer la biomasse microbienne totale du sol. L'azote α -aminé contenu dans les microorganismes du sol (20 g de sol pour les expériences 1, 2, 3; 5 g pour les expériences 4 et 5) est dosé par colorimétrie avant et après incubation pendant 10 jours dans un dessiccateur saturé en chloroforme (fumigation). L'extraction de l'azote, avant et après fumigation a été faite par agitation (va et vient pendant 1 h) en présence d'une solution de chlorure de potassium 2M (18,75 pour 5 g de sol à 75 ml pour 20 g) L'azote α -aminé est dosé par colorimétrie à travers une chaîne d'analyse en flux continu "technicon II". La biomasse microbienne totale est calculée selon la formule suivante:

$$N_m = ((N_1 - N_2) \times V) / (P - (P \times H))$$

Le Carbone microbien C_m ($\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec) = 21 x N_m

N_m : azote microbien ($\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec)

N_1 : azote α -aminé mesuré dans les extraits avant incubation ($\mu\text{g N ml}^{-1}$)

N_2 : azote α -aminé mesuré dans les extraits après incubation de 10 jours ($\mu\text{g N ml}^{-1}$)

V: volume de KCl utilisé pour l'extraction (ml)

P: poids de l'échantillon de sol frais (g)

H: l'humidité de l'échantillon (%)

3.2.2. Densité de bactéries cultivables

La méthode utilisée est le comptage direct des bactéries cultivables ou CFU (Colonies Forming Unity). Deux grammes du sol de chaque échantillon sont mis en suspension dans 25 ml de $MgSO_4$ 0,1M (agitation pendant 30 mn à 100 tours/mn), et des séries de dilution (10^{-1} à 10^{-6}) sont réalisées pour chaque suspension. Dix microlitres des différentes dilutions sont transférés dans des boîtes de Pétri contenant du TSA solide (Annexe 2). Après incubation pendant 24 heures, les colonies sont comptées et le nombre de bactéries par gramme de sol est estimé en prenant en compte la dilution utilisée.

3.2.3. Mesure du dégagement de CO_2 : respirométrie

La mesure des quantités de CO_2 est faite par des injections directes dans un chromatographe en phase gazeuse (MTI P200, SRA Analytical Instruments) équipé d'un détecteur à conductibilité thermique TCD et d'une colonne Poraplot Q, après 2, 4 et 6 heures d'incubation à 37°C. Cinq grammes de sol par échantillon mis dans des flacons de 60 ml sont utilisés pour chaque mesure. L'hélium est utilisé comme gaz vecteur.

3.2.4. Activité bactérienne: dosage des phosphatases alcalines

L'activité des phosphatases alcalines est mesurée par la méthode modifiée de Tabatabai et Bremner (1969). Elle est basée sur l'hydrolyse du paranitrophényl phosphate (pNPP) disodique par les phosphatases secrétées par les microorganismes. Ces dernières scindent la molécule (une molécule de paranitrophénol pour une molécule de phosphate) libérant le paranitrophénol de couleur jaune en milieu alcalin. La coloration suit la loi de Beer-Lambert, la densité optique étant proportionnelle à la concentration.

Pour chaque essai, 100 μ l de pNPP sont ajoutés dans 100 μ g de sol, et 400 μ l d'une solution de tampon universel modifié (Skujins *et al.*, 1962) sont utilisés pour maintenir le pH à 11 (phosphatases alcalines). Trois essais sont faits pour chaque échantillon. Après incubation sous agitation pendant une heure à 37°C des essais et des témoins sans sol (TE) et sans substrats (TS), du $CaCl_2$ (100 μ l) et du NaOH (400 μ l) à 0,5M sont utilisés respectivement pour arrêter la réaction. Après centrifugation, la densité optique du surnageant (pNPP) est lue au spectrophotomètre à une longueur d'onde de 400 nm en prenant comme référence un

témoin H₂O. La densité optique (DO) réelle de chaque échantillon est donnée par la formule suivante:

$$DO_{\text{réel}} = DO_{\text{essais}} - (DO_{\text{TS}} + DO_{\text{TE}})$$

Avec 0,420 nm correspondant à 10 µg de pNPP.

3.2.5. Structure de la communauté bactérienne

La DGGE (Denaturing Gradient Gel Electrophoresis) a été utilisée pour comparer la structure de la communauté bactérienne entre différents traitements. A partir des ADN totaux bactériens extraits d'un échantillon de sol, des séquences spécifiques sont amplifiées et séparées par électrophorèse sur un gradient dénaturant. Ce gradient permet de séparer les fragments d'ADN de tailles identiques selon leur % G+ C (Guanine + Cytosine) et donc selon leur séquence.

Extraction de l'ADN total du sol

L'ADN de 0,5 g de sol de chaque échantillon est extrait par la méthode de lyse physique décrit par Porteus *et al.* (1997) modifiée par Fall et Brauman (2003) (Annexe 6).

Amplification par PCR

Elle consiste à multiplier en un nombre élevé de copies un même segment de l'ADN matrice, ce qui conduit à l'obtention d'une quantité détectable de ce fragment d'ADN. La méthode décrit par Fall et Brauman (2003) est utilisée dans cette étude. Ce sont les séquences 16S de l'ARNr qui sont amplifiées en présence d'une polymérase la Taq polymérase avec les amorces 518r (5'-ATTACCGCGGCTGCTGG3') (Muyzer *et al.*, 1993) et gc338f (5'-CGC CCG CCG CGC GCG GCG GGC GGG GCG GGG GCA CGG GGG G-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3') (Ovreas *et al.*, 1997). L'amplification se fait avec un amplificateur de type GeneAmp PCR system (Perkin Elmer), et elle se termine au bout 30 cycles d'amplification.

Electrophorèse sur Gel d'acrylamide bidistillée

Les produits de l'amplification sont séparés par électrophorèse à travers un gel Acrylamide/Bis 8% placé dans un tampon TAE 1X (Tris 2M, acétate 1M, EDTA 50mM). Le gel d'acrylamide est préparé avec un gradient dénaturant compris entre 30% (20 ml acrylamide 40%, 2 ml de TAE 50X, 12,6 g d'urée, 12 ml de Formamide et 100 ml H₂O) et

60% (20 ml acrylamide 40%, 2 ml de TAE 50X, 25,2 g d'urée, 24 ml de Formamide et 100 ml H₂O). La quantité d'extrait déposée pour chaque échantillon est de 7 µl mélangé avec 4 µl de bleu de charge et la migration s'effectue à 150 volts pendant 5 heures à 60°C.

Visualisation des produits de l'électrophorèse

Le gel obtenu est coloré avec une solution de Subr Green 0,1% pendant 20 minutes. Celui-ci est ensuite observé sous un transilluminateur UV et visualisé à l'ordinateur grâce au logiciel biocapte et analysé grâce au logiciel Biogene (ETS VILBER-LOURMAT, Paris 1999).

3.3. Azote minéral du sol

Le dosage de l'azote ammoniacal est réalisé par la réaction de Berthelot au bleu de d'indophénol. Tandis que celui des nitrates est réalisé par réduction en nitrites, puis par réaction colorée avec la sulfamide en milieu acide pour former un composé "diazoté" avec le N-1 naphthyléthylène diamine dichlorohydrate (Bremner, 1965). Ces mesures sont effectuées simultanément au dosage de l'azote α-aminé de la biomasse microbienne avant incubation.

3.4. Taux de mycorhization des plantes

3.4.1. Détermination de l'intensité et de la fréquence d'endomycorhization

Les racines sont colorées selon la méthode de Philips et Hayman (1970) afin d'évaluer le taux de mycorhization. Les racines traitées d'abord avec du KOH à 10% pour décoloration, sont incubées dans un bain-marie à 80°C pendant 1 heure 30 minutes. Elles ont ensuite été colorées avec le bleu trypan 0,05 % (0,05 g de bleu de Trypan, 10 ml de Lactophénol d'Amman et 90 ml d'eau distillée). L'examen histologique est effectué en déposant les fragments d'environ 1 cm (par groupe de 10) dans quelques gouttes de glycérol (20%) entre lame et lamelle et examinés au microscope. Pour chaque plant, 30 fragments sont montés (3 lames de 10 fragments). La fréquence (F) des racines colonisées et l'intensité (I) de colonisation sont évaluées.

$$\text{Fréquence} = \frac{\text{Nombre de fragments colonisés}}{\text{Nombre de fragments observés}} \times 100$$

$$\text{Intensité} = \frac{\text{Longueur de segments de 1 cm colonisés}}{\text{Longueur totale de segments observés}} \times 100$$

3.4.2. Détermination de la fréquence d'ectomycorhization

Les racines sont coupées en petits fragments. Le taux de colonisation est déterminé au microscope par comptage du nombre de fragment de racine mycorhizée par rapport au nombre total de fragments observés.

$$\text{Fréquence (\%)} = \frac{\text{Nombre de fragments mycorhizés}}{\text{Nombre de fragments observés}} \times 100$$

3.5. Croissance et nutrition minérale des plantes

3.5.1. Biomasses végétales fraîches et sèches

Après dépotage des plantes, les parties aériennes et racinaires sont séparées et pesées avant et après séchage à l'étude 80°C pendant 72 heures.

3.5.2. Teneur en azote des parties aériennes et racinaires

Cent mg de poudre obtenu après broyage (< 50 µm) des feuilles et des racines de chaque échantillon, sont minéralisés par attaque à froid pendant une nuit avec 7,5 ml d'un mélange sulfo-salicylique (réduction des nitrates en nitrites), puis par attaque à chaud avec 5 ml d'acide sulfurique à 5% et 250 mg d'un catalyseur à base de sélénium. L'ammoniac formé est fixé immédiatement par l'acide sulfurique sous forme de sulfate d'ammonium. Elle est ensuite dosée en colorimétrie automatique suivant la réaction de Berthelot.

3.5.3. Teneur en phosphore des parties aériennes

La teneur en phosphore des végétaux a été mesurée par spectrométrie d'émission plasma ICP (Inductive Coupling Plasma) au laboratoire d'analyse du CNRS (Solaize, France)

3.6. Analyses statistiques

Les moyennes des différents paramètres sont comparées entre traitement par analyse de variance: Anova 1 pour les expériences à un facteur (traitement nématodes) ou Anova 2 pour les expériences à deux facteurs (traitements nématodes et dates). Les tests de Fisher PLSD et

de Newman et Kheuls ($p < 0,05$) sont utilisés pour comparer les moyennes des paramètres étudiés au cours du temps pour chaque traitement, mais également entre traitements. Les logiciels STATVIEW et SUPERANOVA ont été utilisés pour réaliser ces analyses.

Les profils de DGGE ont été comparés en utilisant le logiciel Bio-profil (Ets Vilber Lourmat Paris, 1999). Les matrices de présence-absence ont été employées pour déterminer les différences entre les profils de DGGE des différents traitements. Les dendrogrammes de similarité ont été produits par le logiciel de Bio-profil avec le coefficient de similarité de Dice (intervalle de confiance de 5%) et l'algorithme d'UPGMA (Unweighted Pair-Group Method Algorithm).

3.7. Récapitulatif des paramètres mesurés

Le tableau suivant récapitule les différents paramètres mesurés pour chaque expérience

	Paramètres mesurés	Exp.1	Exp.2	Exp.3	Exp.4	Exp.5
Nématodes	Densité	x	x	x	x	x
	Biomasse	x			x	x
	Localisation (sol rhizosphérique ou sol brut)				x	x
Microflore	Densité bactérienne (nombre de CFU)	x	x	x	x	x
	Activité bactérienne: phosphatases alcalines	x	x		x	x
	Activité bactérienne: quantité de CO ₂ dégagé				x	
	Biomasse microbienne totale	x	x	x	x	x
	Structure de la communauté bactérienne (DGGE)				x	x
Sol	Caractéristiques physico-chimiques	x	x	x	x	x
	Teneur en azote minéral: NO ₃ ⁻ et NH ₄ ⁺	x	x	x	x	x
Plantes	Biomasses aériennes et racinaires fraîches				x	x
	Biomasses aériennes et racinaires sèches	x	x	x	x	x
	Teneur en azote	x			x	x
	Teneur en phosphore	x		x	x	x
	Taux de mycorhization : intensité et fréquence	x	x	x		

Exp. : expérience; CFU: Colonies formig unity; DGGE : Denaturing Gradient Gel Electrophoresis
La lettre x montre que le paramètre est mesuré pour cette expérience

CHAPITRE III: RESULTATS

1. **EXPERIENCE 1:** INTERACTIONS ENTRE DIFFERENTES ESPECES DE NEMATODES BACTERIVORES (4 TYPES DIFFERENTS) ET UN CHAMPIGNON ENDOMYCORHIZIEN: EFFET SUR LA COMMUNAUTE BACTERIENNE DU SOL ET LE DEVELOPPEMENT DE DIFFERENTES PLANTES.

1.1. Densités finales de nématodes

Evolution selon le type de nématode

Les densités finales des nématodes *Z. punctata*, *C. pseudoparvus*, et *A. nanus 2* sont respectivement 6, 3, et 2 fois plus élevées que la densité initiale. Celle de *A. nanus 1* est par contre plus faible (-20%) que la densité initiale.

Les densités finales de *Z. punctata*, comprises entre 2,8 et 32,4 ind g⁻¹ sol sec, sont significativement plus élevées que celles des autres espèces de nématodes quelle que soit la plante (Tableau 2). Elles représentent en moyenne 2 fois les densités de *C. pseudoparvus* et *A. nanus 2* et 5 fois celles de *A. nanus 1*. Cette dernière espèce présente les plus faibles densités: de 0,2 à 6,2 ind g⁻¹ sol sec.

Effet des plantes

Les densités finales de nématodes les plus élevées, toutes espèces confondues, sont obtenues en présence du maïs (6,2 à 32,4 ind g⁻¹ sol sec). Les densités les plus faibles sont obtenues en présence d'Acacia et dans le sol sans plante (Tableau 2). L'aubergine permet le développement de population intermédiaire dont la densité varie entre 3,3 et 11,1 ind g⁻¹ sol sec.

Effet de *Glomus aggregatum*

L'inoculation du champignon endomycorhizien *Glomus aggregatum* n'a pas d'effet sur la densité des nématodes (toutes espèces confondues) sous le maïs et l'Acacia (Tableau 2). A l'inverse, sous l'aubergine, la présence du champignon limite la multiplication de tous les nématodes. Quel que soit le traitement nématode, il n'y a pas d'interaction "plantes et champignon mycorhizien".

Tableau 2: Densités finales des nématodes (Ind.g⁻¹ sol sec) en fonction des différents types de plantes et du traitement champignon.

	Traitements nématodes					Traitement champignon			Interaction				
	<i>Z. punctata</i>	<i>C.pseudoparvus</i>	<i>A. nanus</i> 1	<i>A. nanus</i> 2	Effet	Témoin	Inoculé	Effet					
Inoculation	(2)	(2)	(3)	(3)									
Témoin	2,77c	A	4,3 bc	A	0,22 a	A	0,48 b	A	**				
Aubergine	11,1b	B	3,88 a	A	3,32 a	B	9,69 b	B	***	8,75 b	5,25 a	**	n.s.
Acacia	3,5c	A	1,95 ab	A	1,96 ab	AB	2,61 bc	A	**	2,23	2,78	n.s.	n.s.
Maïs	32,4c	C	16,4 b	B	6,19 a	C	17,4 b	C	***	18,5	17,7	n.s.	n.s.
Interaction													
plantes x champignon	n.s.		n.s.		n.s.		n.s.						

(): densité initiale

Les valeurs portant les mêmes lettres majuscules sur une même colonne ou les mêmes lettres minuscules sur une même ligne, ne sont pas significativement différentes (nombre de répétition n (traitement nématode)=9, n (traitement champignon)=45).

* P<0,05; ** P< 0,01; P< 0,001; ns: non significatif.

1.2. Taux de mycorhization

La fréquence et l'intensité de mycorhization des différentes plantes est en moyenne de 75% et 38% respectivement (Tableau 3). Ce qui traduit une grande effectivité du champignon endomycorhizien *Glomus aggregatum* sur les plantes testées.

Effet de la plante

La fréquence d'endomycorhization mesurée ne varie pas significativement selon la plante (Tableau 3). La fréquence la plus élevée est mesurée chez le maïs (81%) et l'aubergine (82%). Par contre, l'intensité de mycorhization diffère significativement en fonction des plantes. Elle est significativement plus élevée pour Acacia (46%) que pour le maïs (29%). Les valeurs observées pour l'aubergine sont intermédiaires (40%).

Effet des nématodes

Les fréquences et les intensités de mycorhization des 3 plantes ne varient pas selon l'espèce de nématode inoculé. Cependant elles tendent à être plus élevées que celles du témoin sans nématodes (différences non significatives) (Tableau 3). Comparées au témoin, les augmentations de la fréquence observées en présence des nématodes (toutes espèces confondues) sont en moyenne de 21%, 6% et 38% respectivement pour le maïs, l'aubergine et *Acacia seyal*. Pour l'intensité, ces accroissements sont respectivement de 72%, 32% et 52%.

Tableau 3: Fréquence et Intensité de mycorhization en fonction de la présence ou non de nématodes et selon le type de plantes.

	Traitements nématodes					Moyenne.totale	Effet
	Témoin	<i>Z. punctata</i>	<i>C. pseudoparvus</i>	<i>A. nanus</i> 1	<i>A. nanus</i> 2		
Fréquence Aubergine (%)	76,7	74,1	77,1	85,8	89,2	81	ns
Acacia	51,3	77,1	75,3	79,6	51,1	67	ns
Maïs	70,2	91,7	85,6	78,7	83,2	82	ns
							ns
Intensité Aubergine (%)	31,7	39,8	39,7	39,1	49,2	40	ab ns
Acacia	32,5	59,3	47,9	51,6	38,8	46	b ns
Maïs	18,6	35,3	33,1	30,8	28,9	29	a ns

Les valeurs portant les mêmes lettres sur une même colonne ne sont pas significativement différentes (test de Newman Keuls , $p < 0,05$) (n=9).

Tableau 4: Biomasse microbienne, densité de bactéries cultivables et activité phosphatase alcaline en fonction des traitements nématode, plante et champignon.

		Traitements nématodes									Traitement champignon		Interaction	
		Témoin	<i>Z. punctata</i>		<i>C.pseudoparvus</i>		<i>A. nanus 1</i>		<i>A. nanus 2</i>		Effet	Témoin	Inoculé	Effet
Biomasse microbienne ($\mu\text{g C g}^{-1} \text{ sol sec}$)	Témoin	18,7	18,6	A	19,1	BC	17,0	20,6	BC	n.s.				
	Aubergine	19,0	15,8	A	15,2	AB	20,4	15,2	AB	n.s.	19,3 b	15,1 a	*	n.s.
	Acacia	22,4b	24,4b	B	22,5	b C	17,9a	22,8	b C	*	15,4 a	28,7 b	***	n.s.
	Maïs	16,0	13,9	A	13,5	A	13,4	11,7	A	n.s.	12,8	14,1	n.s.	n.s.
Interaction plantes x champignon		n.s.	***	**	n.s.	***								
Densité bactérienne ($\times 10^6 \text{ CFU g}^{-1} \text{ sol sec}$)	Témoin	78,5 a	A	91,5 a	A	346,0 b	C	114,4 a	A	134,0 a	***			
	Aubergine	229,3	AB	176,3	A	163,4	AB	239,3	AB	172,1	n.s.	166,0	220,0	n.s.
	<i>A. seyal</i>	358,8 a	B	593,4 b	B	242,2 a	B	328,3 a	B	308,7 a	**	361,9	316,1	n.s.
	Maïs	138,5	A	130,7	A	107,6	A	141,5	A	191,1	n.s.	85,0 a	203,9 b	***
Interaction plantes x champignon		**	***	***	***	**	n.s.							
Activité phosphatase ($\mu\text{g pNPP g}^{-1} \text{ sol sec h}^{-1}$)	Témoin	123a	AB	149,7b	AB	170,3b	B	150b		145,5ab	*			
	Aubergine	96,6a	A	115,7ab	A	152,0c	AB	155,2c		130,8bc	**	124,7	133,1	n.s.
	Acacia	82,8a	A	113,5ab	A	125,3b	A	162,0c		115,3b	**	117,0	125,1	n.s.
	Maïs	169ab	B	173,2ab	B	153,0a	AB	204,2b		164,8a	*	206,7b	134,7a	***
Interaction plantes x champignon		**	***	**	ns									

Les valeurs portant les mêmes lettres minuscules sur une même ligne ou les mêmes lettres majuscules sur une même colonne ne sont pas significativement différentes (n (traitement nématodes)= 9; n(traitement champignon)= 45).

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; $P < 0,001$; ns: non significatif.

1.3. Compartiment microbien

1.3.1. Biomasse microbienne

Effet des plantes

La biomasse microbienne est en moyenne de $18 \mu\text{g C g}^{-1}$ de sol sec dans les différents traitements (Tableau 4). Cette biomasse est plus élevée sous Acacia que sous les autres plantes ou le témoin sans plante pour les traitements *Z. punctata*, *C. pseudoparvus* et *A. nanus*. Les plus faibles biomasses sont mesurées sous le maïs (Tableau 4).

Effet des nématodes

La biomasse microbienne n'évolue pas beaucoup en présence des nématodes sous les différentes plantes. Le seul effet nématode est noté sous Acacia, où *A. nanus* 1 induit une biomasse microbienne significativement plus faible ($17,9 \mu\text{g C g}^{-1}$ de sol sec) que celle des autres traitements nématodes. La biomasse mesurée dans ces derniers est comprise entre 22,4 et $24,4 \mu\text{g C g}^{-1}$ de sol sec.

Effet de *Glomus aggregatum*

La biomasse microbienne mesurée sous Acacia est plus élevée lorsque le champignon est inoculé. Par contre sous l'aubergine, elle est significativement plus faible en présence du champignon. L'inoculation de ce dernier n'a pas d'effet significatif sur la biomasse microbienne mesurée sous le maïs (Tableau 4).

1.3.2. Densité des bactéries

Effet des plantes

La densité des bactéries tend à être plus faible en l'absence de plante quel que soit le traitement nématode à l'exception de *C. pseudoparvus*. La densité de bactéries mesurée en présence de ce dernier est 2 fois plus élevée dans le témoin sans plante que dans les traitements où une plante est présente. Les densités de bactéries les plus élevées sont mesurées sous l'Acacia (entre $240 \cdot 10^6$ à $594 \cdot 10^6$ CFU g^{-1} de sol sec) et les plus faibles sous le maïs (entre $108 \cdot 10^6$ à $191 \cdot 10^6$ CFU g^{-1} de sol sec), (Tableau 4).

Effet des nématodes

La densité des bactéries est significativement plus élevée en présence de *Z. punctata* sous Acacia ($593 \cdot 10^6$ CFU g^{-1} de sol sec) et de *C. pseudoparvus* dans le sol sans plante ($346 \cdot 10^6$

CFU g⁻¹ de sol sec) que dans les autres traitements nématodes (Tableau 4). L'activité nématologique n'a pas d'effet significatif sur la densité des bactéries sous l'aubergine et le maïs.

Effet de *Glomus aggregatum*

Sous le maïs, la densité bactérienne est 2 fois plus élevée en présence du champignon qu'en son absence. Pour les autres plantes, cette densité ne varie pas avec l'inoculation ou non de *Glomus aggregatum*.

1.3.3. Activité phosphatase alcaline

Effet des plantes

L'activité phosphatase tend à être plus importante sous le maïs (entre 153 et 204 µg pNPP g⁻¹ de sol sec) que sous les autres plantes (entre 83 et 162 µg pNPP g⁻¹ de sol sec) (Tableau 4).

Effet des nématodes

Pour toutes les plantes, la plus faible activité phosphatasique est mesurée en l'absence de nématode (Tableau 4). La différence est significative pour tous les traitements inoculés avec les nématodes pour le sol nu (-20% en moyenne), l'aubergine (-30% en moyenne) et Acacia (-36% en moyenne) à l'exception de *A. nanus* 2 pour le sol sans plante et *Z. punctata* pour l'aubergine et l'Acacia. Sous le maïs, la différence n'est significative qu'avec *A. nanus* 1 (-17%).

Effet de *Glomus aggregatum*

L'activité phosphatasique ne varie pas selon l'inoculation du champignon mycorhizien sous l'aubergine et l'acacia. A l'inverse, cette activité diminue significativement sous le maïs inoculé avec le champignon (-35%) comparé au maïs non inoculé.

Tableau 5: Teneur en azote minéral (NH₄⁺ et NO₃⁻) et biomasses végétales sèches (racines + parties aériennes) en fonction des traitements nématodes, plantes et champignon.

		Traitements nématodes										Traitement champignon			Interaction					
		Témoin		<i>Z. punctata</i>		<i>C.pseudoparvus</i>		<i>A. nanus</i> 1		<i>A. nanus</i> 2		Effet	Témoin	Inoculé		Effet				
NH ₄ ⁺ (µg N g ⁻¹ sol sec)	Témoin	1,17	AB	2,65	B	1,78		2,84	B	2,98	B	n.s.								
	Aubergine	2,11	C	1,92	AB	1,86		1,87	AB	2,27	B	n.s.	1,74 a	2,28 b	***	n.s.				
	Acacia	1,12	A	1,19	A	1,44		1,33	A	1,26	A	n.s.	1,45 b	1,06 a	**	n.s.				
	Maïs	1,56 bc	B	1,64 c	AB	1,34	ab	1,22 a	A	1,40	ab	A	*	1,29 a	1,55 b	*	n.s.			
interaction plantes x champignon			*		n.s.			n.s.			n.s.									
NO ₃ ⁻ (µg N g ⁻¹ sol sec)	Témoin	26,40	a	C	23,8a	C	34,40	ab	C	24,30	a	C	41,70	b	C	*				
	Aubergine	2,81		AB	2,38	A	3,17		AB	2,97	A		2,71		AB	n.s.	2,18 a	3,50 b	***	**
	Acacia	6,98		B	6,27	B	6,27		B	6,89	B		6,02		B	n.s.	6,80	6,16	n.s.	n.s.
	Maïs	1,28		A	1,04	A	0,93		A	0,99	A		1,07		A	n.s.	1,09	0,97	n.s.	n.s.
interaction plantes x champignon			n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.					
Biomasse totale plante (g plant ¹)	Aubergine	0,67		B	0,59	B	0,57		A	0,69	B		0,67		A	n.s.	0,74 b	0,53 a	***	**
	Acacia	0,40a		A	0,44ab	A	0,48bc		A	0,44a	A		0,52c		A	*	0,5	0,453	n.s.	n.s.
	Maïs	2,17ab		C	2,35b	C	2,32b		B	2,28b	C		2,01 a		B	*	2,217	2,244	n.s.	n.s.
interaction plantes x champignon			*		n.s.		n.s.		n.s.	**		n.s.			n.s.					

Les valeurs portant les mêmes lettres minuscules sur une même ligne ou les mêmes lettres majuscules sur une même colonne ne sont pas significativement différentes. (n (traitements nématodes)= 9; n(traitements champignon)= 45).

* P<0,05; ** P< 0,01; P< 0,001; ns: non significatif

1.4. Azote minéral

Les teneurs finales en azote minéral du sol sont très faibles. Elles ne dépassent pas $50 \mu\text{g N g}^{-1}$ de sol sec dans les différents traitements (Tableau 5). La forme NO_3^- est dominante, elle représente en moyenne 70 et 95% de l'azote minéral total du sol respectivement en présence ou absence de plante.

Effet des plantes

Les teneurs en NO_3^- du sol sans plante ($23,8$ à $41,7 \mu\text{g N g}^{-1}$ de sol sec) sont supérieures à celles obtenues dans les traitements avec plantes (de $0,92$ à $6,98 \mu\text{g N g}^{-1}$ de sol sec) (Tableau 5). Les teneurs en NO_3^- les plus faibles sont mesurées sous le maïs et l'aubergine. Celles obtenues sous Acacia sont intermédiaires entre les 2 autres plantes et le témoin sans plante. Quel que soit le traitement nématode, il n'y a pas d'interactions "plante et *Glomus aggregatum*".

Les plus faibles teneurs en NH_4^+ sont mesurées, quel que soit le traitement nématode, sous Acacia (entre $1,12$ et $1,44 \mu\text{g N g}^{-1}$ de sol sec)

Effet des nématodes

Dans le sol nu, les teneurs en NH_4^+ tendent à être plus élevées en présence de *A. nanus* 1 & 2 et de *Z. punctata* (Tableau 5). Mais sous l'Aubergine, elles sont plus élevées en l'absence de nématodes ($2,11 \mu\text{g N g}^{-1}$ de sol sec). Pour ce traitement témoin (sans nématode ; aubergine), il existe une interaction avec le traitement champignon. En effet, la teneur en NH_4^+ est plus élevée pour l'aubergine lorsque le champignon est inoculé, alors qu'elle est équivalente pour les autres traitements plante en présence ou non du champignon (données non présentées). L'effet des nématodes sur la teneur en NH_4^+ n'est significatif que sous le maïs. En effet, la teneur en NH_4^+ obtenue sous cette plante est significativement plus faible en présence de *A. nanus* 1 par rapport à celle du traitement sans nématode (-22 %) et à celle du traitement inoculé avec *Z. punctata* (-26,5 %).

Dans le sol nu, la teneur en NO_3^- est significativement supérieure en présence de *A. nanus* 2 que celle mesurée en absence de nématode et en présence de *A. nanus* 1 et *Z. punctata* (Tableau 5). Aucune autre différence n'est mesurée pour les autres traitements.

Effet de *Glomus aggregatum*

Les teneurs en NO_3^- et NH_4^+ mesurées sous l'aubergine, sont significativement plus élevées en présence *Glomus aggregatum* qu'en absence de champignon (respectivement de +61 % et +31

%) (Tableau 5). Cependant, l'augmentation de la teneur en NO_3^- n'est enregistrée que pour 3 des 5 traitements nématodes *A. nanus* 1, *Z. punctata* et sans nématode: interaction entre traitements nématodes et traitements *Glomus aggregatum* significative (Figure 1).

Sous le maïs, la teneur en NH_4^+ est significativement plus élevée dans le traitement inoculé que dans le traitement non inoculé (+20%). Un effet inverse de l'inoculation du champignon endomycorhizien est observé sous l'acacia (-27%).

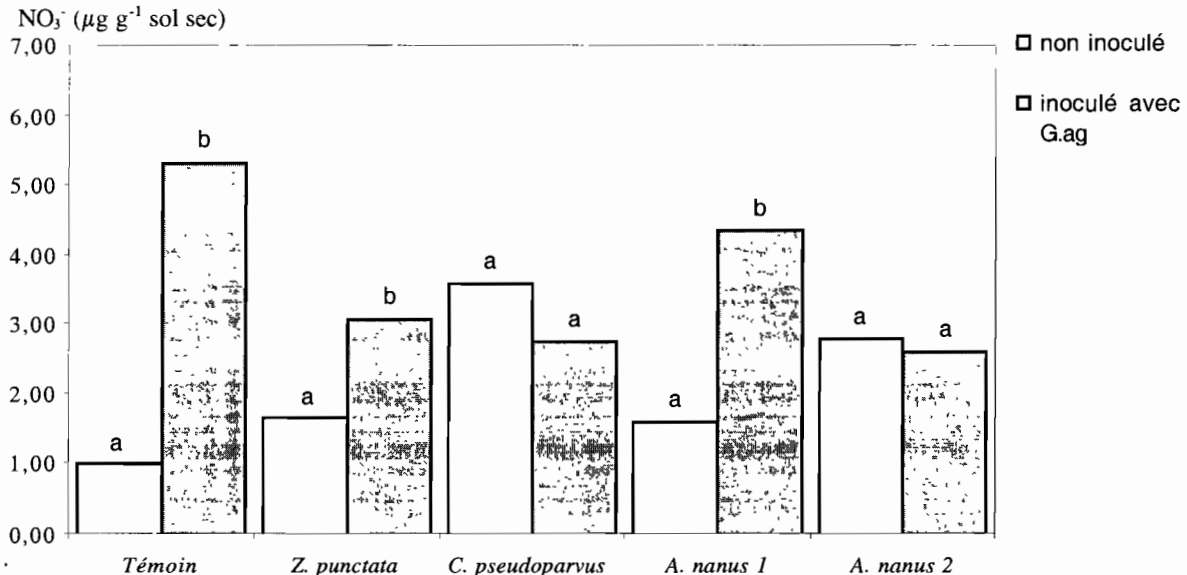


Figure 1: Teneur en NO_3^- du sol dans les différents traitements nématodes et champignon en présence de l'aubergine. Les barres qui portent des lettres différentes pour chaque traitement nématode sont significativement différentes ($P < 0,05$).

1.5. Biomasse végétale des plantes

Les biomasses végétales sèches les plus élevées sont obtenues pour le maïs (2,01 à 2,35 g plant^{-1}) et les plus faibles pour l'acacia (0,40 à 0,48 g plant^{-1}) (Tableau 5).

Effet des nématodes

La biomasse de l'aubergine n'est pas influencée par les différents traitements nématodes (Tableau 5).

Par contre, la biomasse d'acacia tend à être supérieure dans les traitements où un nématode a été inoculé comparativement au traitement non inoculé (différence significative pour *A. nanus* 2 avec +31% et *Z. punctata* avec +22%).

Pour le maïs, aucune différence significative entre les biomasses des traitements inoculés et le traitement non inoculé n'est observée. Mais, la biomasse du maïs mesurée dans le traitement *A. nanus 2* est significativement plus faible que celles observées en présence des autres nématodes.

Effet de *Glomus aggregatum*

Lorsque le champignon est inoculé, la biomasse de l'aubergine est significativement plus faible que celle du traitement sans champignon. Cette différence n'est significative que pour 2 des 5 traitements nématodes: *A. nanus 1* et le témoin sans nématodes (Figure 2). Les autres nématodes n'induisent pas de différences entre traitement inoculé en champignon et non inoculé.

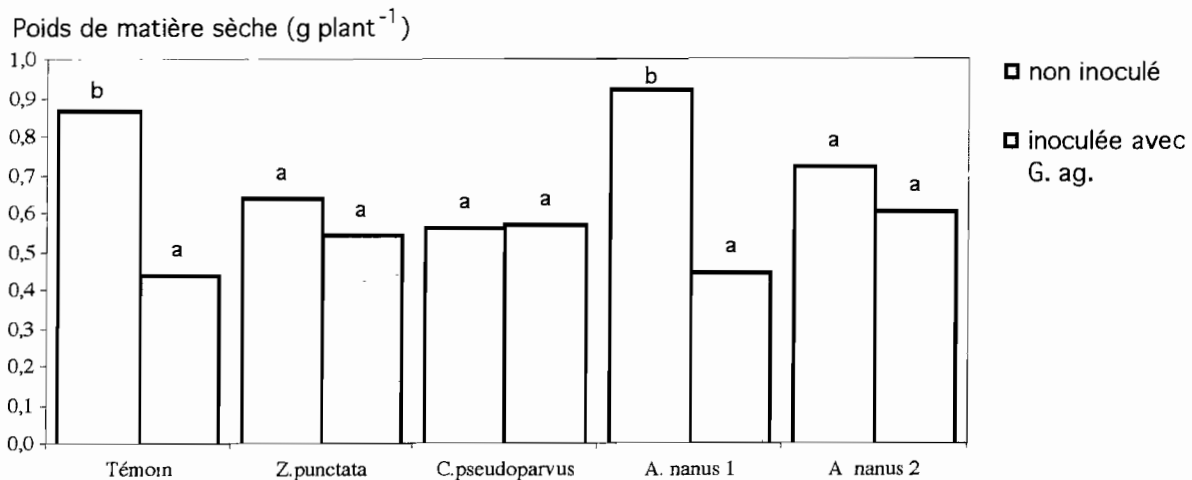


Figure 2: Biomasse totale sèche de l'aubergine dans les différents traitements nématode et champignon. Les barres qui portent des lettres différentes pour chaque traitement nématode sont significativement différentes ($P < 0,05$).

1.6. Teneur en azote et en phosphore de la plante: cas du maïs

La teneur en azote totale du maïs (plante entière) est comprise entre 5,04 et 6,24 mg N g⁻¹ de matière sèche et la teneur en phosphore des parties aériennes de 0,73 à 0,89 mg P g⁻¹ de matière sèche (Tableau 6).

Tableau 6: Teneur et quantité finales d'azote et de phosphore du maïs en fonction des traitements nématodes et mycorhize.

	Traitements nématodes					Effet	Traitement champignon		Interaction
	Témoin	Z.p.	C.p.	A.n.1	A.n.2		Témoin	Inoculé	
Teneur totale en azote ($\mu\text{g N g}^{-1}$ ms)	5,95	5,21	5,04	5,64	6,24	n.s.	5,89 b	5,27 a *	n.s.
Teneur en phosphore partie aérienne ($\mu\text{g P g}^{-1}$ ms)	0,83	0,76	0,73	0,73	0,89	n.s.	0,70 a	0,88 b *	*
Quantité totale d'azote ($\mu\text{g plant}^{-1}$)	12,58	12,48	11,83	12,64	12,00	n.s.	12,79 b	11,76 a ***	n.s.
Quantité de phosphore partie aérienne ($\mu\text{g plant}^{-1}$)	1,36	1,45	1,36	1,38	1,40	n.s.	1,23 a	1,56 b ***	n.s.

Z.p.: *Zeldia punctata*; C.p.: *Cephalobus pseudoparvus*; A.n. 1 et 2: *Acrobeloides nanus* 1 et 2

Les valeurs portant les mêmes lettres minuscules sur une même ligne ou les mêmes lettres majuscules sur une même colonne ne sont pas significativement différentes.

* <0,05 ** < 0,01; *** P<0,001; n.s. :non significatif

Effet des nématodes

Les teneurs en azote et en phosphore du maïs tendent à être plus faibles (différence non significative) dans les traitements avec nématodes que sans nématode (à l'exception du traitement *A. nanus* 2) (Tableau 6).

Effet de *Glomus aggregatum*

La présence de *Glomus intraradices* influence les teneurs en azote et en phosphore du maïs. Cette plante présente une teneur en azote significativement plus faible (-11%) dans le traitement où le champignon est inoculé que dans le traitement non inoculé. Un résultat inverse est obtenu pour la teneur en phosphore, avec une augmentation de +26% par rapport au traitement non inoculé, en présence de champignon.

1.7. Quantité d'azote et de phosphore exportée par la plante: cas du maïs

Effet des nématodes

Les quantités d'azote totale incorporées dans les plantules sont comprises entre 11,83 et 12,64 mg plant⁻¹. Les quantités de phosphore sont comprises entre 1,36 et 1,45 mg plant⁻¹. Les quantités d'azote et de phosphore mesurées en présence de nématodes ne sont pas significativement différentes de celles du traitement sans nématode (Tableau 6).

Effet de *Glomus aggregatum*

Un effet de l'inoculation du champignon est observé. La quantité d'azote incorporé dans le maïs est significativement plus faible dans le traitement inoculé que dans le traitement non inoculé (-8%) (Tableau 6). Par contre, la quantité de phosphore est significativement plus élevée dans le traitement inoculé (+27%). Il n'y a pas d'interaction champignon x nématode sur les quantités d'azote et de phosphore du maïs.

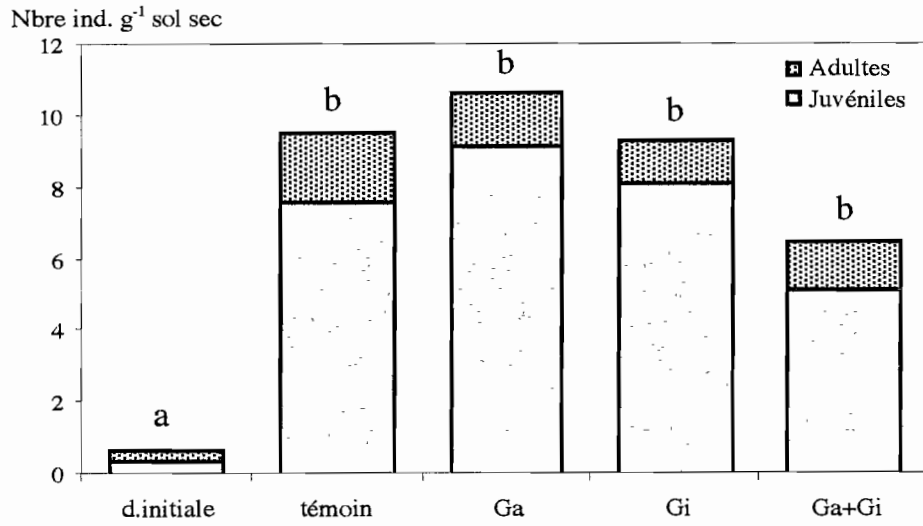


Figure 3: Densité de *Z. punctata* dans le sol entier pour les différents traitements champignons. Les barres qui portent la même lettre ne sont significativement différentes (n=5). Ga: *Glomus aggregatum*, Gi: *Glomus intraradices*, Ga

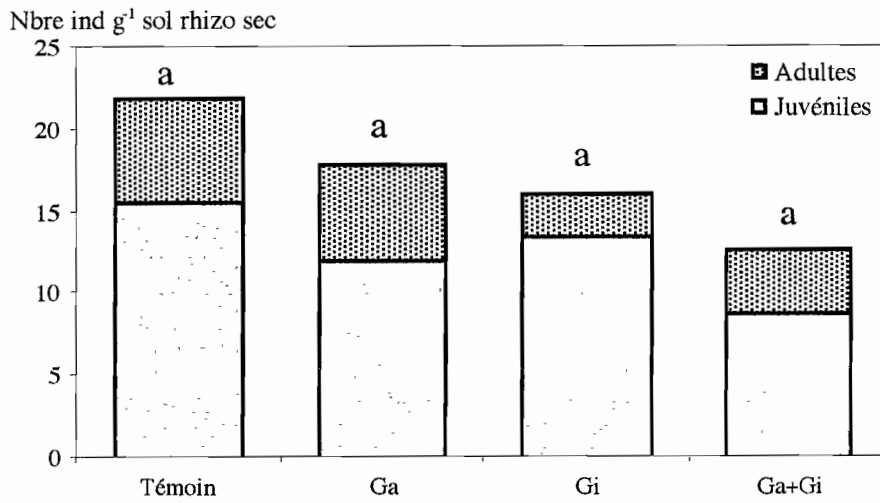


Figure 4: Densité de *Z. punctata* dans la rhizosphère du maïs pour les différents traitements champignons. Les barres qui portent la même lettre ne sont significativement différentes (n=5).

2. **EXPERIENCE 2:** INTERACTIONS ENTRE *Zeldia punctata*, ET DEUX CHAMPIGNONS ENDOMYCORHIZIENS: EFFETS SUR LA COMMUNAUTE BACTERIENNE DU SOL ET LE DEVELOPPEMENT DU MAÏS.

2.1. **Densités finales de nématodes**

La densité finale du nématode *Z. punctata* varie entre 6 et 11 ind g⁻¹ de sol sec soit entre 6650 et 12200 individus par pot (Figure 3); ce qui représente 13 fois la densité initiale. Les individus juvéniles constituent en moyenne 80% des effectifs quel que soit le traitement.

Effet des champignons

La présence de *Glomus aggregatum* seul ou de *Glomus intraradices* seul ne modifie pas la multiplication de *Z. punctata*. Par contre, la densité du nématode est réduite de 32% dans le traitement où les deux champignons sont inoculés (différence non significative).

La densité relative de *Z. punctata* est plus élevée dans le sol rhizosphérique (17 ind g⁻¹ sol sec) que dans le sol non-rhizosphérique (9 ind g⁻¹ sol sec). Cependant le nombre de nématode total est 50 fois plus faible dans le sol rhizosphérique que dans le reste du sol. La densité de *Z. punctata* dans le sol rhizosphérique tend à être plus faible en présence des champignons :-18 et -27% en présence de *Glomus aggregatum* et *Glomus intraradices* respectivement. La réduction tend à être plus élevée dans les traitements où les 2 champignons sont présents ensemble: -43% (Figure 4). Comme dans le sol entier, ces différences ne sont pas significatives au seuil de 5%.

2.2. **Taux de mycorhization du maïs**

Evolution selon le champignon

Les fréquences de mycorhization du maïs se situent entre 96 et 100% dans les traitements où les champignons ont été inoculés, attestant la bonne effectivité de l'infestation mycorhizienne des champignons *Glomus aggregatum* et *Glomus intraradices* sur le maïs. Les intensités de mycorhization sont plus faibles que les fréquences. Elles varient entre 30 et 65% (Figures 5 et 6 et 6b).

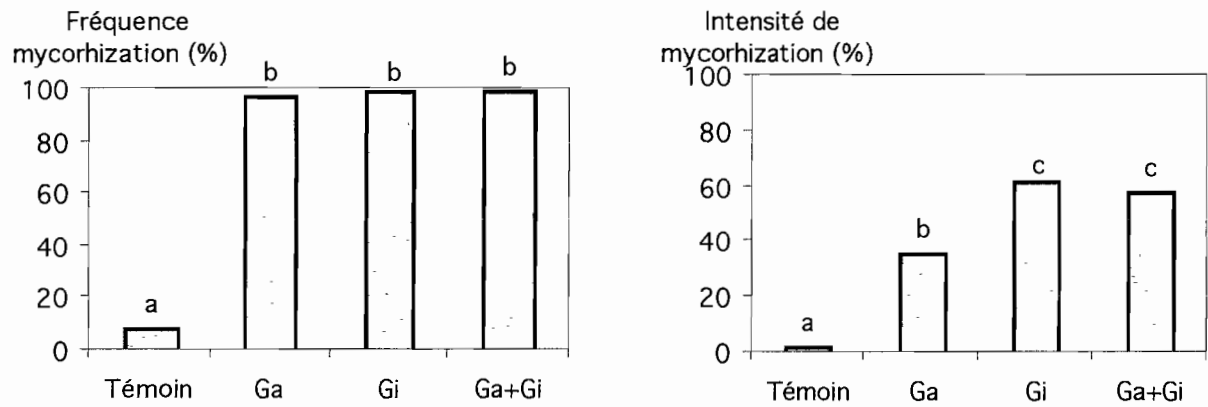


Figure 5: Fréquence et intensité de mycorhization pour les différents traitements champignons. Les barres qui portent la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$; $n=5$).

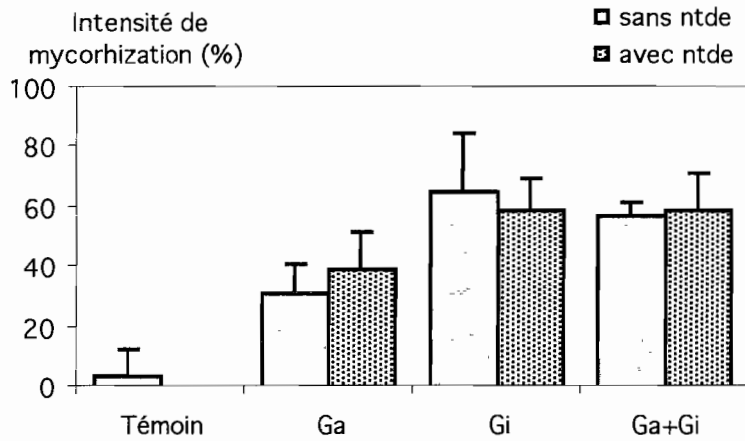


Figure 6a: Fréquence de mycorhization du maïs en fonction de la présence ou non de nématode pour chaque traitement champignon. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards ($n=5$).

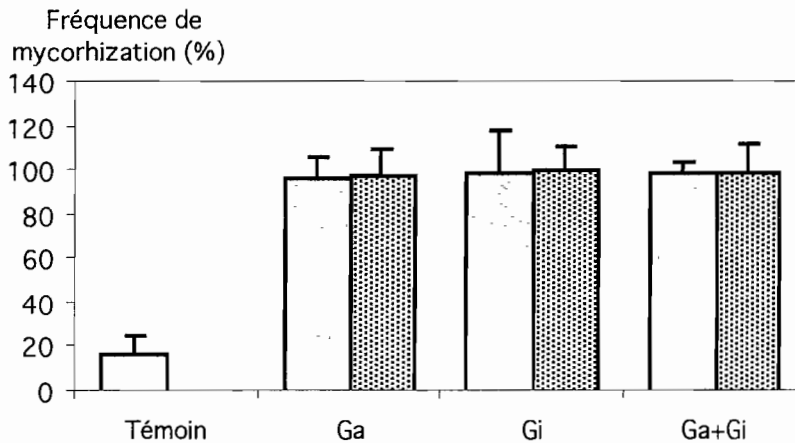


Figure 6b: Intensité de mycorhization du maïs en fonction de la présence ou non de nématode pour chaque traitement champignon. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards ($n=5$).

La fréquence de mycorhization n'est pas différente en fonction du type de champignon inoculé (Figure 5). Par contre, l'intensité est significativement plus élevée avec *G. intraradices* (62%) et les 2 champignons associés (58%) qu'avec *Glomus aggregatum* inoculé seul (35%).

Effet de *Z. punctata*

L'activité de *Z. punctata* ne modifie pas significativement les taux de mycorhization (Figures 6a et 6b).

2.3. Compartiment microbien: Biomasse microbienne et activité phosphatase

Effet de *Z. punctata*

La biomasse microbienne est comprise entre 18 et 34 μg de carbone g^{-1} de sol sec, alors que l'activité phosphatase représente entre 45 et 173 μg de pNPP g^{-1} de sol sec.

L'activité de *Z. punctata* ne modifie significativement ni la biomasse microbienne, bien qu'elle diminue de 15% en moyenne en présence des nématodes, ni l'activité phosphatase (Tableau 7).

Effet des champignons

La biomasse microbienne augmente de 45% en moyenne en présence des champignons mycorhiziens. Mais cette augmentation n'est significative que dans les traitements où les 2 champignons sont associés (Tableau 7). L'activité phosphatase augmente aussi significativement dans les traitements où *Glomus aggregatum* est inoculé seul et sans nématode (+150%), ou bien associé à *Glomus intraradices*, et en présence de *Z. punctata* (+127%).

Tableau 7: Comparaison de biomasse microbienne et de l'activité phosphatase en fonction de la présence ou non de *Z. punctata* pour chaque traitement champignon (test de fisher PLSD, $p < 0,05$; $n=5$).

	Bio. microbienne ($\mu\text{g C g}^{-1}$ sol sec)					Activité phosphatase ($\mu\text{g pNPP g}^{-1}$ sol sec)				
	Témoin		<i>Z.punctata</i>		Effet	Témoin		<i>Z.punctata</i>		Effet
Témoin	21,2	A	18,2	A	ns	69	A	52	A	ns
<i>G.aggregatum</i>	29,8	A	24,2	AB	ns	173	B	76	AB	ns
<i>G.intraradices</i>	31,0	AB	26,8	AB	ns	45	A	66	AB	ns
Ga+Gi	34,2	B	29,8	B	ns	94	AB	118	B	ns
Effet		*		*			*		*	

* $P < 0,05$

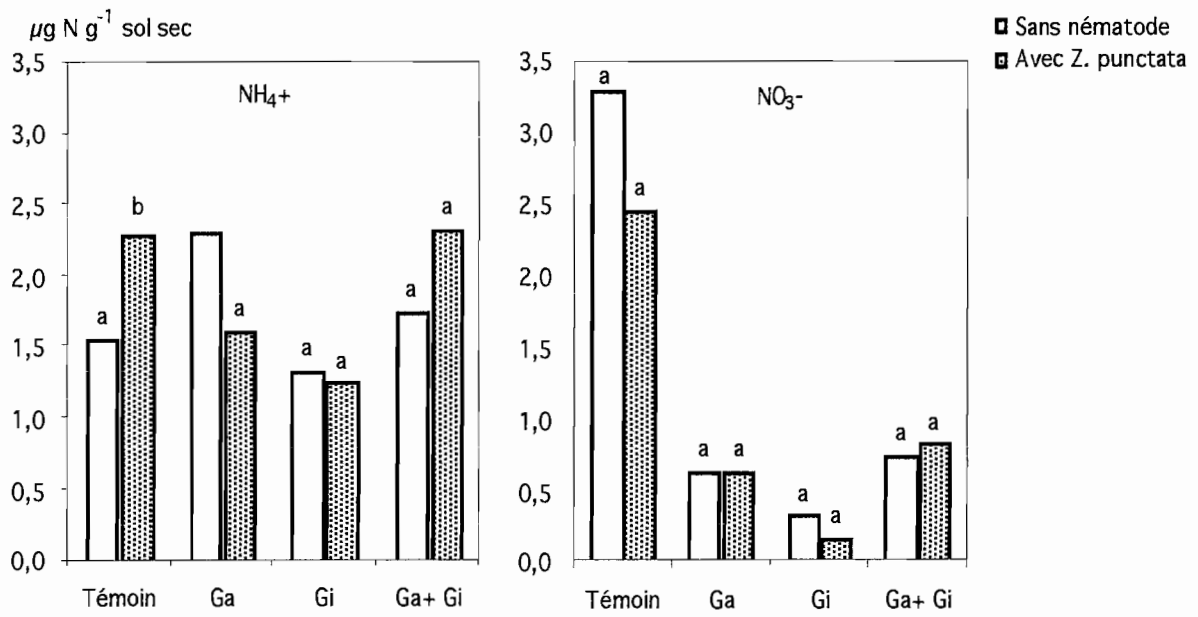


Figure 7: Teneurs en azote minéral du sol (NH_4^+ et NO_3^-) en fonction de la présence ou non du nématode *Z. punctata* pour chaque traitement champignon. Les barres qui portent la même lettre ne sont pas significativement différentes pour chaque traitement nématode ($P < 0,05$; $n=5$).

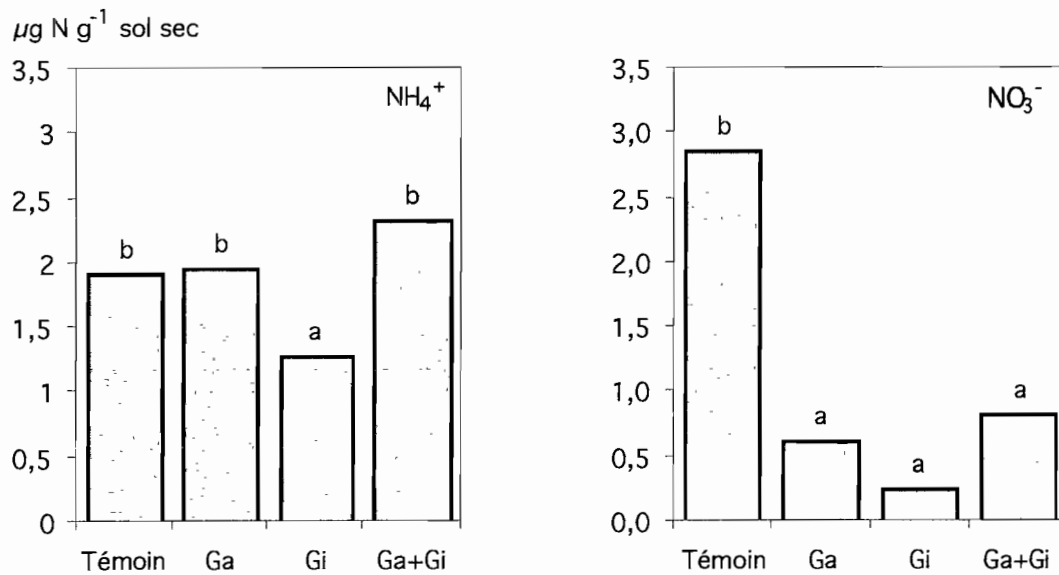


Figure 8: Teneurs en azote minéral du sol (NH_4^+ et NO_3^-) pour les traitements champignons. Les barres qui portent la même lettre ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$, $n=10$).

2.4. Azote minéral

Les teneurs finales en azote minéral du sol varient entre 1,4 et 4,8 $\mu\text{g N g}^{-1}$ sol sec. NH_4^+ est la forme dominante, elle représente 60 % de l'azote total du sol.

Effet de *Z. punctata*

Les teneurs finales en azote minéral sont peu influencées par la présence de *Z. punctata*. Le seul effet significatif est l'augmentation de 48 % de la teneur en NH_4^+ en présence de *Z. punctata* dans le traitement sans champignons (Figure 7).

Effet des champignons

Les teneurs en azote minéral du sol sont significativement plus faibles en présence des champignons (Figure 8). Les teneurs de NO_3^- mesurées en leur présence sont en moyenne 5 fois plus faibles que celles du témoin quel que soit le traitement champignon. Pour NH_4^+ , la diminution n'est mesurée qu'en présence de *Glomus intraradices* (-33 %) par rapport au témoin sans champignon.

2.5. Biomasse végétale du maïs

Les biomasses aériennes et racinaires du maïs sont respectivement de 3,40 et 0,70 g plant^{-1} en moyenne 3 mois après le semis.

Effet de *Z. punctata*

L'activité de *Z. punctata* n'a pas d'effet significatif sur la croissance du maïs. Les biomasses aériennes et racinaires mesurées en présence du nématode ne sont pas significativement différentes de celles du témoin sans nématodes (Tableau 8).

Effet des champignons

La biomasse aérienne est significativement plus élevée en présence des champignons (quel que soit le traitement champignon), avec en moyenne une augmentation de biomasse de 58 % par rapport au témoin (Figure 9). La biomasse racinaire n'augmente significativement qu'en présence du champignon *Glomus intraradices* (+84 % par rapport au témoin sans champignon) (Figure 10).

Tableau 8: Effet de l'activité des nématodes sur la biomasse aérienne et racinaire du maïs pour les différents traitements champignons (test de fisher PLSD, $p < 0,05$; $n=5$).

	B. racines sèches (g plant ⁻¹)			B. feuilles sèches (g plant ⁻¹)			B. totale sèche (g plant ⁻¹)		
	Témoin	<i>Z. punctata</i>		Témoin	<i>Z. punctata</i>		Témoin	<i>Z. punctata</i>	
Témoin	0,66	0,43	ns	2,73	2,06	ns	3,39	2,50	ns
Ga	0,54	0,76	ns	4,00	2,98	ns	4,53	3,74	ns
Gi	1,00	1,02	ns	3,78	4,35	ns	4,78	5,36	ns
Ga+Gi	0,55	0,73	ns	4,22	3,36	ns	4,76	4,09	ns

B.: biomasse

Ga: *Glomus aggregatum*; Gi: *Glomus intraradices*

ns = non significative

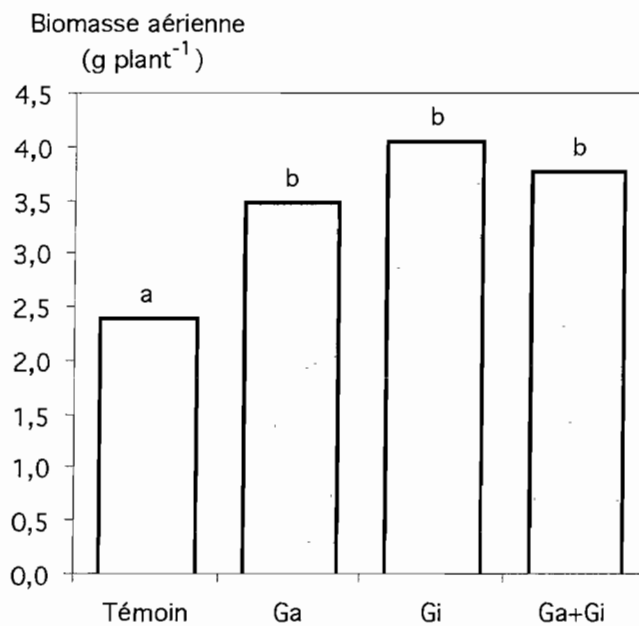


Figure 9: Biomasses aériennes sèches pour les différents traitements champignons. Les barres qui portent la même lettre ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$; $n=10$).

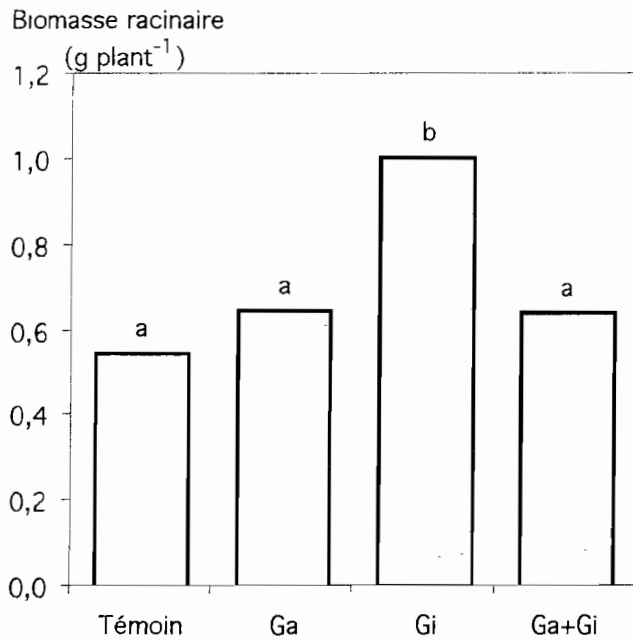


Figure 10: Biomasses racinaires sèches pour les différents traitements champignons. Les barres qui portent la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$; $n = 10$).

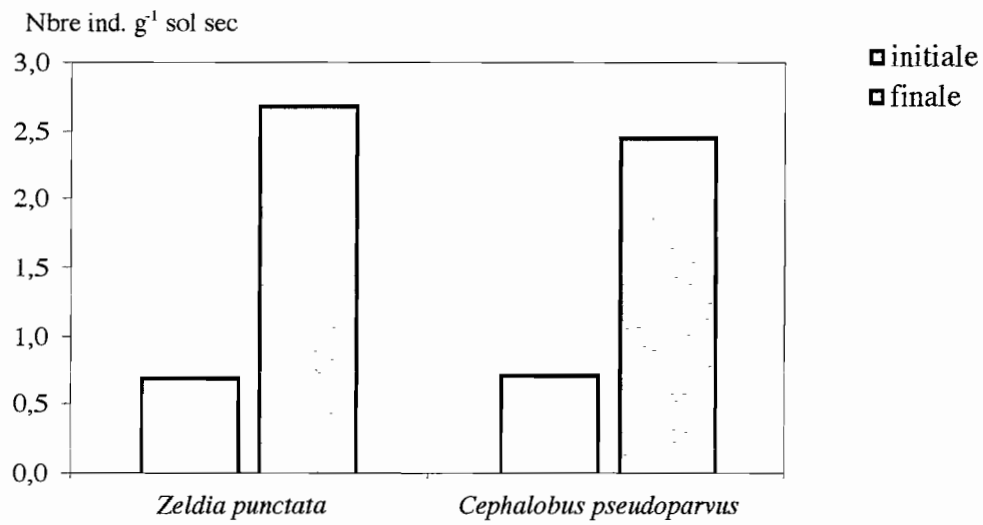


Figure 11: Densités initiales et finales des nématodes *Z. punctata* et *C. pseudoparvus*, tous traitements champignons confondus (n=53).

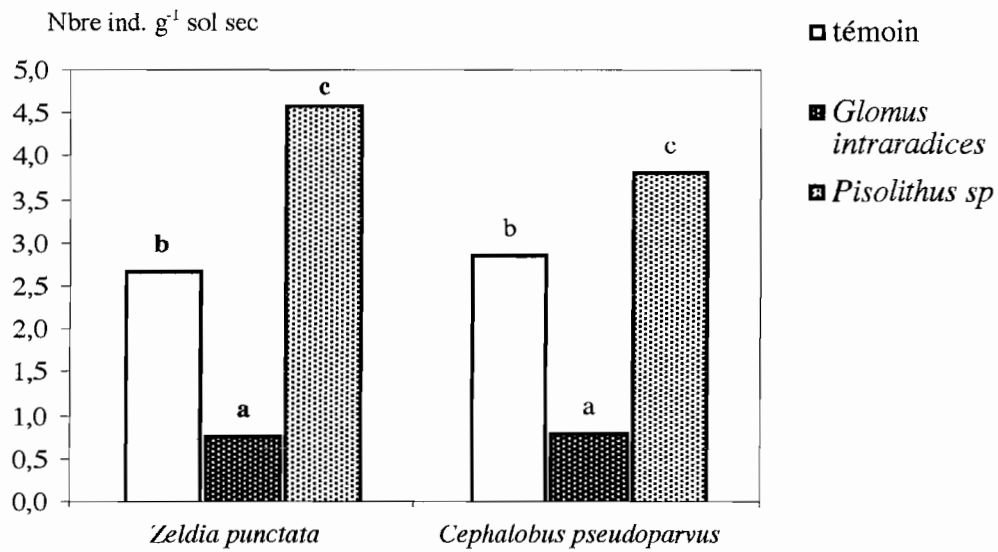


Figure 12: Densités finales des nématodes en fonction de la présence ou non d'un champignon endomycorhizien (*Glomus intraradices*) ou ectomycorhizien (*Pisolithus sp*).

Les barres qui portent les mêmes lettres pour chaque traitement nématode ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$, $n=18$).

3. **EXPERIENCE 3: INTERACTIONS ENTRE NEMATODES BACTERIVORES (*Zeldia punctata* et *Cephalobus pseudoparvus*) ET CHAMPIGNONS ENDO- OU ECTOMYCORHIZIEN: EFFETS SUR LE DEVELOPPEMENT d'*Acacia holosericea*.**

3.1. **Densités finales des nématodes**

Evolution selon le type de nématode

La densité des nématodes obtenue après 2 mois et demi sous *Acacia holosericea* est en moyenne de 3 ind g⁻¹ sol sec. Les densités finales de *Z. punctata* et de *C. pseudoparvus* ne sont pas significativement différentes (Figure 11), mais elles sont respectivement 4 et 3 fois plus élevées que les densités initiales.

Effet des champignons

Les densités de *Z. punctata* et de *C. pseudoparvus* sont significativement plus faibles en présence du champignon endomycorhizen *Glomus intraradices* (1 ind g⁻¹ de sol sec), qu'en son absence (3 ind g⁻¹ de sol sec) (Figure 12). Par contre, les densités mesurées en présence du champignon ectomycorhizien *Pisolithus sp* sont significativement plus élevées que celle du témoin sans champignon pour *Z. punctata* (5 ind g⁻¹ de sol sec) et pour *C. pseudoparvus* (4 ind g⁻¹ de sol sec).

3.2. **Taux de mycorhization d'*Acacia holosericea***

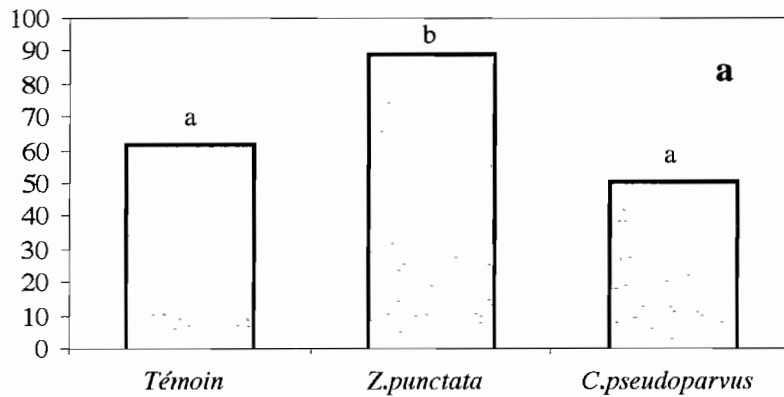
3.2.1. Endomycorhization

La fréquence et l'intensité d'endomycorhization sont respectivement de 67 % et 35 % 2 mois et demi après le semis. L'infestation d'*Acacia holosericea* par le champignon endomycorhizien *Glomus intraradices* est donc effective.

Effet des nématodes

Les taux de mycorhization d'*Acacia holosericea* sont influencés par la présence des nématodes. En effet, la fréquence et l'intensité de mycorhization sont significativement plus importantes en présence de *Z. punctata* que celles du témoin sans champignon (Figures 13a et 13b). La fréquence augmente de 60 % à 90 % et l'intensité de 27 % à 53 % en sa présence.

Fréquence de mycorhization (%)



Intensité de mycorhization (%)

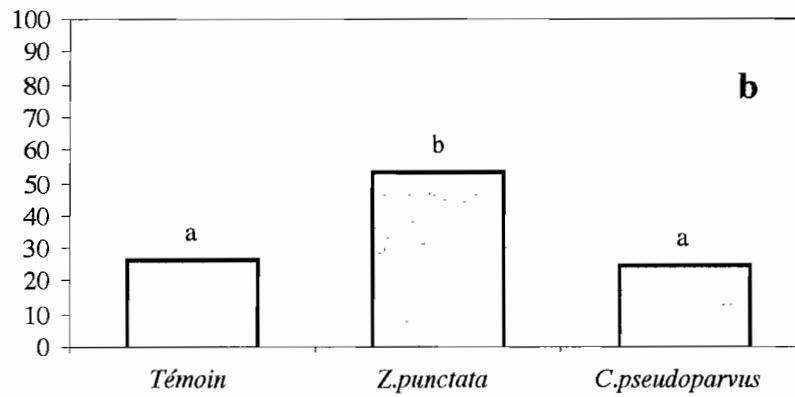


Figure 13: Fréquence (a) et intensité (b) d'endomycorhization pour les différents traitements nématodes. Les barres qui portent la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$; $n = 15$).

Fréquence d'ectomycorhization (%)

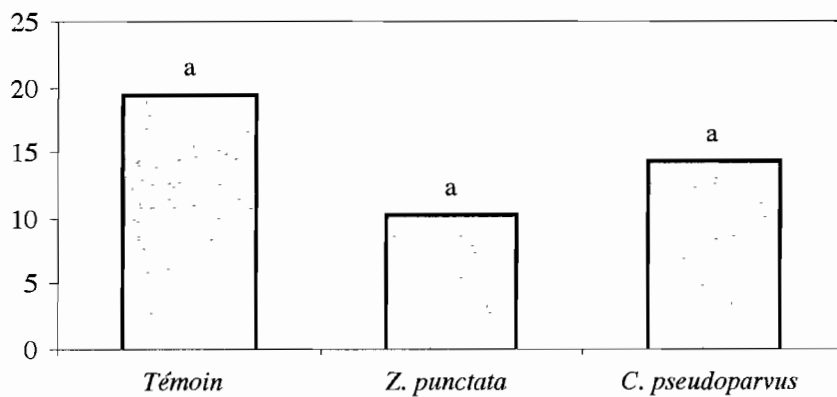


Figure 14: Fréquence d'ectomycorhization pour les différents traitements nématodes. Les barres qui portent la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$; $n = 15$).

Par contre la fréquence et l'intensité, mesurées en présence du nématode *C. pseudoparvus* (50 et 25% respectivement) ne sont pas significativement différentes à celles observées en absence de champignon (Figure 13).

3.2.2. Ectomycorhization

La fréquence moyenne de l'ectomycorhization est faible, elle ne dépasse pas 20 % 2 mois et demi après le semis (Figure 14).

Effet des nématodes

La fréquence d'ectomycorhization tend à être plus faible dans les traitements avec nématodes que dans le traitement sans nématode: -47 % et -26 % respectivement avec *Z. punctata* et *C. pseudoparvus*. Ces différences ne sont cependant pas significatives.

3.3. Compartiment microbien

3.3.1. Biomasse microbienne

Effet des nématodes

La biomasse microbienne et le nombre de bactéries cultivables s'élèvent respectivement à 18 μg de C g^{-1} sol sec et 10^8 CFU g^{-1} sol sec.

Les biomasses microbiennes mesurées en présence des nématodes ne sont pas significativement différentes de celles du témoin sans nématode en l'absence de champignon ou en présence du champignon endomycorhizien *Glomus intraradices* (Tableau 9). Par contre en présence du champignon ectomycorhizien *Pisolithus sp*, la biomasse microbienne devient significativement plus importante en présence du nématode *C. pseudoparvus* par rapport au témoin sans nématode, avec 24 μg C g^{-1} sol sec contre 13 μg C g^{-1} sol sec.

Effet des champignons

Les biomasses microbiennes mesurées en présence des champignons endomycorhizien *Glomus intraradices* et ectomycorhizien *Pisolithus sp* tendent à être plus faibles que celle du témoin sans champignon. Cette différence est significative pour *Glomus intraradices* que dans le traitement nématode *Z. punctata* (-63%), et pour *Pisolithus sp* dans le traitement sans nématode (-39%) (Tableau 9).

Les biomasses microbiennes mesurées en présence des deux champignons ne sont pas significativement différentes quel que soit le traitement nématode. Elles ne sont également pas différentes de celle du témoin sans champignon pour le traitement *C. pseudoparvus*.

Tableau 9: Biomasse microbienne et activité phosphatase alcaline en fonction des traitements nématodes et champignons. Les valeurs qui portent les mêmes lettres majuscules sur une même ligne, ou les mêmes lettres minuscules sur une même colonne ne sont pas significativement différentes (test de Fisher PLSD, $p < 0,05$).

		Témoin	<i>G.intraradices</i>	<i>Pisolithus sp</i>	Effet	
Biomasse microbienne						
(µg C g ⁻¹ sol sec)	Témoin	22B	15AB	13A	a	*
	<i>Z.punctata</i>	27B	10A	19AB	ab	**
	<i>C.pseudoparvus</i>	21	13	24	b	n.s.
Effet		n.s.	n.s.	*		
Densité de bactéries						
(10 ⁶ CFU g ⁻¹ sol sec)	Témoin	820	705	b	605	n.s.
	<i>Z.punctata</i>	627	672	b	821	n.s.
	<i>C.pseudoparvus</i>	479A	457A	a	732B	**
Effet		n.s.	*	n.s.		

* $P > 0,05$, ** $P < 0,01$; n.s.: non significative.

Tableau 10 : Teneurs en azote minéral du sol (NH₄⁺ et NO₃⁻) en fonction de la présence ou non de nématodes, pour chaque traitement champignon (n=18). Les valeurs qui portent les mêmes lettres sur une même colonne ne sont pas significativement différentes (test de Fisher PLSD, $p < 0,05$).

Traitements	NH ₄ ⁺ (µg N g ⁻¹ sol sec)			NO ₃ ⁻ (µg N g ⁻¹ sol sec)		
	Témoin	<i>G.intraradices</i>	<i>Pisolithus sp</i>	Témoin	<i>G.intraradices</i>	<i>Pisolithus sp</i>
Témoin	22 b	11 b	15	13	3	12
<i>Z. punctata</i>	15 a	9 b	11	12	2	10
<i>C. pseudoparvus</i>	14 a	7 a	11	12	2	12

3.3.2. Densité des bactéries

Effet des nématodes

En présence du champignon endomycorhizien *Glomus intraradices*, la densité de bactéries cultivables mesurée en présence de *C. pseudoparvus* (457.10^6 CFU g^{-1} sol sec) est significativement plus faible que celle obtenue avec le témoin sans nématode (705.10^6 CFU g^{-1} sol sec) et avec *Z. punctata* (672.10^6 CFU g^{-1} sol sec) (Tableau 9). Aucune différence significative n'est mesurée entre les traitements nématodes en présence de *Pisolithus sp* ou en absence champignon.

Effet des champignons

La présence des champignons mycorhiziens n'induit pas de modification de la densité des bactéries cultivables pour les traitements sans nématodes et *Z. punctata* (Tableau 9). Par contre, dans le traitement où *C. pseudoparvus* est inoculé, la densité bactérienne mesurée en présence de *Pisolithus sp* (732.10^6 CFU g^{-1} sol sec) est plus élevée que celles du témoin sans champignon (+35 %) et en présence de *Glomus intraradices* (+38 %).

3.4. Azote minéral

En fin d'expérience la teneur en azote minéral du sol est en moyenne de $21,4 \mu g$ d'N g^{-1} de sol sec. NH_4^+ est la forme dominante dans le sol, il représente 63 % de l'azote total du sol.

Effet des nématodes

Il n'y a pas de différences significatives entre les teneurs en NO_3^- mesurées en présence ou non des différents nématodes (Tableau 10).

Par contre, les teneurs en NH_4^+ sont modifiées avec l'activité des nématodes. Mais ces modifications sont fonction de la présence ou non d'un champignon. Les teneurs en NH_4^+ sont significativement plus faibles de 30 % et 35 % par rapport au témoin sans nématodes, en présence de *Z. punctata* et de *C. pseudoparvus* dans les traitements sans champignon (Tableau 10). Dans les traitements avec champignon, les teneurs en NH_4^+ sont également réduites en présence des nématodes, mais cette réduction n'est significative qu'en présence de *C. pseudoparvus* et du champignon endomycorhizien *Glomus intraradices*, avec une diminution de 35 % par rapport à la teneur obtenue pour le témoin sans nématode.

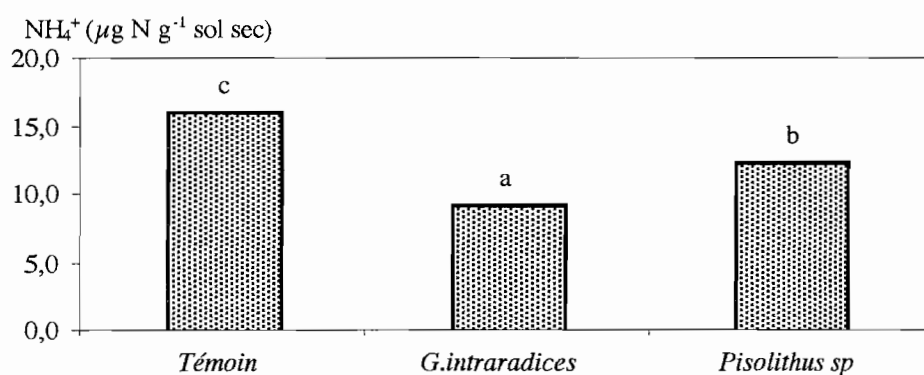


Figure 15: Teneur en NH₄⁺ du sol pour les différents traitements champignons, tous les traitements nématodes confondus. Les barres qui portent les mêmes lettres ne sont pas significativement différentes (P<0,05; n= 50).

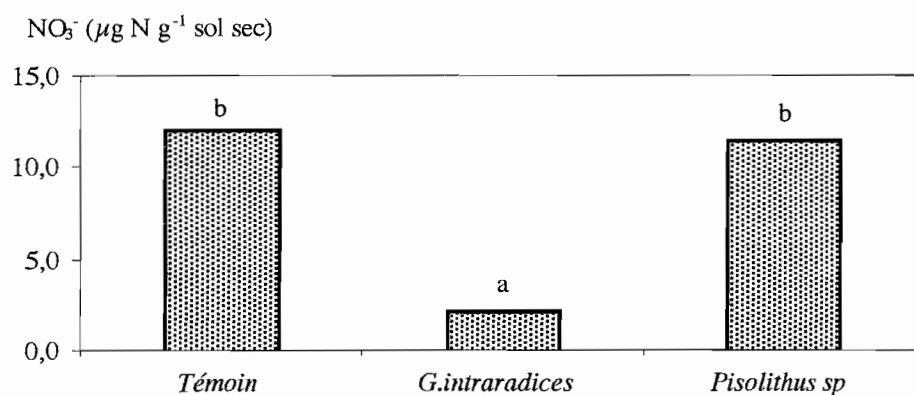


Figure 16: Teneur en NO₃⁻ du sol pour les différents traitements champignons, tous les traitements nématodes confondus. Les barres qui portent les mêmes lettres ne sont pas significativement différentes (P<0,05; n= 50).

Effet des champignons

Les teneurs en azote minéral finales sont fortement conditionnées par la présence de champignons mycorrhiziens. La teneur en NH_4^+ est réduite en présence des champignons mycorrhiziens comparé à celle du traitement sans champignon (Figure 15). Cette réduction est plus importante en présence de *Glomus intraradices* (-40 %) qu'en présence de *Pisolithus sp* (-25 %).

La teneur en NO_3^- est la plus faible ($2,12 \mu\text{g N g}^{-1}$ sol sec) lorsque *Glomus intraradices* est inoculé (Figure 16). Elle est 6 fois moins importante que celle du témoin. Par contre, en présence du champignon ectomycorhizien *Pisolithus sp*, la teneur en NO_3^- n'est pas significativement différente de celle du témoin, mais elle représente 5 fois la teneur mesurée en présence de *Glomus intraradices*.

3.5. Biomasse végétale d'*Acacia holosericea*

Effet des nématodes

Après deux mois et demi de culture, la biomasse végétale totale sèche (aérienne et racinaire) est comprise entre 0,40 et 2,25 g plant⁻¹.

Le poids de matière sèche des parties aériennes en présence des nématodes *Z. punctata* et *C. pseudoparvus* n'est pas significativement différent de celui des plants d'*Acacia holosericea* du traitement sans nématode quel que soit le traitement champignon (Tableau 11).

Pour les parties racinaires, une augmentation significative de 80% est mesurée en présence de *C. pseudoparvus* par rapport au témoin sans nématode, dans les traitements sans champignon.

Tableau 11: Biomasses végétales sèches aérienne et racinaire en fonction de la présence ou non de nématodes et du type de champignon mycorhizien inoculé (n=18). Les valeurs qui portent les mêmes lettres sur une même colonne ne sont pas significativement différentes (test de Fisher PLSD, p<0,05).

Traitements	B. aérienne sèche (g plant ⁻¹)			B. racinaire sèche (g plant ⁻¹)			B. totale sèche (g plant ⁻¹)		
	<i>Pisolithus</i>			<i>Pisolithus</i>			<i>Pisolithus</i>		
	Témoin	<i>G.intraradices</i>	<i>sp</i>	Témoin	<i>G.intraradices</i>	<i>sp</i>	Témoin	<i>G.intraradices</i>	<i>sp</i>
Témoin	0,320	1,756	0,514	0,092 a	0,479	0,167	0,412	2,235	0,677
<i>Z.punctata</i>	0,323	1,518	0,565	0,097 a	0,517	0,176	0,421	2,035	0,741
<i>C.pseudoparvus</i>	0,374	1,568	0,427	0,166 b	0,508	0,177	0,553	2,076	0,604

B biomasse

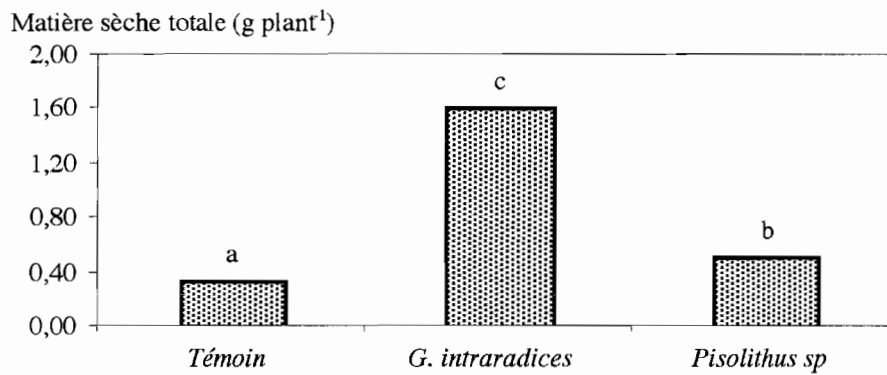


Figure 17: Biomasses totales sèches pour les différents traitements champignons, tous les traitements nématodes confondus. Les barres qui portent les mêmes lettres ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$; $n = 50$).

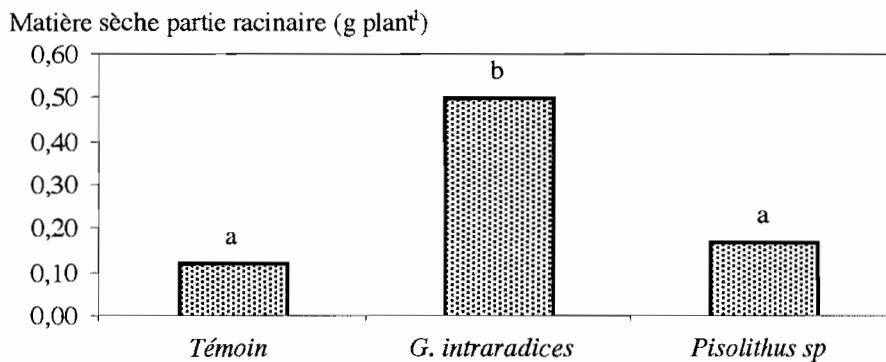


Figure 18: Biomasses aériennes sèches pour les différents traitements champignons, tous les traitements nématodes confondus. Les barres qui portent les mêmes lettres ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$; $n = 50$). ms: matière sèche

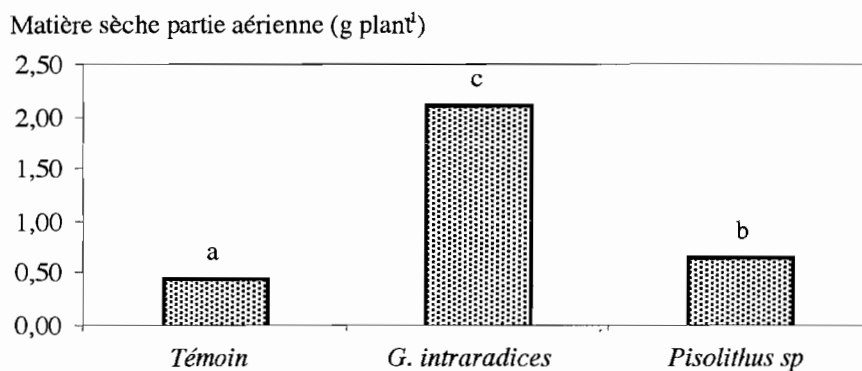


Figure 19: Biomasses racinaires sèches pour les différents traitements champignons, tous les traitements nématodes confondus. Les barres qui portent les mêmes lettres ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$; $n = 50$). ms: matière sèche.

Effet des champignons

La biomasse totale sèche est significativement plus importante en présence des champignons mycorhiziens (Figure 17). Cependant, c'est en présence du champignon endomycorhizien *Glomus intraradices* que la biomasse végétale est la plus élevée. Elle représente respectivement 5 fois et 4 fois la biomasse sèche du témoin pour les parties aériennes (Figure 18) et racinaires (Figure 19) et 3 fois les biomasses aériennes et racinaires mesurées en présence du champignon ectomycorhizien *Pisolithus sp.* Les biomasses sèches de plante entière et des parties aériennes obtenues en présence de *Pisolithus sp* sont significativement supérieures à celle du témoin sans champignon respectivement de 47% et 44% (Figures 17 & 18).

Tableau 12: Densité et proportion des individus juvéniles et adultes de *Z. punctata* dans les 2 traitements aux différentes dates (n=5).

Jours ap. semis	Nombre ind. g ⁻¹ sol sec		Proportion par rapport au nombre total (%)			
	Sans maïs	Présence de maïs	Sans maïs		Présence de maïs	
			Juvéniles	Adultes	Juvéniles	Adultes
	14* ±1	14 ±1				
7	11 ±1	10 ±4	81	19	47	53
21	11 ±2	15 ±8	80	20	83	17
35	16 ±1	28 ±5	80	20	83	17
52	17 ±3	65 ±10	82	18	85	15

*: densité de nématodes inoculés.

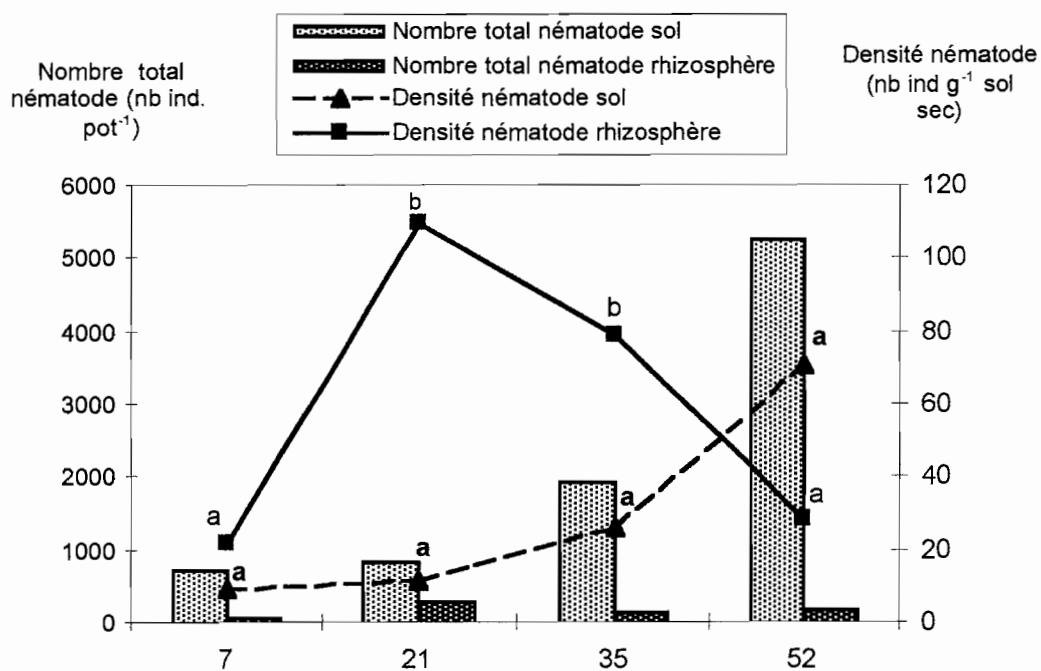


Figure 20: Comparaison de la densité de *Z. punctata* dans le sol et la rhizosphère aux différentes dates. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre la densité de nématode du sol et de la rhizosphère pour chaque date ($p < 0,05$).

4. **EXPERIENCE 4: INTERACTIONS ENTRE *Zeldia punctata* ET LA COMMUNAUTE BACTERIENNE DU SOL: EFFET SUR LA CROISSANCE ET LA NUTRITION MINERALE (N ET P) DU MAÏS.**

Une partie des résultats de cette expérience sont valorisés dans un article, qui est soumis dans la revue "*Plant and Soil*" (Résumé en Annexe 7).

4.1. **Evolution des populations de *Z. punctata***

4.1.1. Densité de nématodes

Après le 7^{ième} jour, la densité de *Z. punctata* augmente au cours de l'expérience quel que soit le traitement (Tableau 12). La présence de la plante est très favorable à la multiplication des nématodes. Ils sont 2 et 3 fois plus abondants par rapport au témoin sans plante en présence de maïs respectivement 35 et 52 jours après le semis.

Les nématodes juvéniles représentent en moyenne 80 % des individus (Figure 20), quels que soient le traitement et la date, sauf au 7^{ième} jour après le semis en présence de plante où ils constituent seulement 53% de l'effectif.

En comparant les densités relatives (individus g⁻¹ sol sec) dans le sol et dans la rhizosphère (Figure 20), on note que la densité relative des nématodes *Z. punctata* est significativement plus élevée dans la rhizosphère 21 et 35 jours après le semis. Elle est, en effet, respectivement 9 et 3 fois plus élevée que dans le sol non rhizosphérique. Mais 52 jours après le semis, les densités relatives dans le sol et la rhizosphère ne sont plus significativement différentes. Le sol rhizosphérique ne représentant qu'une faible proportion du sol total du pot (<10 %), le nombre de nématode total est plus élevé dans le sol non rhizosphérique que dans le sol rhizosphérique tout au long de l'expérience.

4.1.2. Biomasse des nématodes

La biomasse moyenne d'un individu juvénile de *Z. punctata* est comprise entre 0,103 et 0,135 µg individu⁻¹ (Tableau 13). La biomasse moyenne d'un individu adulte est comprise entre 0,471 et 0,807 µg individu⁻¹.

Les nématodes juvéniles représentent en moyenne 45 % de la biomasse totale. L'essentiel de la biomasse est donc constitué par les individus adultes bien qu'ils soient 4 fois moins abondants que les individus juvéniles.

La biomasse totale (biomasse en µg g⁻¹ sol sec) augmente au cours du temps. Elle est maximale 52 après le semis (3,79 et 12,26 µg g⁻¹ sol sec respectivement dans le traitement

sans plante et en présence de maïs) (Tableau 13). Les biomasses de nématodes mesurées en présence du maïs sont en moyenne 2,2 fois plus élevées que celles du traitement sans plante.

Tableau 13: Biomasses individuelles moyennes des nématodes juvéniles et adultes et évolution de la biomasse totale de nématodes en fonction des différents traitements au cours de l'expérience. Les valeurs portant les mêmes lettres pour une même colonne ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$; $n=5$).

Jours après semis	Biomasse moyenne ($\mu\text{g individu}^{-1}$)				Biomasse totale ($\mu\text{g g}^{-1}\text{sol sec}$)	
	Juvéniles		Adultes		totale	
	Sans maïs	Avec maïs	Sans maïs	Avec maïs	Sans maïs	Avec maïs
7	0,121	0,125	0,782 b	0,807 b	2,71 a	4,82 a
21	0,118	0,103	0,637 a	0,553 a	2,43 a	2,35 a
35	0,112	0,115	0,549 a	0,557 a	3,15 ab	4,98 a
52	0,132	0,118	0,621 a	0,471 a	3,79 b	12,26 b
Moyenne	0,121	0,115	0,647	0,597	3,02	6,10

4.2. Compartiment microbien

4.2.1. Evolution de la densité de bactéries et de la biomasse microbienne

Evolution au cours du temps

En présence de *Z. punctata* quel que soit le traitement plante, la densité de bactéries diminue (3 fois en moyenne) entre la date 21 et la date 35 après semis, mais elle reste stable après cette date. En l'absence de *Z. punctata*, dans le traitement sans plante, elle diminue graduellement au cours du temps pour atteindre $75 \cdot 10^6$ CFU g^{-1} sol sec 35 jours et $150 \cdot 10^6$ CFU g^{-1} sol sec 52 jours après (soit respectivement 10 et 5 fois moins que la densité de bactéries au semis). Par contre, dans le traitement avec plante, la densité de bactéries augmente (2 fois) entre la date 7 et la date 23 après semis. Elle diminue (3 fois) entre la date 23 et la date 35, puis reste stable après cette date.

La biomasse microbienne évolue peu au cours du temps. La seule modification significative est une diminution entre la date 7 et la date 21 dans le traitement plante et inoculé avec *Z. punctata* (Tableau 14).

Tableau 14: Densité de bactéries cultivables, biomasse microbienne totale, activité phosphatase et dégagement de CO₂ dans les différents traitements aux différentes dates. (p<0,05; n=5).

Temps (jours)	Sol sans maïs (P0)			Sol avec maïs (P+)			Effet plante
	Sans <i>Z.punctata</i>	Avec <i>Z.punctata</i>		Sans <i>Z.punctata</i>	Avec <i>Z.punctata</i>		
Nombre de CFU x10 ⁶ g ⁻¹ sol sec							
semis	740 ⁽¹⁾ c						
7	570bc	245b	s	249b	423b	s	
21	215ab	230b	n.s.	468c	356b	n.s.	*
35	75a	80a	n.s.	151a	131a	n.s.	*
52	150ab	100a	n.s.	159a	114a	s	
Biomasse microbienne (μg C g ⁻¹ sol sec)							
semis	64						
7	77	70	n.s.	67	65a	n.s.	
21	89	79	n.s.	101	87b	n.s.	
35	69	62	n.s.	76	93b	n.s.	*
52	50	53	n.s.	88	81b	n.s.	*
Activité phosphatase (μg pNPP g ⁻¹ sol sec)							
semis	298b						
7	295b	331c	s	347c	347c	n.s.	*
21	237a	253a	s	262a	240a	n.s.	
35	307b	299b	n.s.	309b	331b	s	*
52	314b	331c	n.s.	319b	322b	n.s.	
Quantité de CO ₂ (μg de CO ₂ g ⁻¹ sol sec h ⁻¹)							
semis	0,41a						
7	1,59bc	1,93c	n.s.	1,35a	1,6a	n.s.	
21	1,70c	1,75c	n.s.	2,16b	1,6a	s	
35	0,52a	0,51a	n.s.	1,44a	1,30a	n.s.	*
52	1,42b	1,20b	n.s.	2,17b	2,5b	n.s.	*

(1) comparaison entre date, les nombres qui portent les mêmes ne sont significativement différents. s différence significative, n.s. non significative entre traitements nématodes (avec et sans *Z. punctata*).

* différence significative entre traitement plante (P0 et P+).

Effet du plante

La densité de bactéries et la biomasse microbienne sont fortement modifiées par le traitement plante. La densité est significativement plus élevée (+ 85%) en présence du maïs à la date 21 et 35 jours après le semis et la biomasse microbienne au jour 35 (+ 30%) et 51 après semis (+65 %).

Effet de *Z. punctata*

Un effet de *Z. punctata* sur la densité bactérienne est mesuré 7 jours après le semis, avec - 57 % par rapport au témoin non inoculé dans le traitement sans plante et +70 % par rapport au témoin non inoculé dans le traitement avec plante (Tableau 14). La densité de bactéries est inférieure en l'absence de nématode dans le traitement avec plante 52 jours après semis (-28 %).

La biomasse microbienne n'est pas significativement modifiée par l'activité des nématodes.

4.2.2. Evolution de l'activité phosphatase et de la quantité de CO₂.Evolution au cours du temps

L'activité phosphatase diminue entre la date 7 et la date 21 quel que soit le traitement. Mais elle augmente à partir de cette date, pour rester stable dans l'ensemble des traitements (à l'exception du traitement sans plante et inoculé avec *Z. punctata*).

La respiration du sol augmente significativement juste après le semis. La quantité de CO₂ respirée devient 3 à 8 fois plus élevée qu'avec la première mesure (Tableau 14). Mais, à partir du 7^{ème} jour, elle reste relativement constante au cours de l'expérience jusqu'au 35^{ème} jour dans le traitement avec plante et jusqu'au 52 jours dans le traitement avec plante (à l'exception de la date 21 en absence de nématode). Au-delà de cette date, la respiration augmente dans tous les traitements.

Effet du plante

L'activité microbienne du sol est fortement modifiée par la présence de la plante. En effet, l'activité phosphatase est plus élevée en présence de la plante à la date 7 et 35 jours après semis (+11 % et +6 % respectivement) (Tableau 14). C'est le cas également de la quantité de CO₂ respirée aux dates 35 et 52 jours après semis (+166 % et +80 % respectivement).

52 jours après semis

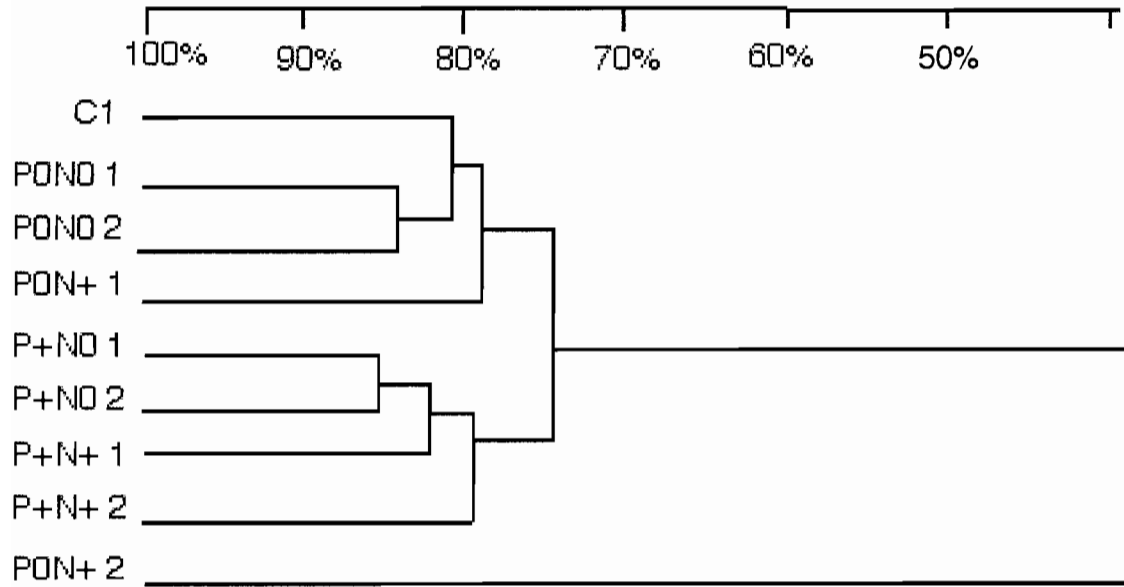


Figure 21: Dendrogramme de similarité (%) entre les communautés bactériennes pour deux répétitions par traitement (1, 2) avec ou sans nématodes (N0, N+), avec ou sans plante (P0, P+) 52 jours après le semis.

C: témoin (sol initial)

P0N0: sans plante et sans nématode

P+N0: présence de maïs et sans nématode

P0N+: sans plante et présence de *Z. punctata*

P+N+: présence de maïs et *Z. punctata*

Effet de *Z. punctata*

La présence de *Z. punctata* a un effet sur l'activité phosphatase 7, 21 et 35 jours après le semis (Tableau 14). Dans les traitements sans plante, l'activité phosphatase est significativement plus élevée en présence de nématodes 7 et 21 jours après le semis (+12 % et +7 % respectivement); et 35 jours après le semis avec plante (+7 %).

Pour le dégagement de CO₂, le seul effet de la présence de nématode est noté dans les traitements avec plante au 21^{ème} jour après la semis, où la quantité de CO₂ dégagée est plus faible (-27 %) en présence de *Z. punctata*.

4.2.3. Structure de la communauté bactérienne

L'analyse de la similarité des profils (UPGMA avec le coefficient de similarité de Dice) a été utilisée pour comparer les profils génétiques des communautés microbiennes obtenus par DGGE (Figure 21). Le profil de la répétition 2 du traitement PON+ est isolé des autres. Une très faible quantité d'ADN extrait de cette répétition serait à l'origine de ce résultat.

Les profils DGGE sont séparés en deux principaux groupes. Le premier groupe englobe l'échantillon à la date de semis, deux répétitions témoin (PON0) ainsi que de la répétition 1 du traitement PON+ 51 jours après le semis. Le deuxième groupe contient toutes les répétitions avec maïs (P+N01, P+N02, P+N+1, P+N+2). Les répétitions avec maïs sans nématodes (P+N01 et P+N02) sont bien groupées, cependant les répétitions avec maïs et nématodes (P+N+1 et P+N+2) sont moins semblables. Le plus fort degré de similarité entre les répétitions pour un traitement (P+N0) est de 85 % alors qu'entre les deux groupes avec plante et sans plante le pourcentage de similarité est d'environ 75 %.

4.3. Evolution de la teneur en azote minéralEvolution au cours du temps selon la plante

La forme dominante de l'azote du sol en fin d'expérience est NO₃⁻. Cette forme représente respectivement 92 % et 99 % de l'azote minéral total du sol en présence ou non de plante.

En absence de plante, la teneur en NO₃⁻ reste stable au cours du temps (80 μg g⁻¹ de sol sec en moyenne) (Figure 22). Par contre, en présence de plante, la teneur en azote minéral diminue au cours du temps. Cette diminution est de 98 % entre le jour de l'inoculation et 52 jours après le semis. Les teneurs en NH₄⁺, qui sont très faibles (0,2. à 1,8 μg g⁻¹ de sol sec), évoluent peu au cours du temps.

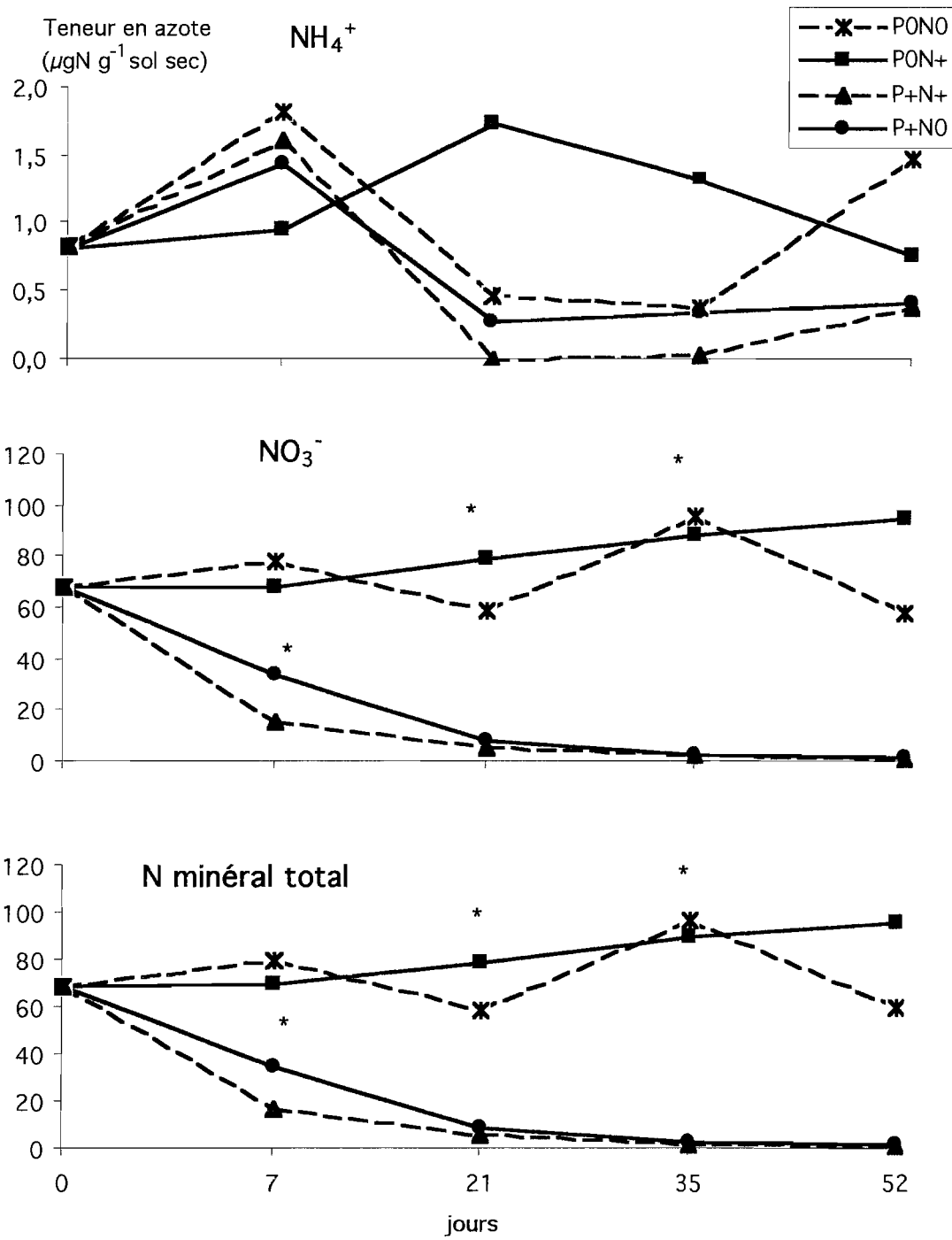


Figure 22: Evolution de la teneur en azote minéral du sol en présence ou non des nématodes. L'astérix indique une différence significative à chaque date entre les 2 traitements sans ou avec nématodes. Pour la légende, voir figure 21.

Effet de *Z. punctata*

L'activité des nématodes induit une diminution significative des teneurs en NO_3^- et en azote minéral total 7 jours après le semis en présence du maïs (Figure 22). En l'absence de plante, ces teneurs sont significativement plus élevées 21 jours après le semis et significativement plus faibles 35 jours après le semis en présence de nématodes.

4.4. Biomasse végétale et nutrition minérale du maïs4.4.1. Evolution de la biomasse végétaleEvolution au cours du temps

La biomasse fraîche du maïs est comprise entre $0,92 \text{ g plant}^{-1}$ et $6,06 \text{ g plant}^{-1}$, et la biomasse sèche entre $0,07 \text{ g plant}^{-1}$ et $1,16 \text{ g plant}^{-1}$ (Tableau 15). La croissance est plus rapide entre le 7^{ème} et le 21^{ème} jours et le 21^{ème} et le 35^{ème} jour après semis: la biomasse augmente entre chaque date de 100%. Entre le 35^{ème} et le 52^{ème} jour après semis, l'augmentation est comprise entre 15 % et 40 % selon les traitements.

Effet de *Z. punctata*

Les nématodes induisent une augmentation significative de la biomasse fraîche des racines (+23 %) et de la plante entière (+10 %) (Tableau 15). Cependant les différences ne sont pas significatives ($p < 0,05$) pour les biomasses sèches. Aucune interaction entre date et traitements nématodes n'est mesurée pour les biomasses végétales.

4.4.2. Evolution de la teneur et de la quantité d'azote dans le maïsEvolution au cours du temps

La teneur en azote ($\mu\text{g N g}^{-1}$ matière sèche) du maïs diminue au cours du temps (Tableau 15). Par contre la quantité d'azote incorporé dans la plante augmente au cours du temps. Elle est maximale au 52^{ème} jour après le semis avec $9,04$ et $10,40 \text{ mg plante}^{-1}$ respectivement dans le traitement témoin sans nématode et en présence de *Z. punctata*.

Effet de *Z. punctata*

Les nématodes augmentent significativement la quantité d'azote des parties aériennes du maïs (+7%) (Tableau 15). Par conséquent, la quantité d'azote incorporé dans la plante entière est plus élevée en présence de nématode (+7 %) qu'en absence de nématode. Il n'y a pas d'interaction entre date et traitements nématodes.

Tableau 15: Effet de *Z. punctata* sur la biomasse végétale, la teneur et la quantité d'azote au cours du temps, ainsi que la teneur et la quantité de phosphore de la plante en fin d'expérience.

	d. a. s	Parties aériennes		Parties racinaires		Plante entière	
		N0	N+	N0	N+	N0	N+
Biomasse végétale	7j	0,60	0,59	0,32	0,57	0,92	1,16
fraîche (g plant ⁻¹)	21j	2,22	2,18	1,14	1,31	3,36	3,49
	35j	2,41	2,55	1,83	2,12	4,24	4,67
	52j	2,79	2,89	2,53	3,17	5,32	6,06
Effet date		***		***		***	
Effet nématode		n.s.		**		*	
Interaction date x nématode		n.s.		n.s.		n.s.	
Biomasse végétale	7j	0,05	0,05	0,02	0,05	0,07	0,10
sèche (g plant ⁻¹)	21j	0,28	0,27	0,12	0,12	0,40	0,39
	35j	0,56	0,58	0,23	0,25	0,80	0,83
	52j	0,70	0,73	0,39	0,44	1,09	1,16
Effet date		***		***		***	
effet nématode		n.s.		n.s.		n.s.	
interaction date x nématode		n.s.		n.s.		n.s.	
Teneur en Azote	21j	20,01	21,81	10,98	12,50		
(mg g ⁻¹ ms)	35j	9,48	9,88	8,43	8,26		
	52j	8,93	9,32	7,43	7,61		
Effet date		***		***			
effet nématode		*		n.s.			
interaction date x nématode		n.s.		n.s.			
Quantité d'azote	21j	5,61	5,85	1,24	1,36	6,85	7,21
(mg plant ⁻¹)	35j	5,25	5,53	1,95	1,93	7,20	7,45
	52j	6,17	6,78	2,86	3,26	9,04	10,04
Effet date		*		***		***	
effet nématode		*		n.s.		*	
interaction date x nématode		n.s.		n.s.		ns	
Teneur en phosphore	52j	1,62	2,16				
(mg g ⁻¹ ms)							
Effet nématode			*				
Quantité de phosphore	52j	1,14	1,57				
(mg plant ⁻¹)							
Effet nématode			*				

d.a.s.: date après semis; N0: traitement non inoculé; N+: traitement inoculé avec *Z. punctata*

*P<0,05; ** P<0,005; *** P<0,001:

ns: différence non significative entre les traitements; ms: matière sèche

4.4.3. Teneur et quantité de phosphore du maïs en fin d'expérience

Effet de *Z. punctata*

A la fin de l'expérience (52 jours après le semis), la teneur en phosphore et la quantité de phosphore incorporé dans les parties aériennes sont significativement plus élevées dans les plantes qui se développent dans le sol inoculé avec *Z. punctata* (Tableau 15). Cette augmentation représente respectivement 33 % et 38 % de la teneur et de la quantité mesurées dans les plantes du témoin sans nématodes.

Tableau 16: Densité des différents nématodes pour les traitements plante aux différentes dates. Pour chaque traitement plante, les valeurs qui portent les mêmes lettres sur la même ligne ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$).

	Nombre d'individus g ⁻¹ sol sec							
	Aubergine				Maïs			
	Semis	12j ap.	26j ap.	47j ap.	Semis	12j ap.	26j ap.	47j ap.
Témoin	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Z.punctata</i>	10 b	8 b	6 b	2 a	11 ab	4 a	16 b	13 b
<i>C.pseudoparvus</i>	7 b	0,2 a	0,4 a	0,5 a	6 b	2 a	4 b	5 ab
<i>A.nanus</i> 1	12 c	2 b	2 b	1 a	13 bc	2 a	12 b	21 c
<i>A.nanus</i> 2	15 c	3 b	2 a	1 a	14 ab	10 a	14 ab	25 b

Tableau 17: Proportion de nématodes juvéniles et adultes (%) pour les différents traitements aux différentes dates.

	12j		26j		47j	
	Juvénile	Adulte	Juvénile	Adulte	Juvénile	Adulte
Maïs						
<i>Z.punctata</i>	41	59	78	22	64	36
<i>C.pseudoparvus</i>	96	4	94	6	97	3
<i>A.nanus</i> 1	75	25	91	9	94	6
<i>A.nanus</i> 2	76	24	92	8	86	14
Aubergine						
<i>Z.punctata</i>	66	34	79	21	62	38
<i>C.pseudoparvus</i>	97	3	74	26	94	6
<i>A.nanus</i> 1	69	31	73	27	62	38
<i>A.nanus</i> 2	40	60	82	18	69	31

5 . **EXPERIENCE 5: INTERACTIONS ENTRE DIFFERENTS NEMATODES BACTERIVORES ET LA COMMUNAUTE BACTERIENNE DU SOL: EFFETS SUR LA CROISSANCE ET LA NUTRITION MINERALE (N ET P) DU MAIS ET DE L'AUBERGINE.**

Une partie des résultats de cette expérience a fait l'objet d'un article. Il est soumis pour publication dans la revue "Soil Biology and Biochemistry" (Annexe 8)

5.1. **Evolution des populations des nématodes**

5.1.1. Densités des nématodes

Après une mortalité importante entre le semis et 12 jours après, où la densité (en moyenne pour les 4 types) diminue de 60 %, les nématodes se sont bien multipliés en présence du maïs. Par contre, la présence de l'aubergine n'est pas favorable à leur multiplication.

La mortalité observée après l'inoculation concerne tous les types de nématodes (Tableau 16). En présence du maïs, la densité de *Z.punctata*, *C. pseudoparvus*, *A. nanus* 1 et 2 diminuent respectivement de 64, 75, 86 et 25 % entre l'inoculation et 12 jours après le semis. Mais les effectifs augmentent entre le 12^{ème} et le 26^{ème} jour et le 26^{ème} au 47^{ème} jour (à l'exception de *Z.punctata*, dont la densité diminue au cours de la dernière période). L'espèce *A. nanus* (morphotypes 1 et 2) présentent les densités finales les plus fortes (21 et 25 ind g⁻¹ sol sec).

En présence de l'aubergine, les effectifs des différents types de nématodes diminuent du semis jusqu'à la date finale (Tableau 16). Les densités finales obtenues sont comprises entre 1 et 2 ind g⁻¹ sol sec.

Les nématodes juvéniles sont plus abondants que les adultes à toutes les dates, sauf à la date 12 pour *Z. punctata* sous le maïs et pour *A. nanus* 2 sous l'aubergine, où les individus adultes constituent 60 % de la population. A part ces exceptions, les juvéniles constituent 64 à 79 % de l'effectif pour *Z. punctata* 74 à 97 % pour *C. pseudoparvus*, 62 à 94 % pour *A. nanus* 1 et 69 à 92 % pour *A. nanus* 2 (Tableau 17).

Dans le sol, la densité des nématodes est comprise entre 0,2 et 25 ind g⁻¹ sol sec. Elle est plus élevée dans la rhizosphère: 15 et 180 ind g⁻¹ sol sec pour le maïs et 1,4 à 26 ind g⁻¹ sol sec pour l'aubergine. Les nématodes sont concentrés dans le sol rhizosphérique qui représente 5 % du poids du sol total. Cette forte concentration des nématodes dans le sol rhizosphérique est plus importante en présence du maïs, et surtout avec les espèces *C. pseudoparvus* et *A. nanus* 1 et 2. Pour ces espèces, le rapport de la densité de nématodes rhizosphérique/densité de nématode du sol est très élevée, compris entre 5 et 36 (Tableau 18).

Tableau 18: Comparaison de la densité des différents nématodes dans le sol brut et dans le sol rhizosphérique. Les lettres (s et ns) montrent une différence significative ou non significative entre les 2 densités (p<0,05).

Jours ap semis	Nématodes	Nombre d'individus g ⁻¹ sol sec							
		Aubergine				Maïs			
		Sol	Rhizosphère	R	Effet	Sol	Rhizosphère	R	Effet
12j ap.	<i>Z.punctata</i>	8	-			4	15	4	s
	<i>C.pseudoparvus</i>	0,2	-			2	55	36	s
	<i>A.nanus 1</i>	2	-			2	30	18	s
	<i>A.nanus 2</i>	3	-			10	180	18	s
26j ap.	<i>Z.punctata</i>	6	26	4	s	16	31	2	ns
	<i>C.pseudoparvus</i>	0,4	1,4	3	ns	4	23	6	s
	<i>A.nanus 1</i>	2	6	3	ns	12	107	9	s
	<i>A.nanus 2</i>	2	26	17	s	14	99	7	s
47j ap.	<i>Z.punctata</i>	2	3	1	ns	13	30	2	ns
	<i>C.pseudoparvus</i>	1	6	12	s	5	37	7	s
	<i>A.nanus 1</i>	1	9	13	ns	21	111	5	s
	<i>A.nanus 2</i>	1	6	4	ns	25	116	5	s

R= densité de nématodes rhizosphérique/densité nématodes sol

Tableau 19: Biomasse individuelle moyenne des adultes et des juvéniles (en µg individu⁻¹) des 4 espèces de nématodes en présence du maïs et de l'aubergine.

			<i>Z. punctata</i>	<i>C.pseudoparvus</i>	<i>A. nanus 1</i>	<i>A. nanus 2</i>
Maïs						
Adultes	Moyenne (µg)		0,635	0,115	0,133	0,170
	ET		0,122	0,031	0,054	0,060
Juvéniles	Moyenne (µg)		0,171	0,033	0,065	0,066
	ET		0,101	0,021	0,033	0,029
Aubergine						
Adultes	Moyenne (µg)		0,794	0,125	0,158	0,225
	ET		0,217	0,022	0,057	0,049
Juvéniles	Moyenne (µg)		0,245	0,047	0,053	0,083
	ET		0,171	0,022	0,025	0,046

ET: écartype.

Cependant, compte tenu de la faible proportion de sol rhizosphérique par rapport au poids du sol total, le nombre de nématodes présents dans la rhizosphère est plus faible que dans le reste du sol.

5.1.2. Biomasse individuelle moyenne des nématodes

Parmi les nématodes testés, l'espèce *Z. punctata* présente les plus fortes biomasses individuelles. Les individus adultes et juvéniles de cette espèce ont respectivement une biomasse moyenne de 0,635 et 0,171 μg individu⁻¹ en présence du maïs (Tableau 19). *Z. punctata* a une biomasse moyenne 3 à 6 fois plus élevée que la biomasse des autres espèces. Les 2 morphotypes de l'espèce *A. nanus* ont une biomasse moyenne équivalente. *C. pseudoparvus* présente les biomasses individuelles moyennes les plus faibles: 0,115 et 0,033 μg individu⁻¹ adulte et juvénile, respectivement.

Pour tous les nématodes, la biomasse moyenne des individus adultes est environ 3 fois supérieure à celle des individus juvéniles. Quels que soient l'espèce de nématode considéré et son stade de développement, sa biomasse moyenne semble plus importante en présence de l'aubergine que du maïs sauf le stade juvénile d'*A. nanus* 1 (Tableau 19).

5.1.3. Biomasse des populations de nématodes

La biomasse de nématode (biomasse en $\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec) est plus importante avec *Z. punctata* qu'avec les autres nématodes, quelles que soient la plante présente et la date considérée (Figures 23 et 24).

En présence du maïs, la biomasse de *Z. punctata* est maximale au 26^{ème} jour avec 4,32 $\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec soit le double de celle mesurée au 12^{ème} jour après semis (Figure 23). La biomasse diminue à la date 47 j après semis, mais elle reste supérieure à la biomasse de 12j. Pour les autres espèces, la biomasse augmente au cours du temps. Elle est maximale au 47^{ème} jour après semis, avec 0,18, 1,14 et 1,78 $\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec respectivement pour *C. pseudoparvus*, *A. nanus* 1 et 2. Pour ces 3 espèces de nématode, les juvéniles représentent entre 57 à 88 % de la biomasse totale, alors que pour *Z. punctata*, ils ne représentent que 33 % de celle-ci.

La biomasse totale des différentes espèces de nématodes diminue au cours du temps en présence de l'aubergine. Cette diminution est mesurée dès le 26^{ème} jour après semis pour *Z. punctata* et *A. nanus* 2. La biomasse de *Z. punctata* qui était de 3,24 $\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec au 12^{ème} jour passe à 1,50 $\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec au 26^{ème} et 1,48 $\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec au 47^{ème} jour après semis, soit une baisse de 54% (Figure 24). Cette baisse est encore plus importante pour *A. nanus* 2: 74% (de 0,66 à 0,17 $\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec entre le 12^{ème} et le 26^{ème} jour après semis).

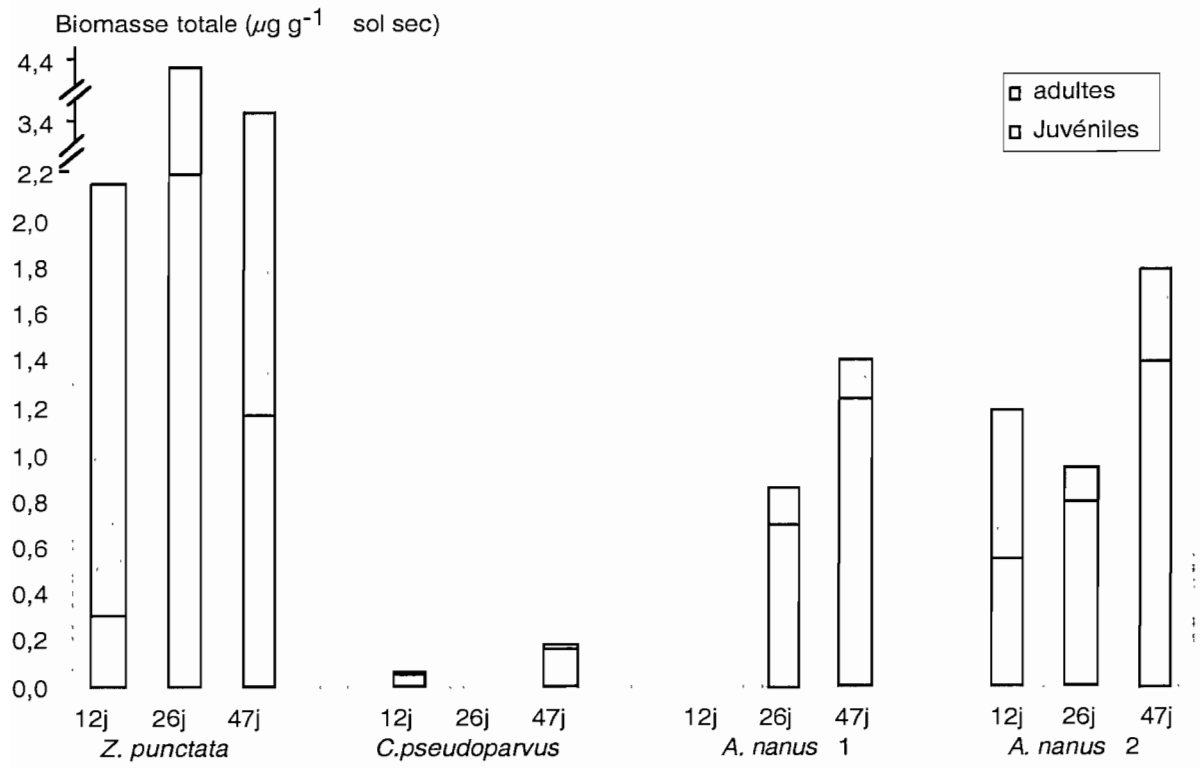


Figure 23: Evolution au cours du temps de la biomasse totale des différents nématodes inoculés en présence du maïs.

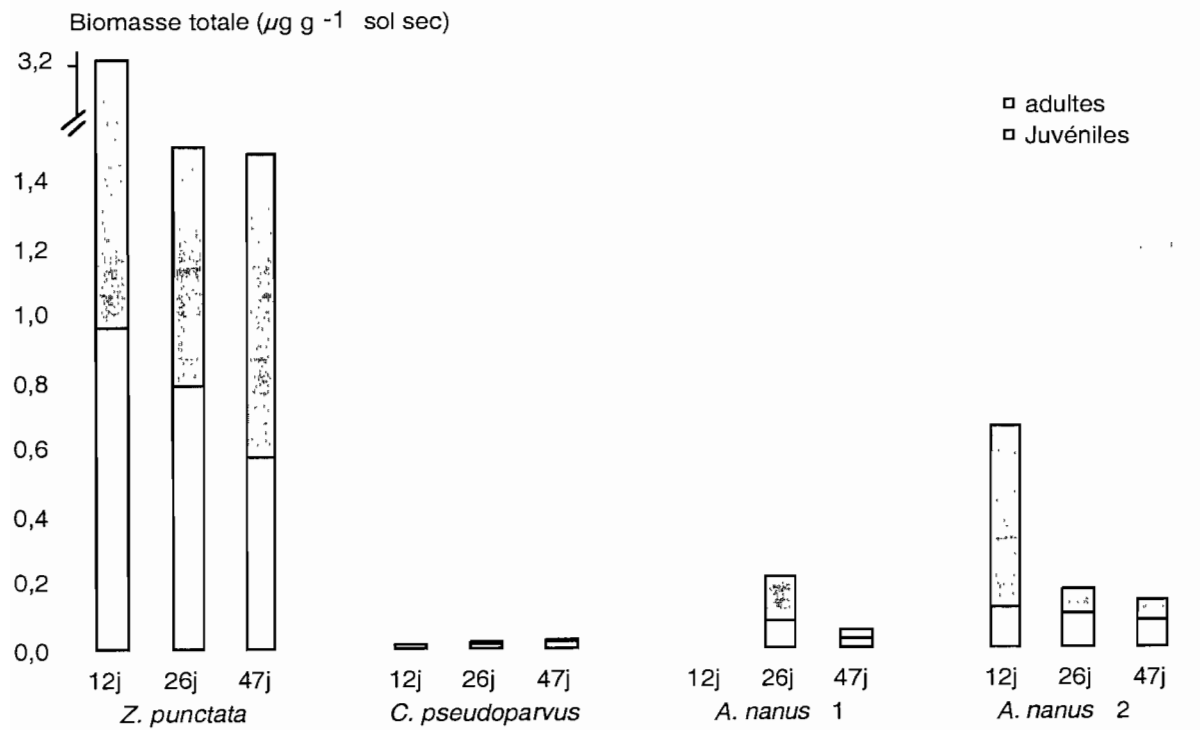


Figure 24: Evolution au cours du temps de la biomasse totale des différents nématodes inoculés en présence de l'aubergine.

La biomasse totale de *A. nanus* 1 diminue comme *A. nanus* 2 de 75 %, mais cette diminution est décalée au 47^{ème} jour après semis. La biomasse totale de *C. pseudoparvus* est très faible (0,01 à 0,02 $\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec) et évolue peu au cours du temps (Figure 24). Pour les nématodes *A. nanus*, les individus juvéniles représentent en moyenne 38 à 55 % de la biomasse totale, sauf au 12^{ème} après semis où ils ne représentent que 18 % de cette biomasse totale. La part des nématodes juvéniles dans la biomasse totale de *Z. punctata* n'est que 40 %, alors que pour *C. pseudoparvus*, les nématodes juvéniles constituent 78 % de la biomasse totale.

5.2. Compartiment microbien

5.2.1. Evolution de la densité de bactéries et de la biomasse microbienne

Effet des plantes

La densité de bactéries avant le semis est de $1,5 \cdot 10^8$ CFU g^{-1} sol sec (Figure 25). Cette densité diminue de 33 % en présence de l'aubergine au 12^{ème} jour après le semis. Cependant les densités augmentent significativement par rapport à cette date au 26 et au 47^{ème} jour, mais elles restent comparables à la densité avant semis. Contrairement à l'aubergine, la densité de bactéries augmente au cours du temps en présence du maïs. L'augmentation est respectivement de 57, 23 et 45 % aux dates 12, 26 et 47 jours après semis par rapport au témoin initial.

La biomasse microbienne qui est, au semis, de 32 $\mu\text{g C g}^{-1}$ sol sec ne varie pas au cours du temps en présence de l'aubergine (Figure 26). En présence du maïs, la biomasse diminue de 27 % entre le semis et le jour 12, puis elle augmente progressivement au cours du temps pour atteindre, au 47^{ème} jour, 68 $\mu\text{g C g}^{-1}$ sol sec, soit le double de sa valeur initiale.

Effet des nématodes

La présence des nématodes n'a pas d'incidence sur la biomasse microbienne du sol (Tableau 20). Par contre, la densité de bactéries est modifiée avec l'activité nématologique. Quarante sept jours après semis, en présence du maïs, elle est significativement réduite de 28, 30, 40 et 44 % respectivement avec les nématodes *Z. punctata*, *C. pseudoparvus*, *A. nanus* 1 et 2.

En présence de l'aubergine et 47 jours après le semis, la densité de bactéries est significativement plus élevée avec l'espèce *A. nanus* 1 ($221 \cdot 10^6$ CFU g^{-1} sol sec) qu'en absence de nématode. Au contraire la densité de bactéries est significativement plus faible avec *A. nanus* 2 ($72 \cdot 10^6$ CFU g^{-1} sol sec) qu'en absence de nématode. Pour les autres espèces, il n'y a pas de différences significatives.

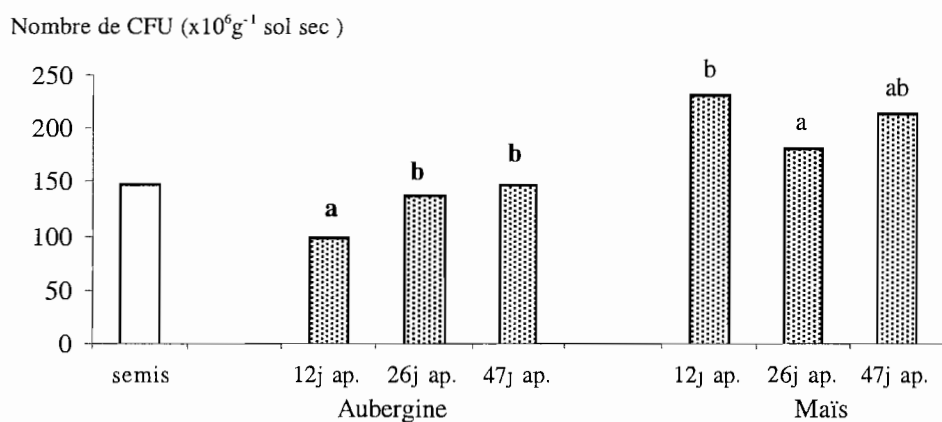


Figure 25 : Evolution au cours du temps de la densité de bactéries (CFU) en fonction du type de plante pour tous les traitements nématodes confondus (nombre de répétitions = 20). Les barres qui portent les mêmes lettres pour chaque plante ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$).

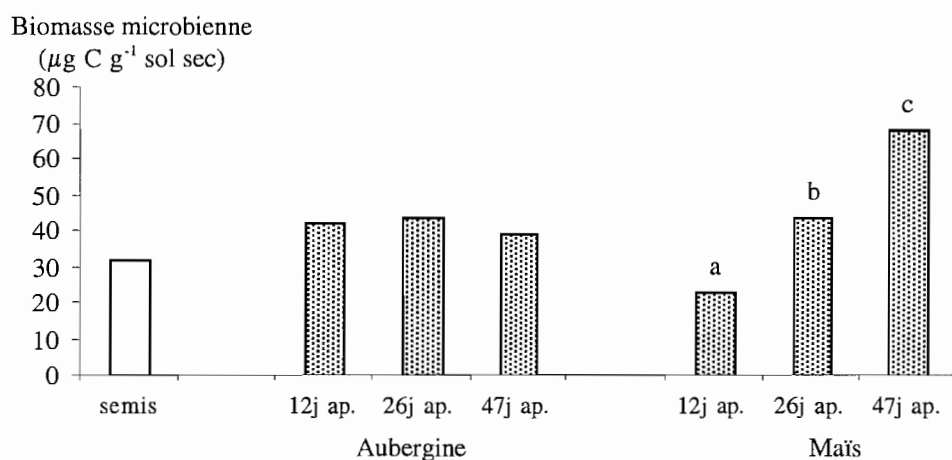


Figure 26 : Evolution au cours du temps de la biomasse microbienne totale ($\mu\text{g C-BM g}^{-1} \text{sol sec}$) en fonction du type de plante pour tous les traitements confondus (nombre de répétitions = 20).

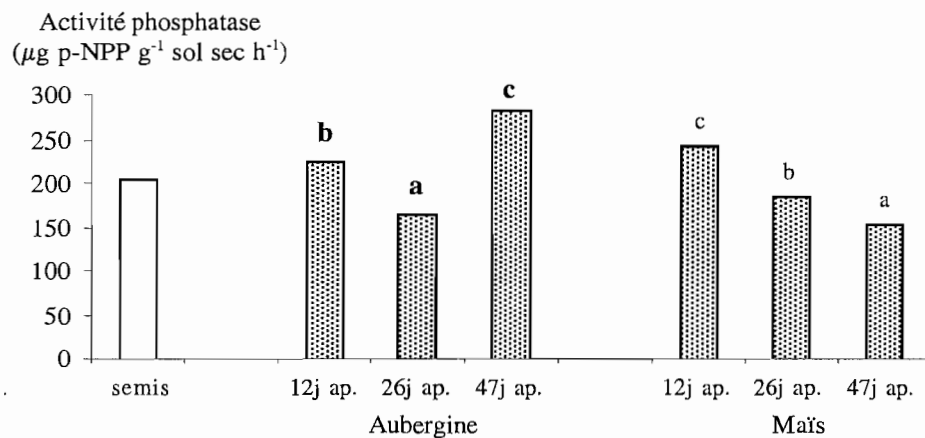


Figure 27: Evolution au cours du temps de l'activité phosphatase en fonction du type de plante pour tous les traitements confondus (nombre de répétitions = 20).

5.2.2. Evolution de l'activité phosphatase

Effet des plantes

Comme les paramètres précédents, l'activité phosphatase évolue également au cours du temps de façon différente en fonction de la plante (Figure 27). La quantité de pNPP qui est de $205 \mu\text{g g}^{-1} \text{sol sec h}^{-1}$ au semis diminue en présence de l'aubergine de 19 % au 26^{ème} jour après semis. Cette quantité augmente significativement 47 jours après le semis pour atteindre $283 \mu\text{g de pNPP g}^{-1} \text{sol sec h}^{-1}$ (soit une augmentation de 56 %).

L'activité phosphatase augmente de 18 % en présence du maïs entre le semis et la date 12j. Mais elle baisse au 26^{ème} jour et au 47^{ème} jour de 9 et 24 % respectivement par rapport à celle du semis.

Effet des nématodes

L'effet de l'activité des nématodes sur l'activité phosphatase dépend de la plante (Tableau 20). En présence de l'aubergine, l'activité phosphatase est significativement plus faible au 12^{ème} jour avec les nématodes *Z. punctata* ($202 \mu\text{g pNPP g}^{-1} \text{sol sec h}^{-1}$), de *C. pseudoparvus* ($202 \mu\text{g pNPP g}^{-1} \text{sol sec h}^{-1}$) et *A. nanus 2* ($216 \mu\text{g pNPP g}^{-1} \text{sol sec h}^{-1}$) par rapport au témoin sans nématodes. Par contre, en présence de maïs, l'activité est significativement plus importante avec *Z. punctata* (+16 %) et *C. pseudoparvus* (+13 %) à la même date.

L'activité phosphatase augmente significativement à la date 26, mais seulement avec les nématodes *C.pseudoparvus* (+38 % avec maïs et +11 % avec aubergine) et *A. nanus 2* (+17 % avec maïs et + 16 % avec aubergine). A cette date, l'activité phosphatase la plus faible est mesurée avec *Z. punctata* quelle que soit la plante avec en moyenne $154 \mu\text{g pNPP g}^{-1} \text{sol sec h}^{-1}$.

Quarante sept jours après le semis, l'activité phosphatase est significativement plus faible avec l'espèce *Z. punctata* ($243 \mu\text{g pNPP g}^{-1} \text{sol sec h}^{-1}$) en présence de l'aubergine. Mais par contre elle est plus élevée en présence d'*A. nanus* ($352 \mu\text{g pNPP g}^{-1} \text{sol sec h}^{-1}$) qu'en absence de nématodes. En présence du maïs, les espèces *C.pseudoparvus* et *A. nanus 2* induisent une activité significativement plus importante que le témoin sans nématodes, avec des quantités respectives de 162 et $182 \mu\text{g pNPP g}^{-1} \text{sol sec h}^{-1}$.

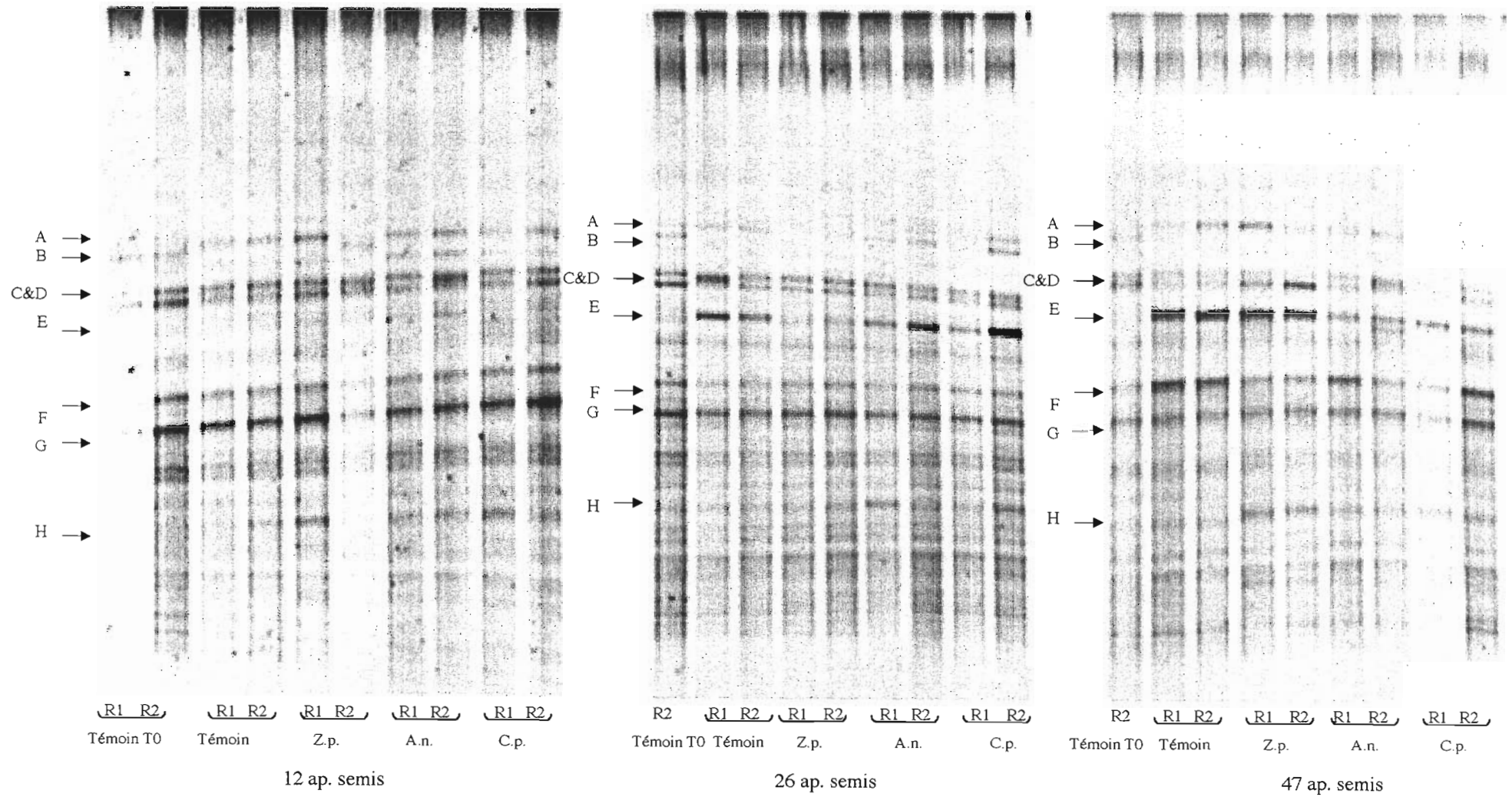


Figure 28: Gels de DGGE montrant la communauté bactérienne (bandes) pour les 2 répétitions (R1 et R2) de chaque traitement nématodes aux différentes dates.
 Z.p. *Zeldia punctata*; A.n.: *Acroboloides nanus*; C.p. *Cephalobus pseudoparvus*; R1 et R2: répétition 1 et 2

Tableau 20: Densité bactérienne, biomasse microbienne et activité phosphatase pour les différents traitements. Pour chaque traitement plante, les valeurs qui portent les mêmes lettres sur la même ligne ne sont significativement différentes ($p < 0,05$).

	Aubergine					Maïs				
	Témoin	Z.p.	C.p.	A.n.1	A.n.2	Témoin	Z.p.	C.p.	A.n.1	A.n.2
Nombre de CFU $\times 10^6$ g ⁻¹ ss										
semis	148					148				
12j ap.	76	98	101	113	109	204	210	302	227	215
26j ap.	nd	118	193	120	125	181	176	165	237	151
47j ap.	140 b	160 b	149 b	221 c	72 a	300 b	216 a	211 a	181 a	168 a
Biomasse microbienne (μg de C g ⁻¹ ss)										
semis	32					32				
12j ap.	36	41	48	44	44	27	28	30	18	14
26j ap.	45	41	36	47	49	44	43	35	52	45
47j ap.	49	46	37	41	25	76	63	81	66	52
Activité phosphatase (μg de pNPP g ⁻¹ ss h ⁻¹)										
semis	205					205				
12j ap.	251 b	202 a	202 a	258 b	216 a	227 a	263 b	257 b	246 ab	221 a
26j ap.	161 a	152 a	178 b	155 a	186 b	175 b	156 a	242 d	167 ab	204 c
47j ap.	288 b	243 a	252 ab	279 b	352 c	132 a	147 ab	162 bc	154 ab	182 c

Z.p. *Zeldia punctata*; C.p. *Cephalobus pseudoparvus*; A.n.1 et 2 *Acroboloides nanus* 1 et 2.

ss: sol sec.

5.2.3. Structure de la communauté bactérienne

Analyse visuelle des gels

Trois gels ont été réalisés correspondant chacun à une date (12, 26, 47 jours après le semis); un échantillon de la date de semis (répétition 2) a été placé sur les trois gels et permet une comparaison des gels (Figure 28).

L'allure du profil du témoin (R2 témoin semis) est identique sur les 3 gels. Cependant 12 bandes sont détectées pour cet échantillon sur le gel 1, 22 bandes pour le gel 2 et 17 bandes pour le gel 3; 10 bandes sont communes aux trois gels. Du fait de cette qualité différente des gels, l'analyse simultanée des trois gels est donc impossible. Le nombre total de bandes pour les trois gels s'élève à 49: 32 bandes sur le gel 1, 32 bandes pour le gel 2 et 29 bandes pour le gel 3.

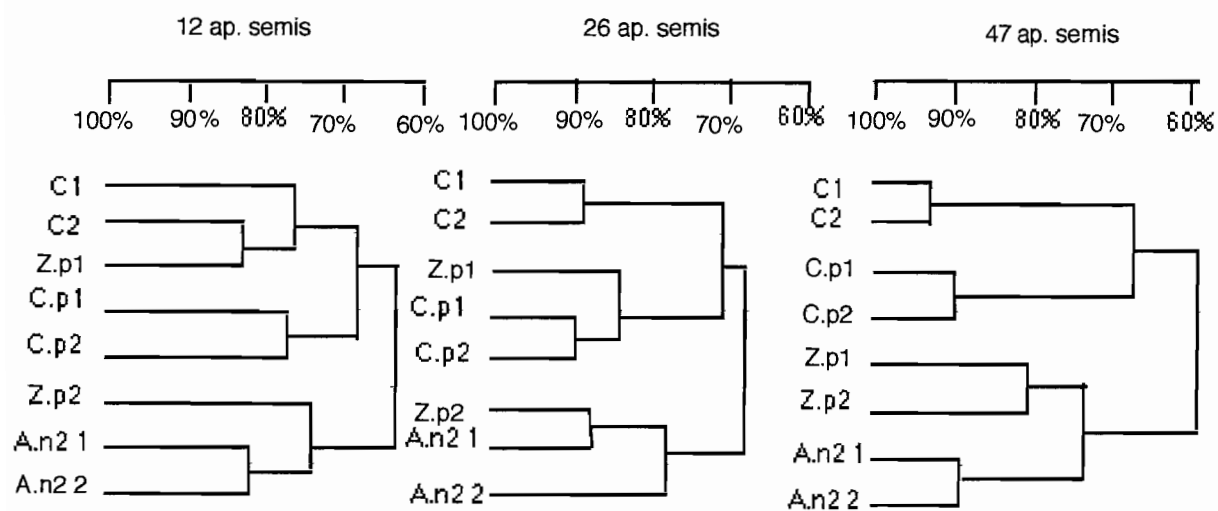


Figure 29: Dendrogramme de similarité représentant pour chaque échantillon la similarité entre les communautés microbiennes pour les traitements nématodes.
 C: témoin sol de départ, avant inoculation des nématodes.

La reproductibilité des mesures est bonne, pour chaque traitement les deux répétitions présentent en général des profils très proches.

Plus que les apparitions - disparitions de bandes (qui correspondent à des populations microbienne), ce sont les intensités relatives des bandes qui sont modifiées en fonction des dates et des traitements. Les différences entre le jour du semis et 12 jours après le semis sont faibles.

Au jour 26 après le semis, on observe dans le témoin sans nématode une augmentation très forte d'intensité de la bande E. Cette bande est également présente avec une forte intensité en présence des nématodes *A. nanus 2* et *C. pseudoparvus*. Elle est par contre de très faible intensité en présence de *Z. punctata*. De même l'intensité de la bande A est inférieure pour *Z. punctata* comparé aux autres traitements.

Au jour 47 après le semis, l'intensité des bandes C et D a diminué comparativement à la date précédente dans le traitement sans nématodes. Par contre la bande F a une intensité supérieure à cette date. La bande E qui était de très faible intensité en présence de *Z. punctata* à la date 26 jours après le semis est, 47 jours après le semis, aussi intense que le témoin sans nématodes alors que cette bande est beaucoup moins intense dans les deux autres traitements nématodes. La bande H est plus intense dans tous les traitements avec nématodes, comparé au témoin sans nématodes.

Dendrogrammes de similarité (Figure 29)

-Au jour 12, les deux répétitions du témoin se regroupent avec les deux répétitions de *C. pseudoparvus* et une répétition de *Z. punctata*. Les deux répétitions de *A. nanus 2* sont très similaires entre elles et distinctes des traitements précédemment cités. Les répétitions des témoins sans nématode présentent une forte similitude particulièrement aux 26 et 47 jours après le semis.

-Au jour 26, les témoins sans nématode se séparent de tous les traitements ou les nématodes sont présents. Par ailleurs, à cette date, les deux répétitions de *C. pseudoparvus* sont très similaires entre elles, il en est de même des 2 répétitions de *A. nanus*; par contre les deux répétitions de *Z. punctata* sont assez différentes: une se rapproche de celles de *A. nanus* alors que l'autre se rapproche de celles de *C. pseudoparvus*.

-Au jour 47, les témoins sans nématodes sont relativement similaires aux deux répétitions de *Z. punctata* et une répétition de *C. pseudoparvus*. Par contre les 2 répétitions de *A. nanus 2* sont opposées aux traitements précédemment cités.

Tableau 21: Teneur en azote minéral du sol (NO_3^- , NH_4^+ et N total) pour les différents traitements. Pour chaque traitement plante, les valeurs qui portent les mêmes lettres minuscules sur la même colonne et les mêmes lettres majuscules sur la même ligne, ne sont significativement différentes ($p < 0,05$).

Traitements	Aubergine				Maïs		
	semis	12j ap.	26j ap.	47j ap.	12j ap.	26j ap.	47j ap.
Teneur en NH_4^+ ($\mu\text{g N g}^{-1}$ sol sec)							
Témoin	3,2	3,3 ab	2,6	5,7	3,6 c	2,8	5,8 b
<i>Z.punctata</i>		3,2 ab	4,0	4,9	3,5 c	2,3	5,9 b
<i>C.pseudoparvus</i>		2,8 a	4,5	5,0	2,7 a	2,2	4,4 a
<i>A.nanus 1</i>		2,9 a	4,2	5,1	2,9 ab	2,5	4,4 a
<i>A.nanus 2</i>		3,5 b	3,5	4,2	3,4 bc	1,4	4,7 a
Tous traitements		3,2 A	3,8 A	5,0 B	3,2 B	2,1 A	5,0 C
Teneur en NO_3^- ($\mu\text{g N g}^{-1}$ sol sec)							
Témoin	65,9	67,1	11,6	0,8	4,3	0,0	0,9
<i>Z.punctata</i>		70,4	4,7	1,0	4,1	0,0	1,3
<i>C.pseudoparvus</i>		61,4	2,0	0,7	5,3	0,0	1,0
<i>A.nanus 1</i>		66,3	8,1	0,6	3,6	0,1	0,8
<i>A.nanus 2</i>		64,0	2,7	0,7	8,4	0,0	1,5
Tous traitements		65,8 C	5,8 B	0,8 A	5,1 B	0,03 A	1,1 A
Teneur en N total ($\mu\text{g N g}^{-1}$ sol sec)							
Témoin	69,1	70,4	14,1	6,5	7,8	2,8	6,8 b
<i>Z.punctata</i>		73,6	8,8	5,9	7,6	2,4	7,2 b
<i>C.pseudoparvus</i>		64,3	6,5	5,7	8,0	2,2	5,4 a
<i>A.nanus 1</i>		69,1	12,3	5,7	6,5	2,6	5,2 a
<i>A.nanus 2</i>		67,5	6,2	4,9	11,8	1,4	6,2 ab
Tous traitements		69,0 B	9,6 A	5,7 A	8,3 C	2,1 A	6,1 B

5.3. Evolution de l'azote minéral

Effet des plantes

La teneur en azote minéral du sol est de $69,1 \mu\text{g g}^{-1}$ sol sec avant le semis. NO_3^- représente la forme dominante avec 95% de l'azote total. Les teneurs en azote minéral du sol et particulièrement la teneur en NO_3^- diminuent fortement au cours de l'expérience. La teneur en NO_3^- qui est de $65,9 \mu\text{g g}^{-1}$ sol sec avant le semis est réduite de 97% en moyenne après le semis en présence du maïs, et de 95% en présence de l'aubergine après le 12^{ème} jour

La teneur en NH_4^+ qui représente 5% de l'azote de total (soit $3,20 \mu\text{g N g}^{-1}$ sol sec) n'est pas significativement différente entre les dates: semis, 12 et 26 après semis (Tableau 21), mais elle est significativement supérieure 47 jours après semis (+56 %) en présence de plante.

Effet des nématodes

La teneur en NO_3^- du sol n'est pas influencé par l'activité des différents nématodes, quelle que soit la date pour les deux plantes. Par contre en présence du maïs, les nématodes induisent de faibles teneurs en NH_4^+ dans le sol: une réduction significative de 21 % en présence de *C. pseudoparvus* et de 24 % en présence de *A. nanus* est mesurée 47 jours après le semis (Tableau 21). Pour ces mêmes nématodes, une réduction de la teneur en NH_4^+ du sol par rapport au témoin sans nématode est également mesurée 12 jours après le semis.

5.4. Biomasse végétale des plantes et nutrition minérale du maïs

5.4.1. Evolution de la biomasse végétale

Evolution selon la plante

Les biomasses sèches finales mesurées sont, en moyenne de $0,20 \text{ g plant}^{-1}$ pour l'aubergine et $0,57 \text{ g plant}^{-1}$ pour le maïs. La biomasse végétale fraîche augmente significativement au cours du temps pour les 2 plantes (Tableau 22 et 23). Cependant pour le maïs, les biomasses sèches mesurées aux dates 26 et 47 ne sont pas significativement différentes.

Effet des nématodes

Les biomasses totales fraîches et sèches du maïs mesurées en présence des nématodes 47 jours après le semis sont respectivement 13 et 15 % supérieures à celles du témoin sans nématodes. Cependant ces différences ne sont pas significatives (Tableau 22).

Tableau 22 : Biomasse fraîche et sèche totale (aérienne et racinaire) du maïs dans les traitements nématodes aux différentes dates (n=7). Pour chaque traitement plante, les valeurs qui portent les mêmes lettres sur la même colonne ne sont significativement différentes (p<0,05).

	Parties aériennes			Parties racinaires			Plante totale		
	12j.	26j.	47j	12j	26j .	47j .	12j	26j	47j
Biomasse fraîche (g plant⁻¹)									
Témoin	0,70	1,57	1,51	0,62	1,43	1,39	1,32	3,01	2,91
Z.punctata	0,87	1,56	1,66	0,62	1,48	1,64	1,49	3,04	3,30
C.pseudoparvus	0,87	1,76	1,99	0,51	1,49	1,49	1,39	3,24	3,48
A.nanus 1	0,85	1,53	1,72	0,63	1,50	1,58	1,48	2,82	3,30
A.nanus 2	0,74	1,74	1,62	0,43	1,43	1,68	1,17	3,17	3,30
Biomasse sèche (g plant⁻¹)									
Témoin	0,08	0,24	0,33	0,06	0,18	0,18	0,13	0,42	0,51
Z.punctata	0,08	0,23	0,36	0,05	0,21	0,23	0,13	0,45	0,59
C.pseudoparvus	0,09	0,25	0,40	0,05	0,17	0,21	0,13	0,42	0,61
A.nanus 1	0,08	0,21	0,39	0,05	0,17	0,18	0,13	0,38	0,57
A.nanus 2	0,07	0,26	0,35	0,03	0,18	0,24	0,10	0,43	0,59

Tableau 23: Biomasse aérienne et racinaire (fraîche et sèche) de l'aubergine dans les traitements nématodes aux différentes dates (n=7). Pour chaque traitement plante, les valeurs qui portent les mêmes lettres sur la même colonne ne sont pas significativement différentes pour p<0,05. Les valeurs soulignées sont significativement différentes au témoin pour p<0,1.

	Parties aériennes			Parties racinaires			Plante totale		
	12j.	26j	47j	12j	26j	47j	12j	26j	47j
Biomasse fraîche (g plant⁻¹)									
Témoin	nd	0,33 a	0,92 c	nd	0,13	0,62 c	0,06	0,46 a	1,54 c
Z.punctata	nd	0,43 b	0,74 a	nd	0,22	0,54 b	0,06	<u>0,64 b</u>	1,28 a
C.pseudoparvus	nd	0,39 ab	0,86 bc	nd	0,17	0,54 b	0,06	0,56 ab	1,40 ab
A.nanus 1	nd	0,41 b	0,93 c	nd	0,16	0,51 ab	0,07	0,57 ab	1,43 ab
A.nanus 2	nd	0,44 b	0,83 ab	nd	0,21	0,45 a	0,06	<u>0,64 b</u>	1,28 a
Biomasse sèche (g plant⁻¹)									
Témoin	nd	0,037	0,154	nd	0,009	0,063 b	0,009	0,046 a	0,21 b
Z.punctata	nd	0,052	0,132	nd	0,015	0,051 a	0,007	<u>0,067 b</u>	0,18 a
C.pseudoparvus	nd	0,044	0,146	nd	0,011	0,056 ab	0,008	0,055 ab	0,20 ab
A.nanus 1	nd	0,046	0,146	nd	0,012	0,051 a	0,011	0,058 ab	0,19 ab
A.nanus 2	nd	0,053	0,131	nd	0,014	0,049 a	0,008	<u>0,067 b</u>	0,18 a

nd : non déterminé

Les mêmes tendances sont observées pour les biomasses racinaires et aériennes. Cependant lorsque l'on compare l'ensemble des traitements nématodes au témoin sans nématode à cette date (Tableau 26), la différence observée est significative pour la biomasse totale fraîche (+15 %), et la biomasse totale sèche (+14,8 %).

Pour l'aubergine, des différences significatives entre traitements avec les différents nématodes ou sans nématodes sont mises en évidence (Tableau 23). En présence des nématodes *Z. punctata* et *A. nanus* 2, les biomasses totales fraîches et sèches augmentent respectivement de 40 et 47 % 26 jours après le semis (significatives au seuil de 10 %). Mais, 47 jours après le semis, les biomasses totales mesurées en présence de ces deux espèces (*Z. punctata* et *A. nanus* 2) sont significativement plus faibles que celles du témoin sans nématodes avec 1,28 g plant⁻¹ et 0,18 g plant⁻¹, soient des réductions de 17 %. Les mêmes tendances sont également notées pour les biomasses racinaires et aériennes sèches et fraîches.

5.4.2. Evolution de la teneur et de la quantité d'azote du maïs

Effet des plantes

La teneur en azote de la plante diminue significativement au cours du temps; de 23,55 mg g⁻¹ de matière sèche au 12^{ème} jour, elle diminue respectivement de 65% et 79% aux dates 26 et 47 après le semis (Tableau 24). La teneur est plus importante dans les parties aériennes que dans les racines quelle que soit la date.

La quantité totale d'azote incorporée dans la plante est en moyenne de 3,24 mg plant⁻¹. 73% de l'azote de la plante se trouve dans les parties aériennes (Tableau 24). Cette quantité qui est maximale au 26^{ème} jour avec 3,44 mg plant⁻¹ diminue au 47^{ème} de 14%. Cette baisse est liée aux faibles quantités d'azote mesurées dans les parties aériennes à cette date par rapport aux autres dates. Par contre, dans les parties racinaires, les quantités qui sont faibles au 12^{ème} jour augmentent significativement au 26^{ème} et au 47^{ème} jour

Effet des nématodes

Au 47^{ème} jour après le semis, les teneurs en azote des parties aériennes et de la plante entière mesurées en présence de *A. nanus* 1 sont plus élevées que celle du témoin sans nématodes: +16 % et 9 % respectivement.

La comparaison des teneurs moyennes des traitements nématodes à celle du témoin (Tableau 24) indique une différence significative de la teneur en azote des racines au 12^{ème} jour après le semis: -13 % par rapport au témoin sans nématodes.

Tableau 24 : Teneur et quantité d'azote du maïs (parties aériennes et racinaires, plante entière) pour les traitements nématodes aux différentes dates. Pour chaque partie, les valeurs qui portent le même lettre majuscule sur la même ligne ou la même lettre minuscule sur la même colonne ne sont significativement différentes ($p < 0,05$; $n=6$)

	Parties aériennes			Parties racinaires			Plante entière		
	12j	26j	47j	12j	26j	47j	12j	26j	47j
Teneur en azote (mg g^{-1} ms)									
Témoin	29,4	10	5,3 a	14,3	5,3	4,3	23,2	8	5,0 a
<i>Z. punctata</i>	30,3	10,3	5,1 a	12,9	5,3	4,4	23,6	7,9	4,7 a
<i>C. pseudoparvus</i>	30,5	10	5,4 ab	12,1	5,7	4,6	23,6	8,3	5,1 ab
<i>A. nanus</i> 1	29,4	10,8	6,2 b	13	5,9	4,5	22,7	8,7	5,4 b
<i>A. nanus</i> 2	32,2	9,4	5,1 a	12,7	6	4,1	24,6	8,1	4,7 a
	30,3C	10,2B	5,4A	12,9C	5,7B	4,4A	23,5C	8,2B	5,0A
Quantité d'azote (mg plante^{-1})									
Témoin	2,66	2,41	1,74 a	0,89	0,96	0,75	3,55	3,37	2,49 a
<i>Z. punctata</i>	2,68	2,42	1,76 a	0,72	1,1	1,06	3,39	3,52	2,82 ab
<i>C. pseudoparvus</i>	2,65	2,5	2,31 bc	0,63	0,98	0,97	3,28	3,48	3,28 b
<i>A. nanus</i> 1	2,44	2,32	2,43 c	0,76	1	0,76	3,2	3,33	3,22 b
<i>A. nanus</i> 2	2,67	2,47	1,82 ab	0,67	1,01	0,99	3,35	3,48	2,82 ab
	2,62B	2,42B	2,03A	0,73A	1,01B	0,91B	3,35B	3,43B	2,92A

Tableau 25: Teneur et quantité de phosphore dans la plante en fonction du traitement nématode. Les nombres suivis d'une même lettre pour chaque colonne, sont significativement différents ($p < 0,05$)

	Teneur (P) (mg g^{-1} ms)	Quantité (P) (mg plant^{-1})
Témoin	1,04 a	0,35 a
<i>Z.punctata</i>	1,13 ab	0,40 ab
<i>C.pseudoparvus</i>	1,28 b	0,54 c
<i>A.nanus</i> 1	1,15 ab	0,45 b
<i>A.nanus</i> 2	1,25 b	0,44 b

P: phosphore; ms: matière sèche

Comme la teneur en azote, la quantité d'azote incorporé dans la plante est influencée par la présence des nématodes 47 jours après le semis (Tableau 24). La quantité d'azote est plus importante en présence des nématodes à cette date, avec en moyenne un surplus de 22 % par rapport témoin sans nématodes. Mais ce sont les espèces *C. pseudoparvus* et *A. nanus* 1 qui ont les effets les plus importants, puisque les quantités d'azote de la plante entière et des parties aériennes augmentent respectivement de 32 % et 33 % en présence *C. pseudoparvus* et de 29 % et 40 % en présence de *A. nanus* 1.

La quantité d'azote dans la plante entière obtenue est significativement plus élevée de +16,8 % dans les traitements nématodes (considérés conjointement) que dans le témoin sans nématodes (Tableau 26).

5.4.3. Teneur et quantité de phosphore en fin d'expérience

Les teneurs en phosphore mesurées en présence des nématodes (en moyenne 1,20 mg g⁻¹ matière sèche) sont plus élevées que celle du témoin (1,04 mg g⁻¹ matière sèche) (Tableau 25). Mais cette différence n'est significative qu'avec *C. pseudoparvus* (+23 %) et *A. nanus* 2 (+20 %).

Comme les teneurs, les quantités de phosphore sont plus élevées en présence de nématodes (0,459 mg g⁻¹ en moyenne) par rapport au témoin (Tableau 25). Une plus forte incorporation de P dans la plante de 57 %, 32 %, et 28 % est obtenue respectivement en présence de *C. pseudoparvus*, *A. nanus* 1 et 2.

Dans les traitements inoculés, les teneurs et les quantités de phosphore les plus élevées sont mesurées en présence de *C. pseudoparvus*, et les plus faibles avec *Z. punctata*.

Tableau 26: Comparaison des biomasses végétales des teneurs et des quantités d'azote du maïs entre le traitement sans nématode (témoin) et les traitements nématodes réunis (N+) au différentes dates. P<0,05 indique une différence significative entre les 2 traitements (test de Fisher PLSD).

	12j ap. semis				26j ap. semis				47j ap. semis			
	Témoin	N+	%	p	Témoin	N+	%	p	Témoin	N+	%	p
Biomasse aérienne fraîche (g plant ⁻¹)	0,70	0,83	19,1	<0,10	1,57	1,65	4,5		1,51	1,75	15,7	
Biomasse racinaire fraîche (g plant ⁻¹)	0,62	0,55	-12,1		1,43	1,48	3,0		1,39	1,60	14,6	
Biomasse totale fraîche (g plant ⁻¹)	1,32	1,38	4,5		3,01	3,07	2,0		2,91	3,34	15,1	<0,05
Biomasse aérienne sèche (g plant ⁻¹)	0,075	0,080	6,4		0,241	0,238	-1,2		0,329	0,375	14,0	
Biomasse racinaire sèche (g plant ⁻¹)	0,06	0,04	-19,3		0,18	0,18	0,4		0,18	0,21	16,3	
Biomasse totale sèche (g plant ⁻¹)	0,13	0,12	-4,5		0,42	0,42	-0,5		0,51	0,59	14,8	<0,10
Teneur en N parties aériennes (mg g ⁻¹ ms)	29,4	30,6	4,1		10,00	10,30	3,0		5,30	5,40	1,9	
Teneur en N parties racinaires (mg g ⁻¹ ms)	14,3	12,6	-11,9	<0,10	5,30	5,80	9,4		4,30	4,40	2,3	
Teneur en N plante entière (mg g ⁻¹ ms)	23,2	23,6	1,7		8,00	8,30	3,8		5,00	5,10	2,0	
Quantité de N parties aériennes (g plant ⁻¹)	2,66	2,62	-1,5		2,41	2,41	0,0		1,74	2,09	20,1	
Quantité de N parties racinaires (g plant ⁻¹)	0,89	0,69	-22,5		0,96	1,02	6,3		0,75	0,91	21,3	
Quantité de N plante entière (g plant ⁻¹)	3,55	3,31	-6,8		3,37	3,45	2,4		2,49	2,99	20,1	<0,05

ms: matière sèche

Tableau 27: Comparaison des densités de nématodes Cephalobidae en présence ou non de différentes plantes et par rapport à la densité inoculée . Les nombres suivis d'un astérix indique une différence significative entre le témoin et le traitement inoculé (Test de Fisher PLSD, $p \leq 0,05$).

	% de différence de la densité totale des nématodes en présence de plante par rapport à la	
	Densité finale témoin sans plante	densité initiale
Témoin	-	0,5
maïs	530 ***	525 ***
aubergine	208 ***	-13,8
<i>Ac seyal</i>	27	-0,9
<i>Ac. holosericea</i>		267 ***

Tableau 28: Différence (%) entre la densité finale des nématodes en présence des champignons mycorhiziens et le témoin dans les 3 expériences ou des champignons mycorhiziens ont été inoculés. Les nombres suivis d'un astérix indique une différence significative entre témoin et traitement inoculé ($p \leq 0,05$).

	Expérience 1	Expérience 2		Expérience 3		
	effet G.a. (%)	effet G.a. (%)	effet G.i. (%)	effet G.i.+G.a. (%)	effet G.i. (%)	effet P sp. (%)
<i>Z.punctata</i>	-20 (a)	-3	-15	-37	-70 **	+70 ***
<i>C. pseudoparvus</i>	-35				-74 ***	+32 **
<i>A.nanus 1</i>	-32					
<i>A.nanus 2</i>	-13					
Moyenne	-23*			-37	-72***	+51**

G.a.: *Glomus aggregatum*; G.i.: *Glomus intraradices*; P. sp: *Pisolithus sp*

*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; *** $P \leq 0,001$

(a) Calculée selon: ((taux de mycorhize du traitement - taux mycorhize du témoin)/ taux mycorhize du témoin) x

6. RESULTATS TRANSVERSAUX

6.1. Effets de la présence de plantes et de champignons mycorhiziens dans le sol sur la multiplication des nématodes

Effet des plantes

La densité des nématodes Cephalobidae (toutes espèces confondues) mesurée sous le maïs est significativement plus élevée que dans le sol nu : une augmentation de +530 % est obtenue en moyenne dans les expériences 1 et 4 (Tableau 27).

De même, les densités de nématodes mesurées sous l'aubergine et sous l'*Acacia seyal* sont plus élevées que dans le sol nu de 208 % et 27 % respectivement (expérience 1), mais elles sont plus faibles que la densité initiale en raison sans doute d'une forte mortalité post-inoculation. L'expérience 5 confirme la faible qualité de l'aubergine pour la multiplication des Cephalobidae dans sa rhizosphère, la densité finale de nématodes avec l'aubergine ne représente que 7 % de la densité finale obtenue sous le maïs. Les Cephalobidae utilisés se développent très bien en présence d'*Acacia holosericea* puisque les densités finales de nématodes sont, respectivement supérieures de 267 % aux densités initiales (Tableau 27).

Effet des champignons mycorhiziens

La densité des nématodes est significativement plus faible en présence des champignons endomycorhiziens *Glomus aggregatum* et *Glomus intraradices* que dans le témoin non inoculé (Tableau 28). L'effet négatif sur la multiplication des nématodes est plus important avec *Glomus intraradices* qu'avec *Glomus aggregatum*: -15 % (expérience 2) et -72 % (expérience 3) contre -23 % (expérience 1) et -3 % (expérience 2). Ces 2 champignons inoculés ensemble entraînent une plus forte diminution de la densité de *Z. punctata* (-37 %) que lorsqu'ils sont inoculés isolément (expérience 2).

A l'inverse des champignons endomycorhiziens, le champignon ectomycorhizien *Pisolithus sp* a un effet positif sur la multiplication des nématodes testés (expérience 3). Les densités de *Z. punctata* et de *C. pseudoparvus* sont significativement plus élevées que le témoin de 70 % et 32% respectivement en sa présence.

Tableau 29a: Différence (%) de densités bactériennes, de biomasse microbienne et des phosphatases alcalines entre les traitements nématodes et le témoin sans nématode en fin d'expérience. Les nombres suivis d'un astérisque indique une différence significative entre le témoin et le traitement inoculé ($p \leq 0,05$).

		% de différence des traitements nématodes par rapport au témoin		
		Densité de bactéries (CFU)	Biomasse microbienne	Phosphatases alcalines
Expérience 1 (74j ap semis)				
	<i>Z.punctata</i>	-10 (a)	-5	20
	<i>C.pseudoparvus</i>	-10	-13	25 *
	<i>A.nanus 1</i>	1	-11	51 ***
	<i>A.nanus 2</i>	-2	-7	22 *
	Moyenne	-5	-9	29 ***
Expérience 2 (90j ap semis)				
	<i>Z.punctata</i>		-15	-18
Expérience 3 (114j ap semis)				
	<i>Z.punctata</i>	4	25	
	<i>C.pseudoparvus</i>	-20	20	
	Moyenne	-8	22	
Expérience 4 (52j ap semis)				
	<i>Z.punctata</i>	-32 **	-2	3
Expérience 5 (47j ap semis)				
	<i>Z.punctata</i>	-19	-13	-7
	<i>C.pseudoparvus</i>	-22	-6	-1
	<i>A.nanus 1</i>	-13	-15	3
	<i>A.nanus 2</i>	-48 ***	-38	27
	Moyenne	-26 *	-18	5

(a) Donnée Calculée selon:

$((\text{densité de nématode du traitement} - \text{densité nématodes du témoin}) / \text{densité nématode du témoin}) \times 100$.

Tableau 29b: Densités bactériennes, biomasse microbienne et phosphatases alcalines (exprimées % par rapport à la valeur moyenne du témoin) dans les différents traitements nématodes en fin d'expérience. Les valeurs qui portent les mêmes lettres sur la même colonne ne sont pas significativement différentes ($p \leq 0,05$).

		% par rapport à la moyenne du témoin			
Traitement nématodes	Expérience	Densité de bactéries	Biomasse microbienne	Phosphatase alcaline	(Nd)
Témoin		100 (x)	100	100 a	(50-120)
<i>Z.punctata</i>	Exp(1+2+3+4+5)	91	105	99 a	(50-145)
<i>C.pseudoparvus</i>	Exp(1+3+5)	84	100	117 ab	(30-115)
<i>A.nanus 1</i>	Exp(1+5)	97	89	137 b	(25-70)
<i>A.nanus 2</i>	Exp(1+5)	82	89	123 b	(25-70)

N0		100	100	100	(50-120)
N+		89	96	119	(140-400)
		n.s.	n.s.	s	

(x): donnée calculée selon: $(\text{densité bactérienne du traitement avec nématode} / \text{densité bactérienne moyenne du témoin sans nématode}) \times 100$.

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

n.s. indique une différence non significative et s une différence significative entre N0 (témoin non inoculé) et N+(traitements inoculés avec des nématodes).

(Nd): nombre de données pour chaque traitement nématode.

6.2. Effet des nématodes sur le compartiment microbien

La densité de bactéries cultivables et la biomasse microbienne sont modifiées en présence des nématodes. Elles sont plus faibles respectivement de 5 à 26 % et de 2 à 18 % par rapport à celles du témoin non inoculé dans les différentes expériences en présence ou en l'absence de plante, sauf dans l'expérience 3 (Tableau 29a). Les diminutions de densités de bactéries les plus importantes sont obtenues avec *Z. punctata* et *A. nanus 2* respectivement dans les expériences 4 et 5 (expériences réalisées dans de petits tubes avec un sol non stérilisé). Les densités de bactéries cultivables sont significativement plus faibles par ces traitements respectivement de 32 % et de 48 % par comparaison au témoin.

Contrairement à la densité de bactéries et à la biomasse microbienne, l'activité phosphatase alcaline est plus élevée en présence de certains nématodes (expérience 1, 4 et 5). Une augmentation significative de 29 % a été obtenue au cours de l'expérience 1. Pour les autres expériences, les différences obtenues ne sont pas significatives, mais l'activité phosphatase diminue cependant en présence de *Z. punctata* de -18 % et -7 % respectivement dans les expériences 2 et 5.

Sur l'ensemble des expériences (Tableau 29b), la densité de bactéries est plus faible quelle que soit l'espèce de nématodes, une diminution de 11 % est obtenue en présence des nématodes (tous les types confondus: N+) par rapport au témoin (N0). La biomasse microbienne est aussi plus faible, mais seulement en présence des espèces *A. nanus 1* et 2: -11 % par rapport au témoin. Les différences mesurées sur la densité de bactéries et la biomasse microbienne ne sont pas significatives au seuil de 5 %.

Mais à l'inverse, l'activité phosphatase mesurée en présence des nématodes est plus élevée que celle du témoin sauf avec *Z. punctata*. Cette augmentation est significative avec les types *A. nanus 1* et 2, mais aussi pour tous les types de nématodes confondus.

6.3. Effet des nématodes sur la teneur en azote minéral du sol

Les teneurs finales d'azote minéral total dans le sol nu, essentiellement représenté par la forme NO_3^- (97 % de l'azote minéral total), sont plus élevées de 75 % et 31 % en présence respectivement de *A. nanus 2* et *C. pseudoparvus* que celle du témoin non inoculé 74 jours après semis dans l'expérience 1 (Tableau 30a). *A. nanus 1* et *Z. punctata* ne montrent pas les mêmes effets dans cette expérience. Elles sont également plus élevées de 62 % dans l'expérience 4 en présence de *Z. punctata* (52 jours après semis). Dans l'expérience 1, les teneurs en azote minéral NO_3^- mesurées en présence de *A. nanus 1* et de *Z. punctata* sont plus faibles (non significatives) que celles du témoin.

Tableau 30a: Différence (%) des teneurs finales en azote minéral entre les traitements nématodes et le témoin sans nématodes en présence ou non de plante. Les valeurs suivies d'un astérisque indiquent une différence significative entre le témoin et le traitement inoculé (Test de Fisher PLSD, $p \leq 0,05$).

	% de différence des teneurs en azote entre les traitements nématodes et le témoin					
	Sol nu			sol avec plante		
	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	N total	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	N total
Expérience 1 (74j ap. semis)						
<i>Z.punctata</i>	0,3	-9,7	-9,7	5,8	-28,3 *	-19,8
<i>C.pseudoparvus</i>	51,8	30,1	31,1	1,5	-23,2	-16,5
<i>A. nanus</i> 1	49,4	-8,1	-1,3	-3,4	-22,7	-17,2
<i>A. nanus</i> 2	154 **	71,4 **	75,2 **	8,8	-25,6	-17,2
moyenne nt des	64	21	24	3	-25 *	-18 *
Expérience 2 (90j ap. semis)						
<i>Z.punctata</i>				7,8	-18,5	-3,2
Expérience 3 (114j ap. semis)						
<i>Z.punctata</i>				-20,3 *	-11,7	-17
<i>C.pseudoparvus</i>				-28 **	-8,1	-20,5
moyenne nt des				-24 **	-10	-19 *
Expérience 4 (52j ap. semis)						
<i>Z.punctata</i>	-49	64,3	61,5	-9,4	-65,4	-52,8
Expérience 5 (47j ap. semis)						
<i>Z.punctata</i>				-5,9	31,4	-1,6
<i>C.pseudoparvus</i>				-17,7	-6,8	-16,6
<i>A. nanus</i> 1				-17,1	-19,6	-17,9
<i>A. nanus</i> 2				-22,3	27,3	-16,1
moyenne nt des				-16	8	-13

Tableau 30b: Teneur en azote minéral (exprimée % par rapport à la valeur moyenne du témoin) dans les différents traitements nématodes en fin d'expérience. Les valeurs qui portent les mêmes lettres sur la même colonne ne sont pas significativement différentes ($p \leq 0,05$).

Traitements nématodes	Expériences totales	Sol nu				Sol avec plante			
		NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	N min. total	(Nd)	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	N min. total	(Nd)
Témoin	Exp(1,2,3,4,5)	(x)100 a	100 a	100 a	(10)	100	100	100 b	(120)
<i>Z. punctata</i>	Exp(1,2,3,4,5)	87 a	109 a	111 a	(12)	95	82	84 ab	(140)
<i>C. pseudoparvus</i>	Exp(1,3,5)	152 a	130 ab	131 ab	(9)	87	93	86 ab	(114)
<i>A. nanus</i> 1	Exp(1,5)	149 a	92 a	99 a	(9)	95	76	81 a	(62)
<i>A. nanus</i> 2	Exp(1,5)	254 b	171 b	175 b	(9)	105	80	82 ab	(62)
		**	*	*				*	
N0		100	100	100	(10)	100	100	100	(120)
N+		186	126	129	(39)	96	83	83	(498)
		n.s.	n.s.	n.s.		n.s.	s	s	

(x): donnée calculée selon: (teneur en azote du traitement avec nématode/teneur moyenne du témoin sans nématode) x100.

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

n.s. indique une différence non significative et s une différence significative entre N0 (témoin non inoculé) et N+(traitements inoculés avec des nématodes).

(Nd): nombre de données pour chaque traitement nématode.

Par contre la teneur en NH_4^+ (3 % de l'azote minéral total) est plus importante en présence des nématodes, sauf avec *Z. punctata* (expérience 4). Mais les augmentations obtenues ne sont significatives qu'avec l'espèce *A. nanus 2*: +154 % par rapport au témoin non inoculé.

Dans le sol nu, les teneurs moyennes en NH_4^+ , NO_3^- , et N minéral total sur l'ensemble des expériences à la date finale sont plus élevées en présence des nématodes: +86%, 26% et 29% par rapport au témoin (Tableau 30b). Mais c'est la population d'*A. nanus 2* qui permet une plus forte minéralisation de l'azote comparativement aux autres espèces.

En présence d'une plante en croissance, les teneurs en azote minéral (NH_4^+ , NO_3^- et N total) sur l'ensemble des expériences à la date finale sont plus faibles en présence des nématodes (Tableau 30a). Une baisse de la teneur en N minéral total de 18, 3, 19, 53 et 13 % est mesurées dans les expériences 1, 2, 3, 4 et 5 en présence des nématodes (tous les types confondus). Cette baisse est significative au seuil de 5 % dans les expériences 1 et 3.

La diminution de la teneur en azote minéral du sol (NO_3^- et N minéral total) en présence de nématodes lorsqu'une plante est présente, se confirme lorsqu'on compare les teneurs moyennes d'azote des traitements inoculés et non inoculé de nématode N+/ N0: -17% (Tableau 30b).

6.4. Effet des nématodes sur la biomasse végétale produite

Sur l'ensemble des expériences, un effet positif de l'activité des nématodes a été mesuré sur la biomasse végétale sèche du maïs (+5 %) et de l'*Acacia seyal* (+19 %) et un effet négatif sur celle de l'aubergine (-8 %) et de l'*Acacia holosericea* (-5 %) (Tableau 31b). Les augmentations de production de biomasse obtenues pour le maïs (4,9 % à 18,8 %), et les déficits pour l'*Acacia holosericea* (-4,5 % et -5,3 %) ne sont pas significatifs au seuil de 5 % sur les biomasses sèches quel que soit l'expérience et le nématode testé; les différences sont cependant significatives sur les biomasses fraîches. Le nombre de répétitions réalisées, compris entre 5 et 9, apparaît comme faible compte tenu de la grande variabilité de croissance végétale des différentes plantes utilisées et des durées limitées de l'expérience. Par contre sur *Acacia seyal*, des différences significatives sont obtenues en présence de *C. pseudoparvus* (+22,1 %) et de *A. nanus 2* (+31,0 %) (Tableau 31a).

L'effet négatif sur la biomasse végétale de l'aubergine est significatif dans l'expérience 5 avec les espèces *Z. punctata* et *A. nanus 2*.

Tableau 31a: Différence (%) de biomasses végétales des différentes plantes en présence ou non de nématodes. Les nombres suivis d'un astérisx montrent une différence significative par rapport au témoin sans nématodes (Test de Fisher PLSD, $p \leq 0,05$).

% de différence de la biomasse végétale sèche totale entre les traitements nématodes et le témoin				
Nématodes	Maïs	Aubergine	<i>Acacia seyal</i>	<i>A.holosericca</i>
Expérience 1 (74j ap.semis)				
<i>Z. punctata</i>	8,2	-11,7	11,8	
<i>C.pseudoparvus</i>	6,3	-17,8	18,1 *	
<i>A. nanus 1</i>	4,9	-1,2	10,7	
<i>A. nanus 2</i>	-7,6	1,8	31,0 **	
moyenne	3	-7,2	17,9 *	
Expérience 2 (90j ap.semis)				
<i>Z. punctata</i>	-10			
Expérience 3 (114j ap.semis)				
<i>Z. punctata</i>				-5,3
<i>C.pseudoparvus</i>				-4,5
moyenne				-5
Expérience 4 (51j ap.semis)				
<i>Z. punctata</i>	7,1			
Expérience 5 (47j ap.semis)				
<i>Z. punctata</i>	14,5	-17,6 **		
<i>C.pseudoparvus</i>	18,8	-7,2		
<i>A. nanus 1</i>	11,4	-9,2		
<i>A. nanus 2</i>	14,6	-17,5 **		
Moyenne	14,8	-13 **		

Tableau 31b: Biomasses végétales des différentes plantes (exprimées % par rapport à la valeur moyenne du témoin) dans les différents traitements nématodes en fin d'expérience. Les valeurs qui portent les mêmes lettres sur la même colonne ne sont pas significativement différentes ($p \leq 0,05$).

Traitements nématodes	Maïs	Aubergine	<i>Acacia seyal</i>	<i>A.holosericca</i>
Témoin	100 (x)	100	100 a	100
<i>Z. punctata</i>	102	87	111 ab	95
<i>C.pseudoparvus</i>	110	87	122 bc	95
<i>A. nanus 1</i>	107	99	110 ab	
<i>A. nanus 2</i>	99	94	131 c	
			*	
NO	100	100	100	100
N+	105	92	119	95
	n.s.	n.s.	s	n.s.

(x): donnée calculée selon: (biomasse du traitement avec nématode/biomasse moyenne du témoin sans nématode) x100.

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$

n.s. indique une différence non significative et s une différence significative entre NO (témoin non inoculé) et N+(traitements inoculés avec des nématodes).

Nd: données traitées pour chaque traitement nématodes.

Tableau 32a: Différence (%) entre les traitements nématodes et le témoin des quantités d'azote chez le maïs et l'aubergine. Les nombres suivis d'un astérix indique une différence significative entre le témoin et le traitement inoculé (Test de Fisher PLSD, $p \leq 0,05$)

	% de différence entre les traitements nématodes et le témoin			
	Maïs		Aubergine	
	Teneur (N)	Quantité (N)	Teneur (N)	Quantité (N)
Expérience 1 (74j ap. semis)				
<i>Z.punctata</i>	-12,5	-0,81		
<i>C.pseudoparvus</i>	-15,3	-5,98		
<i>A. nanus 1</i>	-5,11	0,4		
<i>A. nanus 2</i>	4,9	-4,65		
Moyenne	-7	-2,8		
Expérience 4 (51j ap. semis)				
<i>Z. punctata</i>	2,66	11,09		
Expérience 5 (47j ap. semis)				
<i>Z.punctata</i>	-5,4	13,3	7,3	-8,3
<i>C.pseudoparvus</i>	3,6	31,9 *	-0,02	-7,1
<i>A. nanus 1</i>	8,9 *	29,3 *	5	-4,3
<i>A. nanus 2</i>	-5,9	13,2	2,6	-15,4 *
Moyenne	0,3	21,9*	3,7	-8,8

Tableau 32b: Teneur et quantité d'azote du maïs et de l'aubergine (exprimées % par rapport à la valeur moyenne du témoin) dans les différents traitements nématodes en fin d'expérience.

	Maïs		Aubergine	
	Teneur (N)	Quantité (N)	Teneur (N)	Quantité (N)
Témoin	100 (x)	100	100	100
<i>Z. punctata</i>	92	104	107	92
<i>C.pseudoparvus</i>	92	103	100	93
<i>A. nanus 1</i>	99	108	105	96
<i>A. nanus 2</i>	102	100	103	85
N0	100	100	100	100
N+	96	104,2	104	91

(x): donnée calculée selon: (teneur ou quantité du traitement avec nématode/teneur ou quantité moyenne du témoin sans nématode) x 100.

* $P < 0,05$

6.5. Effet des nématodes sur la teneur N et la quantité d'azote incorporée dans les plantes

La teneur en azote des plantes est peu influencée par l'activité des nématodes (Tableau 32a): la seule différence significative est mesurée en présence de *A. nanus* 1 sur le maïs (+8,9 % par rapport à la teneur en azote du témoin non inoculé); (expérience 5).

La quantité d'azote incorporée dans le maïs est plus importante par rapport au témoin non inoculé de 22 % en moyenne en présence des nématodes (tous les types confondus) dans l'expérience 5 (Tableau 32a) et de 11 % dans l'expérience 4 (*Z. punctata*). Cette augmentation n'est cependant significative qu'avec *C. pseudoparvus* (+31,9 %) et *A. nanus* 1 (+29,3 %) dans l'expérience 5. Les quantités d'azote incorporées dans le maïs sont plus faibles dans l'expérience 1 en présence des nématodes (-3 %). Cependant, ces différences par rapport au témoin sans nématodes ne sont pas significatives au seuil de 5 %.

Les quantités d'azote incorporées dans l'aubergine sont plus faibles en présence des nématodes: -9 % en moyenne (Tableau 32b). Mais la différence n'est significative qu'avec *A. nanus* 2: -15,4 % par rapport au témoin non inoculé.

6.6. Bilan d'azote dans le système sol / plante pour les différentes expériences

Dans les expériences 1 et 4, les quantités totales d'azote de la plante (en moyenne 12,3 mg plante⁻¹ et 9,54 mg plante⁻¹ respectivement) sont supérieures aux quantités d'azote minéral mesurées en début des expériences dans le sol (8,77 mg pot⁻¹ et 5,04 mg pot⁻¹) quel que soit le traitement (Tableau 33). La quantité d'azote minéral présent n'a donc pas été la seule source utilisée pour assurer la croissance de la plante, il y a eu une minéralisation du pool organique. La quantité d'azote provenant de la minéralisation est en moyenne de 4,30 mg pour l'expérience 1 et de 4,60 mg pour l'expérience 4 soit respectivement 35 et 48 % de l'azote de la plante.

La minéralisation est moins importante en présence de nématodes au cours de l'expérience 1 (expérience réalisée avec de grandes quantités de sol stérilisé): -8 % en moyenne par rapport au témoin non inoculé. Par contre elle est plus importante en présence de *Z. punctata* au cours de l'expérience 4 (expérience réalisée avec de petites quantités de sol non stérilisé), une augmentation de 20,9 % sur la minéralisation sont obtenus par rapport au témoin non inoculé. Ces différences ne sont cependant pas significatives au seuil de 5 %.

Dans l'expérience 5, la quantité d'azote des plantes (2,98 mg plant⁻¹) et d'azote minéral résiduel dans le sol (0,42 mg pot⁻¹) sommées, sont plus faibles que la quantité initiale d'azote minéral du sol (4,87 mg pot⁻¹). (Tableau 33). Donc contrairement aux expériences 1 et 4, il a

un déficit, qui traduit une immobilisation d'une partie de l'azote minéral par les microorganismes du sol. On peut estimer la quantité brute immobilisée à 1,47 mg pot⁻¹ en moyenne, ce qui représente 30,2 % de l'azote minéral initial. L'immobilisation de l'azote mesurée dans cette expérience (expériences réalisées avec de petites quantités de sol non stérilisé), est moins élevée en présence des nématodes. Les quantités d'azote immobilisées sont plus faibles que celle du témoin non inoculé en présence de *Z. punctata* (-14,7 %) de *C. pseudoparvus* (-43,0 %), de *A. nanus 1* (-41,8 %) et de *A. nanus 2* (-20,0 %). Ces différences avec le témoin non inoculé sont significatives au seuil de 5 % avec les espèces *C. pseudoparvus* et *A. nanus 1*.

Tableau 33: Bilan des flux bruts d'azote dans les différentes expériences en présence ou non de nématodes. Les valeurs qui portent les mêmes sur une même colonne pour chaque expérience ne sont pas significativement différentes (P<0,05).

	Q(N) minéral sol		Q(N) plante	Q(N) plante provenant		Δ	différence entre témoin et inoculé avec ndes (%)
	initiale	finale	finale	sol	minéralisation (Δ)		
	(mg pot ⁻¹)		(mg plante ⁻¹)	(mg pot ⁻¹)			
Expérience 1 (74j ap semis)							
Témoin	8,77	0,83	12,54	7,94	4,60 a	>0	
<i>Z.punctata</i>	8,77	0,85	12,48	7,92	4,56 a	>0	-0,9
<i>C.pseudoparvus</i>	8,77	0,73	11,83	8,04	3,79 a	>0	-17,6
<i>A. nanus 1</i>	8,77	0,71	12,64	8,06	4,58 a	>0	-0,6
<i>A. nanus 2</i>	8,77	0,77	12,00	8,00	4,00 a	>0	-13,1
Expérience 4 (51j ap semis)							
Témoin	5,04	0,14	9,5	4,90	4,58 a	>0	
<i>Z. punctata</i>	5,04	0,06	10,510	4,98	5,53 a	>0	20,9
Expérience 5 (47j ap semis)							
Témoin	4,87	0,45	2,49	4,42	-1,93 a	<0	
<i>Z.punctata</i>	4,87	0,49	2,73	4,38	-1,65 ab	<0	-14,7
<i>C.pseudoparvus</i>	4,87	0,37	3,40	4,50	-1,10 b	<0	-43,0
<i>A. nanus 1</i>	4,87	0,36	3,39	4,51	-1,12 b	<0	-41,8
<i>A. nanus 2</i>	4,87	0,43	2,90	4,44	-1,54 ab	<0	-20,0

CHAPITRE IV: DISCUSSION

Les microorganismes du sol sont au centre de différents processus, tels que la décomposition de la matière organique, le cycle des nutriments, les flux d'énergie (Swift *et al.*, 1979; De Ruyter *et al.*, 1993). Les nématodes, qui sont leurs principaux prédateurs, constituent également un des déterminants de ces processus (Freckman, 1988; Yeates *et al.*, 1993b). Beaucoup d'études ont été menées dans les sols tempérés pour déterminer la contribution des nématodes bactérivores dans ces processus. Cette contribution varie d'un type d'écosystème à un autre, et d'un microsite à un autre (Ingham *et al.*, 1985). Leur impact dans les sols soudano-sahéliens a constitué l'objectif général de ce travail. Ce qui est, à notre connaissance, la première étude du genre dans cette zone où l'essentiel des études a porté sur les nématodes phytophages. Les résultats obtenus nous permettront de répondre aux hypothèses qui ont été formulées dans l'introduction, et d'une manière générale de discuter de l'intérêt des nématodes Cephalodidae dans la fertilité des sols soudano-sahéliens.

1. RELATION DENSITE DE NEMATODES / PRESENCE DES PLANTES

L'activité des espèces testées (*Zeldia punctata*, *Cephalobus pseudoparvus*, *Acrobeloides nanus*) dans cette étude n'est pas indépendante des autres organismes du sol. Leur densité est 6 fois plus élevée sous le maïs que dans le sol sans plante (Tableau 27). Elle est également plus élevée sous l'aubergine et l'*Acacia seyal*, mais dans une moindre mesure.

De nombreuses études ont souligné l'effet positif de la présence de plante sur la multiplication des nématodes bactérivores. Par exemple, les résultats obtenus par Ingham *et al.* (1985) montrent une forte multiplication de l'espèce *Pelodera sp* dans la rhizosphère de *Bouteloua gracilis* par rapport au sol non rhizosphérique. Ronn *et al.* (1996) trouvent une augmentation du nombre de nématodes bactérivores dans les agrégats de sol adhérant aux racines comparativement à la densité observée dans d'autres fractions éloignées de la rhizosphère.

Les nématodes Cephalobidae sont considérés comme des organismes rhizosphériques (Griffiths *et al.*, 1992; Griffiths et Caul, 1993). L'influence des plantes n'est qu'indirecte, dans la mesure où les nématodes utilisés se nourrissent essentiellement de bactéries. Cet effet est probablement lié à l'impact des plantes sur la communauté bactérienne du sol (Krafczyk *et al.*, 1984; Kuzyakov, 2002).

La rhizosphère du maïs est une zone où la croissance bactérienne est très élevée (Qian *et al.*, 1997). La forte densité des nématodes sous cette plante par rapport aux autres plantes, est à relier à une forte abondance des microorganismes dans sa rhizosphère. Dans notre étude, les densités de bactéries obtenues sous le maïs sont plus élevées que dans le sol sans plante, ce

qui correspond à de fortes densités des différents nématodes sous cette plante. Cette différence dans l'effet des plantes sur la multiplication des nématodes par l'intermédiaire d'un effet sur les populations microbiennes est à relier à la différence de quantité d'exsudats racinaires produits par les plantes. Les sols utilisés sont très pauvres en éléments organiques. Une grande part des substrats pour les microorganismes proviennent donc des exsudats et des sécrétions racinaires des plantes. Une corrélation positive existe entre la biomasse racinaire des plantes et la quantité de carbone exsudé (Fu et Chen 2002). Dans nos expériences, les biomasses racinaires de l'aubergine et d'*Acacia seyal* sont très faibles comparées aux biomasses racinaires du maïs ou d'*Acacia holosericea*. Par conséquent, on peut supposer que les premières libèrent une faible quantité d'exsudats contrairement aux autres. Cette faible quantité de ressources limite le développement des populations bactériennes (Kuzyakov, 2002) et de leurs prédateurs.

2. INTERACTIONS NEMATODES / CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS: EFFET SUR LA SYMBIOSE MYCORHIZIENNE.

Les relations entre les champignons nématophages et les nématodes ont été bien étudiées par plusieurs auteurs (Jasson, 1982; Van der Boogert, 1994). C'est le cas également des champignons mycorhiziens et des nématodes phytoparasites (Umesh *et al.*, 1988; Francl, 1993; Pinochet *et al.*, 1993; 1995a; 1995b; 1996; Lopez *et al.*, 1997;). Ces différentes études mettent en évidence l'effet inhibiteur des champignons étudiés sur le développement des nématodes. Mais très peu de recherches ont été réalisées pour déterminer les relations entre les champignons mycorhiziens et les nématodes bactérivores. Ces 2 types d'organismes sont tous des organismes rhizosphériques, et leurs interactions peuvent avoir une importance capitale pour les plantes cultivées.

Dans notre étude, la densité des nématodes est significativement plus faible en présence des champignons endomycorhiziens *Glomus aggregatum* et *Glomus intraradices* par rapport au témoin sans champignon (Tableau 28). A l'inverse, la densité de nématode est plus élevée lorsque le champignon ectomycorhizien *Pisolithus sp* est inoculé. L'effet du champignon ectomycorhizien est en accord avec les résultats des expériences de Hanel (1998) où le genre *Acrobeloides* présente des densités plus élevées dans le sol où un champignon ectomycorhizien est présent comparativement au sol témoin et au sol des racines non mycorhizées.

Les formations endomycorhiziennes peuvent affecter la population microbienne rhizosphérique directement ou indirectement à travers les exsudats racinaires (composition et quantité) ou les exsudats fongiques (Meyer et Linderman, 1986; Kothary *et al.*, 1990; Vasquez *et al.*, 2000; Medina *et al.*, 2003). Vasquez *et al.* (2000) montrent que la densité totale des bactéries cultivables diminue dans la rhizosphère du maïs en présence des champignons endomycorhiziens *G. deserticola* et *G. mosseae*. Cette diminution est confirmée par les observations de Paulitz et Linderman (1989) qui montrent que la densité de *Pseudomonas putida* est 1,5 à 7 fois plus faibles en présence de *Glomus intraradices*, comparée à celle mesurée dans le sol non inoculé.

Ces résultats tendent à montrer que la diminution de la densité des nématodes bactérivores peut être une conséquence de l'effet inhibiteur des champignons endomycorhiziens sur la population bactérienne. Ce qui se vérifie dans les résultats de l'expérience 3, où la densité bactérienne est significativement plus faible en présence du champignon endomycorhizien *Glomus intraradices*.

L'influence de la présence des nématodes sur les champignons mycorhiziens se traduit par une meilleure infestation mycorhizienne des plantes (expériences 1 et 3), illustrée par des taux de mycorhization plus élevés en présence des nématodes. Donc, contrairement aux effets néfastes des nématodes fongivores et phytoparasites sur l'établissement de la symbiose mycorhizienne (Camprubi *et al.*, 1993; Calvet *et al.*, 1995; Bakhtiar *et al.*, 2001), les nématodes bactérivores ont un impact positif sur la symbiose mycorhizienne. Cependant le mécanisme par lequel l'activité nématologique stimule la symbiose mycorhizienne reste à être élucidé.

Ces résultats montrent que les nématodes bactérivores ne se développent pas indépendamment des autres organismes qui colonisent le sol, en particulier des plantes et des champignons mycorhiziens. Ces organismes agissent sur le développement des nématodes, indirectement, via la communauté microbienne du sol. En conséquence, tous les organismes ou organes qui influent sur la communauté microbienne, sont susceptibles d'avoir un impact sur le développement des nématodes bactérivores dans le sol. Ces résultats renforcent l'hypothèse selon laquelle, les nématodes bactérivores constituent un indicateur de l'activité bactérienne dans la rhizosphère des plantes. Par ailleurs, contrairement à l'effet néfaste des autres groupes de nématodes, les bactérivores semblent favorables à la symbiose endomycorhizienne.

3. IMPACT DES NEMATODES CEPHALOBIDAE SUR LE COMPARTIMENT MICROBIEN

L'activité de la communauté microbienne du sol est étroitement liée aux nématodes bactérivores (Ingham *et al.*, 1985; Griffith et Caul, 1993; Venette et Ferris, 1998). L'effet de l'activité de ces derniers sur la population microbienne est réel, et les résultats obtenus dans cette étude démontrent très bien cet effet concordant entre l'expérience. Mais contrairement à l'hypothèse que nous avons posée dans introduction, l'activité des nématodes bactérivores n'induit pas une réduction de la densité des bactéries et de la biomasse microbienne (Tableau 29b).

Dans des études comparables, les conséquences de l'activité de différents nématodes bactérivores sur les densités bactériennes sont variables. Des résultats similaires aux nôtres (diminution de la densité bactérienne en présence de nématode) ont été obtenus par plusieurs auteurs (Anderson *et al.*, 1978; Baath *et al.*, 1981; Yeates *et al.*, 1997; voir articles dans Ingham *et al.*, 1985). Alors que d'autres études (Gould *et al.*, 1981; Ingham *et al.*, 1985; Griffith, 1986; Traunspurger, 1997) ont obtenu des résultats opposés, dans lesquels la présence des nématodes accroît la densité bactérienne.

Pour Ingham *et al.* (1985), cette variabilité de l'effet des nématodes bactérivores dans ces différentes études peut être liée à l'espèce de nématode présente. Dans les expériences qui montrent une réduction des populations microbiennes, c'est souvent le genre *Mesodiplogaster* (Diplogasteridae) qui est étudié (Anderson *et al.*, 1978; Woods *et al.*, 1982) ; alors que c'est *Pelodera* (Rhabditidae) ou *Acrobeloides* qui sont utilisés dans les expériences où l'on observe une augmentation de la densité bactérienne (Gould *et al.*, 1981; Ingham *et al.*, 1985). Ceci ne se vérifie pas dans nos expériences, bien que les espèces testées soient différentes de celles utilisées par ces auteurs. En effet, les 4 types de nématodes Cephalobidae *Zeldia punctata*, *Acrobeloides nanus* 1 et 2 et *Cephalobus pseudoparvus* ont eu des effets assez similaires sur les densités bactériennes dans les différentes expériences (à l'exception de l'expérience 3). Aussi, l'hypothèse selon laquelle la diminution de la densité des bactéries dépend de la densité des nématodes (Ingham *et al.*, 1985) ne se confirme pas dans nos résultats. L'espèce *Zeldia punctata* présente les plus fortes densités (et biomasses) dans les différentes expériences. Elle entraîne les mêmes effets que les autres espèces (à l'exception de l'expérience 3), c'est-à-dire une diminution de la densité de bactéries. *Acrobeloides nanus* 2 qui présente des densités plus faibles que *Zeldia punctata*, entraîne des effets plus importants.

Pour expliquer la diminution de la densité des bactéries par les nématodes cephalobidae dans cette étude, deux hypothèses peuvent être émises.

1- la croissance bactérienne n'a pas permis de compenser la consommation par les nématodes. En effet, les sols du bassin arachidier et surtout de Sangalkam, avec lesquels sont réalisées les expériences, sont pauvres en éléments organiques (source d'énergie des bactéries). Le manque de ressources limite la croissance bactérienne.

2- Ces sols sont très sableux et peu structurés. Par conséquent, ils offrent peu de sites de protection pour les bactéries qui sont donc accessibles à leurs prédateurs contrairement à d'autres sols plus riches en argile et/ou en matière organique. De plus ces sols sont favorables aux déplacements des nématodes vers leurs substrats. Cette hypothèse avait aussi été avancée par Ronn *et al.* (1996) pour expliquer la réduction des bactéries dans la rhizosphère de l'orge. Elle se vérifie aussi avec les expériences de Hassink *et al.* (1994), où la pression de prédation des nématodes bactérovores sur les bactéries est plus élevée dans les sols sableux que dans les sols limoneux et argileux.

Contrairement à l'effet des nématodes sur la croissance bactérienne, il existe une bonne concordance de l'effet des nématodes sur l'activité microbienne. La plupart des études consacrées aux interactions entre ces deux types d'organismes (Baath *et al.*, 1981, Woods *et al.*, 1982; Traunspurger, 1997; Sonnemann *et al.*, 1999) montrent un effet stimulateur des nématodes bactérovores sur l'activité microbienne. Notre étude vient confirmer les résultats obtenus par ces auteurs. En effet, l'activité microbienne mesurée par l'intermédiaire de l'activité phosphatase alcaline est plus élevée en présence des nématodes dans une grande partie des expériences (Tableau 29a).

Cette stimulation peut être expliquée, d'une part par la forte pression de prédation exercée par les nématodes, qui obligent les bactéries à dégrader plus de substrats pour maintenir leur population. Donc, même si les densités bactériennes n'augmentent pas dans l'absolu, il y a continuellement une multiplication bactérienne, c'est-à-dire une division cellulaire qui se traduit par une plus grande activité. D'autre part, l'augmentation de l'activité bactérienne est peut-être liée aux substances libérées dans le sol par les nématodes. Ces substances (ammonium, acides aminés, glycérol et certains sucres) (Freckman, 1988; Nicholas, 1975; Arpin *et al.*, 1980) peuvent stimuler l'activité microbienne.

Nos résultats démontrent que la prédation des nématodes Cephalobidae sur la population bactérienne est forte dans les sols soudano-sahéliens. Cette forte pression a pour conséquence une réduction de la densité des bactéries, mais une plus grande activité microbienne. L'abondance de ces nématodes peut être considérée comme un des déterminants de l'intensité

de l'activité des microorganismes et donc de l'intensité des différents processus qui se déroulent dans ces sols, notamment de la minéralisation des composés organiques.

L'effet des nématodes bactérivores sur les bactéries peut être sélectif. Différentes études en conditions contrôlées, ont montré une préférence alimentaire de différents nématodes bactérivores pour certaines populations bactériennes (Anderson et Coleman, 1982; Venette et Ferris, 1998; Sy, 2001). Ces nématodes peuvent affecter la structure de la communauté microbienne, Cependant très peu d'études l'ont jusqu'à présent démontré. Griffiths *et al.* (1999) ont mis en évidence des modifications caractéristiques de la communauté microbienne du sol du fait de l'activité des nématodes bactérivores et des protozoaires, par 3 méthodes: métabolique (par PLFA: Phospholipid Fatty Acids), physiologique (test Biolog) et génétique (DGGE).

L'analyse DGGE (expérience 5, Figure 28) faite dans cette étude, montre une modification de la structure de la communauté microbienne en présence des nématodes. Ces changements structuraux sont caractérisés par des variations de la dominance bactérienne (densité des bandes) mais également par des modifications de la structure génétique (apparition et disparition des bandes). Cependant les populations concernées ne sont pas les populations dominantes. Ces résultats sont différents de ceux de Griffiths *et al.* (1999) qui trouvent des modifications importante de la structure génétique de la communauté microbienne. Cependant ces auteurs ont utilisé des sols où les bactéries sont ré-inoculées, alors que dans notre étude, les changements de la communauté bactérienne indigène en place sont étudiés. La communauté bactérienne inoculée, principalement localisée dans la macroporosité, est probablement plus sensible à la prédation que la biomasse microbienne indigène, dissimulée pour la plupart dans les agrégats du sol.

Comme pour les autres paramètres du compartiment microbien, l'espèce *A. nanus* 2 induit les plus fortes modifications de la structure de la communauté microbienne. Elle est suivie de *C. pseudoparvus* suivi de *Z. punctata*. Les changements de la structure microbienne, dus à la présence de cette dernière espèce sont moins importants que ceux dus à la présence du maïs (expérience 4, Figure 21).

Par ailleurs, la structure de la communauté microbienne diverge entre les nématodes au cours du temps. L'évolution de la communauté microbienne est donc différente en fonction du nématode présent.

4. RELATIONS NEMATODES ET FLUX D'AZOTE DANS LE SOL

Les nématodes, par leur influence sur l'activité et la croissance de la communauté microbienne peuvent avoir un impact significatif sur les flux d'azote dans le sol (Woods *et al.*, 1982; Ingham *et al.*, 1985; Verhoef et Brussaard, 1990; De Rooter *et al.*, 1993; Hassink *et al.*, 1994; Ferris *et al.*, 1998; Ekschmitt *et al.*, 1999). L'effet des nématodes sur l'azote minéral du sol est également mis en évidence dans notre étude.

En absence de plante, les teneurs finales en nitrate (97% de l'azote minéral total) sont plus élevées en présence de certains nématodes (Tableau 30a, 30b). En revanche en présence d'une plante, les teneurs finales en azote minéral (NO_3^- et NH_4^+) sont plus faibles en présence des différents nématodes. Cette baisse de la teneur finale en azote traduit une plus grande disponibilité de l'azote minéral pour les plantes qui poussent dans les pots où les nématodes sont présents, ou bien une plus grande demande de la plante. Cette forte disponibilité se vérifie dans les quantités d'azote du maïs, plus élevées de 22% en présence des nématodes par rapport au témoin (Tableau 32a). Par contre elle ne se confirme pas pour l'aubergine, peut être à cause de la non-multiplication des nématodes sous cette plante.

Ces études mettent en évidence le rôle des différents nématodes Cephalobidae étudiés dans la disponibilité de l'azote minéral dans les sols sableux et peu structurés.

Les nématodes peuvent affecter la minéralisation de l'azote soit directement, soit indirectement (Coleman *et al.*, 1978a). Durant la digestion des bactéries, les nématodes excrètent de l'azote sous forme NH_4^+ (Freckman, 1988; Bouwman *et al.*, 1994; Ferris *et al.*, 1997; Ferris *et al.*, 1998) participant directement au pool d'azote minéral du sol. Leur contribution indirecte découle de l'influence directe qu'ils ont sur la population bactérienne. Ils peuvent disséminer les propagules bactériennes à travers le sol, favorisant ainsi la colonisation de nouveaux substrats par les bactéries (Ingham *et al.*, 1985; Bouwman *et al.*, 1994). La pression de prédation qu'ils exercent sur les bactéries stimule aussi indirectement la minéralisation de l'azote (Hassink *et al.*, 1993).

Les écarts de la teneur finale en NH_4^+ mesurées dans nos expériences entre les traitements inoculés et non inoculé de nématodes ne sont importants que pour un seul type (*Acrobeloides nanus* 2) sur les 4 testés dans le sol nu. Nous pouvons supposer par conséquent, que c'est leur effet sur la population microbienne qui est à l'origine des surplus d'azote mesuré dans nos expériences. Donc contrairement aux résultats de Ingham *et al.* (1985) pour qui c'est l'excrétion qui est responsable de l'augmentation des teneurs en azote minéral, la pression de prédation exercée par les nématodes apparaît dans cette étude, plus déterminante dans la

minéralisation des substrats organiques. Cette pression des nématodes favorise une plus rapide minéralisation de l'azote par les bactéries. Ce qui se vérifie bien dans le bilan des flux bruts d'azote (Tableau 33) où la minéralisation de l'azote est plus élevée en présence des nématodes (expérience 4) et l'immobilisation plus faible en leur présence (expérience 5).

La contribution des nématodes à la minéralisation varie au cours du temps (Bouwman *et al.*, 1994). C'est le cas également dans nos expériences. En effet, la minéralisation, liée à l'activité des nématodes, est plus marquée à la fin de l'expérience, c'est à dire durant le 2^{ème} mois (Figure 20).

En conclusion, l'hypothèse selon laquelle la minéralisation de l'azote immobilisé par dans la biomasse microbienne est plus élevée en présence des nématodes, est bien vérifiée par les résultats obtenus dans cette étude. L'activité des nématodes, par leur impact sur la population microbienne est une source importante d'azote minéral, qui peut être disponible pour la croissance des plantes dans les sols soudano-sahéliens.

5. IMPACT DES NEMATODES SUR LA NUTRITION MINERALE ET LA CROISSANCE DES PLANTES

L'azote est un élément indispensable à la croissance des plantes. La grande majorité des plantes cultivées dépendent de l'azote provenant du sol. L'acquisition de nutriments par les plantes survient dans la rhizosphère, caractérisée par des interactions très complexes entre les racines, les microorganismes et la faune du sol (Bonkowski *et al.*, 2000). Dans cette zone, l'impact des nématodes sur la communauté microbienne et la minéralisation de l'azote n'est pas sans conséquence sur la disponibilité de l'azote et donc la croissance des plantes.

Dans notre étude, la teneur en azote des plantes ne varie pas beaucoup (Tableaux 32a & 32b). Mais les quantités d'azote incorporé par le maïs tendent à être plus élevées en présence des nématodes (cas différent pour l'aubergine).

L'activité des nématodes Cephalobidae a des effets variables sur la croissance des plantes testées. Le maïs et l'*Acacia seyal* présentent une forte production en leur présence, alors que l'aubergine et *Acacia holosericea* ont par contre une biomasse plus faible (Tableaux 31 a & 31 b).

En accord avec l'une de nos hypothèses, les effets de l'activité des nématodes sur la croissance des plantes testées dépend du type de plante. Le maïs et l'*Acacia seyal*, probablement plus exigeants en azote, présentent un meilleur développement en leur présence, contrairement à

l'aubergine et à *Acacia holosericea* qui ont des biomasses plus faibles avec l'activité des nématodes.

Les travaux de Ingham *et al.* (1985) ont montré que les plants de *Boutela gracilis* qui se développent dans les pots où les nématodes sont inoculés, ont une biomasse plus élevée et absorbent plus d'azote que ceux qui poussent dans les pots sans nématodes. Par contre Bardgett et Chan (1999) et Bonkowski *et al.* (2000) ont montré que l'inoculation des nématodes seul n'a pas augmenté la croissance des plants de *Nardus striga* (plante herbacée des montagnes) et de *Lolium perenne*.

Dans la majorité des études, la présence des nématodes augmente les quantités d'azote disponible pour la croissance des plantes. Mais cet accroissement ne se traduit donc pas toujours par une production végétale plus importante des plantes. La mise à profit de l'azote due à l'activité des nématodes dépend aussi de la plante: sa physiologie (forte biomasse racinaire capable d'explorer tout le sol), et ses capacités à pouvoir entrer en compétition avec les microorganismes du sol (Baath *et al.*, 1981). Le maïs et l'*Acacia seyal*, plantes très sensibles, semblent avoir développé des stratégies leur permettant de profiter au mieux du surplus d'azote libéré dans la solution du sol.

Comme les nématodes, la présence des champignons mycorhiziens tend à augmenter le développement de certaines plantes. L'effet obtenu avec les champignons est plus élevé que celui des nématodes. Les champignons endomycorhiziens ont un effet plus important sur la biomasse végétale que le champignon ectomycorhizien. Par ailleurs, la combinaison des champignons mycorhiziens et des nématodes n'entraîne pas un effet synergique ou antagoniste sur la biomasse végétale des différentes plantes.

Les nématodes que nous avons testés sont taxonomiquement proches, appartenant tous à la famille des Cephalobidae. Ils engendrent des effets assez similaires sur les différents paramètres mesurés. *Zeldia punctata* a cependant des effets moins intenses que les trois autres nématodes., pourtant il est présent à une forte densité (jusqu'à 65 ind g⁻¹ sol sec) et représente la plus forte biomasse. Pour l'espèce *Acrobeloides nanus*, le morphotype 2 induit des effets plus marqués que le morphotype 1.

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Les expériences réalisées dans ce travail nous ont permis de déterminer l'impact des nématodes bactérivores de la famille des Cephalobidae sur le compartiment microbien des sols soudano-sahéliens et ses conséquences sur la nutrition minérale et la croissance de différentes plantes. Les aspects suivants ont été mis en évidence:

- ✓ Les différents nématodes testés ont des effets comparables, les différences entre espèces sont du même ordre de grandeur qu'entre populations de la même espèce. L'effet des différentes espèces Cephalobidae sur l'ensemble des paramètres mesurés est assez similaire. Mais *Acrobeloides nanus* morphotype 2 semble avoir les effets les plus significatifs. A l'opposé, *Zeldia punctata* a des effets de faibles amplitudes.
- ✓ Les plantes et les champignons mycorhiziens par leurs actions directes sur les populations bactériennes, ont un impact très important sur le développement des nématodes bactérivores Cephalobidae. La rhizosphère des plantes est favorable à leur multiplication. Le maïs et l'*Acacia holosericea* sont cependant plus favorables que l'aubergine et l'*Acacia seyal*. Ces différents résultats montrent que ces nématodes peuvent être considérés comme des indicateurs de l'activité bactérienne dans la rhizosphère des plantes dans les sols soudano-sahéliens.
- ✓ Le champignon ectomycorhizien *Pisolithus sp* permet une bonne multiplication des nématodes, alors que les champignons endomycorhiziens *Glomus aggregatum* et *Glomus intraradices* y sont défavorables à leur multiplication.
- ✓ Les nématodes bactérivores améliorent les taux d'endomycorhization des différentes plantes testées contrairement aux nématodes fongivores et phytoparasites.
- ✓ L'activité des nématodes Cephalobidae se traduit dans le sol par une réduction de la densité des bactéries cultivables. Mais inversement, l'activité bactérienne estimée par la mesure de l'activité phosphatasique alcaline est plus élevée en leur présence.
- ✓ Les teneurs en azote minéral (NH_4^+ , NO_3^-) sont plus élevées en présence des nématodes dans les sols sans plantes. Par contre, avec une plante, ces teneurs sont plus faibles lorsque les nématodes sont présents.

- ✓ Néanmoins, le surplus d'azote dû à l'activité nématologique n'est pas mis en profit par toutes les plantes. Le maïs et l'*Acacia seyal* présente une quantité d'azote incorporé, et une biomasse plus élevée en présence des nématodes, contrairement à l'aubergine.
- ✓ Il n'y a pas d'effet synergique entre les nématodes et les champignons mycorhiziens sur la biomasse végétale des plantes. Les effets des champignons mycorhiziens sur la biomasse végétale sont plus élevés que ceux des nématodes.

Ce travail montre que la prédation des nématodes bactérivores sur le compartiment microbien est une source importante de nutriments. Pour mettre à profit ces potentialités, des études futures doivent porter essentiellement sur la recherche de pratiques agricoles ou de conditions favorables au maintien ou au développement des populations de nématodes bactérivores dans les sols soudano-sahéliens.

Par ailleurs, nous suggérons d'étendre l'étude des interactions entre ces organismes aux champs pour mieux préciser le rôle des nématodes bactérivores dans la fertilité de ces sols.

D'autres recherches doivent aussi être menées, afin d'élucider les mécanismes (directs et indirects) par lesquels les nématodes stimulent la symbiose mycorhizienne.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABRAMS, B. I. & MITCHELL, M. J. (1980). Role of nematode-bacterial interactions in heterotrophic systems with emphasis on sewage sludge decomposition. *Oikos* **35**, 404-410.
- AERTS, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79**, 439-449.
- AMATO, M. & LADD, J. N. (1988). Assay for microbial biomass based on ninhydrin-reactive nitrogen extracts fumigated soil. *Soil Biology and Biochemistry* **20**, 107-114.
- ANDERSON, J. P. E. & DOMSCH, K. H. (1978). Mineralisation of bacteria and fungi in chloroform-fumigated soils. *Soil Biology and Biochemistry* **10**, 207-213.
- 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. III. Biotic interactions of bacteria, amoebae, and nematodes. *Microbial Ecology* **4**, 361-371.
- ANDERSON, R. V., COLEMAN, D. C. & ELLIOTT, E. T. (1981). Effect of the nematodes *Acrobeloides* sp. and *Mesodiplogater lheritieri* on substrate utilisation and nitrogen and phosphorus mineralisation in soil. *Ecology* **62**, 549-555.
- ANDERSON, R. V. & COLEMAN, D. C. (1982). Population development and interactions between two species of bacteriophagic nematodes. *Nematologica* **27**, 6-19.
- ANDERSON, R. V., TROPHYMOW, J. A., COLEMAN, D. C. & REID, C. P. P. (1982). Phosphorus mineralisation by a soil pseudomonad in spent oil shale as affected by a Rhabditid nematode. *Soil Biology and Biochemistry* **14**, 365-371.
- ANDRASSY, I. (1956). Die Rauminhalts und gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zoologica* **2**, 1-15.
- ANDREW, P. A. & NICHOLAS, W. L. (1976). Effect of bacteria on dispersal of *Caenorhabditis elegans* (Rhabditidae). *Nematologica* **22**, 451-461.
- ARPIN, P. (1975). Sur quelques aspects des interactions sol-nématodes dans des biocénoses forestières ou herbacées. *Revue d'écologie et biologie des sols* **12** (1), 57-67.
- ARPIN, P. (1980). Les éléments prédateurs de la faune du sol. In: Pesson P. (ed.) *Actualités d'écologie forestière: Sol, flore et faune*. Gauthier-Villars, Paris.
- ARPIN, P., KILBERTUS, J. F., PONGE, G. & VANNIER, G. (1980). Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. In: Pesson P. (ed.) *Actualités d'écologie forestière: Sol, flore et faune*. Gauthier-Villars, Paris. 87-150.
- ARPIN, P. (1991). Mise au point sur la caractérisation biologique des humus forestiers par l'étude des nématodes Mononchida. *Revue d'Ecologie et de Biologie des Sols* **28**, 133-144.

- ATILANO, R. A., MENGE, J. A. & VAN GUNDY, S. D. (1981).** Interaction between *Meloidogyne arenaria* et *Glomus fasciculatum* in grappe. *Journal of Nematology* **13**, 52-57.
- ATLAS, R. M. & BARTHA, R. (1993).** *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications*. Third edition. édition The Benjamin / Cummings Publishing Company, Inc. edn. Redwood City. Canada. 563 p.
- AZCON, R., BAREA, J. M. & HAYMAN, D. S. (1976).** Utilisation of rock phosphate in alkaline soils by plants inoculated with mycorrhizal fungi and P solubilizing bacteria. *Soil Biology and Biochemistry* **8**, 135-138.
- BAATH, E., LOHM, U., LUNDGREN, B., ROSSWALL, T., SODERSTROM, B. & SOHLENIUS, B. (1981).** Impact of microbial-feeding animals on soil activity and nitrogen dynamics: a soil microcosm experiment. *Oikos* **37**, 257-264.
- BAKHTIAR, Y., MILLER, D., CAVAGNARO, T. & SMITH, S. (2001).** Interactions between two arbuscular mycorrhizal fungi and fungivorous nematodes and control of the nematode with fenamifos. *Applied Soil Ecology* **17**, 107-117.
- BAKKEN, L. R. (1997).** Culturable and nonculturable bacteria in soil. In: Van Elsas J. D, Trevors J. T. & Wellington E. M. H. (eds) *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, INC. New York. 47-61.
- BALESDENT, J. (1996).** Un point sur l'évolution des sols en France. *Etude et Gestion des sols* **3, 4**, 245-259.
- BARDGETT, R. D. & GRIFFITHS, B. S. (1997).** Ecology and Biology of soil Protozoa, Nematodes, and Microarthropods. In: Van Elsas J. D, Trevors J. T. & Wellington E. M. H. (eds) *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, INC. New York. 129-163.
- 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.
- BARDGETT, R. D. & CHAN, K. F. (1999).** Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralisation and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* **31**, 1007-1014.
- BAREA, J. M., AZCON, R. & AZCON-ANGUILAR, C. (1992).** Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in nitrogen fixing system. In Varma A., Norris J R, Read D J (eds) *Methods in Microbiology. Experiments with Mycorrhiza*. New York, USA: Academic Press. 391-415.
- BASSUS, W. (1962).** Über die vertikaleverteilung und den Massenwechsel der Nematoden in Waldböden Mitteldeutschlands. *Nematologica* **7**, 281-293.

- BAUJARD, P., BOUR, E. & MARTINY, B.** (1995). Incidence des nématodes phytoparasites sur la culture du sorgho dans la zone sahélienne du Sénégal, Afrique de l'Ouest. *Afro-Asian Journal of Nematology* **5**, 1-10.
- BERTHELIN, J. & TOUTAIN, F.** (1979). Biologie des sols. In Duchafour P. & Souchier B (eds) *Pédologie. 2. Constituants et propriétés du sol*. Masson, Paris. 121-160.
- BIRD, A. F. & RYDER, M. H.** (1993). Feeding of the nematode *Acrobeloides nanus* on bacteria. *Journal of Nematology* **25**, 493-499.
- BLOEM, J., LEBBINK, G., ZWART, K. B., BOUWMAN, L. A., BURGESS, S., DEVOS, J. A. & DE RUITER, P. C.** (1994). Dynamics of microorganisms, microbivores and nitrogen mineralization in winter-wheat fields under conventional and integrated management. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **51**, 129-143.
- BLOEM, J., DE RUITER, P. & BOUWMAN, L.** (1997). Soil food web and nutrient cycling in Agroecosystems. In: Van Elsas J. D, Trevors J. T. & Wellington E. M. H. (eds) *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, INC. New York. 245-278
- BONGERS, T.** (1990). The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* **83**, 14-19.
- BONGERS, T.** (1994). *De nematoden van Nederland*. Vormgeving en technische realisatie: Uitgeverij Pirola Schoorl. 408 p.
- BONGERS, T. & BONGERS M.** (1998). Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology* **10**, 239-251.
- BONKOWSKI, M., GRIFFITHS, B. & SCRIMGEOUR, C.** (2000). Substrate heterogeneity and microfauna in soil organic 'hotspots' as determinants of nitrogen capture and of ryegrass. *Applied Soil Ecology* **14**, 37-53.
- BOSTRÖM, S.** (1985). Aspects on the Ultrastructure of the cephaloc region in Two Species of Acrobelinae (Nematoda: Cephalodidae). *Acta Zoologica* **66**, 211-216.
- BOSTRÖM, S.** (1988). Morphological and Systematic Studies of the Family Cephalobidae (Nematoda: Rhabditida). Doctoral thesis, University of Stockholm. 34 p.
- BOTTNER, P. & BILLES, G.** (1987). La rhizosphère: site d'interactions biologiques. *Revue d'Ecologie et de Biologie des sols* **24**, 369-388.
- BOUWMAN, L. A., BLOEM, J., VAN DEN BOOGERT, P. H. J. F., BREMER, F., HOENDERBOOM, G. H. J. & DE RUITER, P. C.** (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.

- BRAUMAN, A., FALL, S. & CHOTTE, J. L.** (2000). Comparaison du compartiment physique organique et microbien des termitières de deux régimes alimentaires dominants (champignoniste et humivore) des jachères de Haute-Casamance (Sénégal). In Floret C. & Pontanier R. (eds) *La jachère en Afrique tropicale*. John Libbey Eurotext, Paris. 308-316.
- BREMNER, J.** (1965). Inorganic forms of nitrogen. In Black CA (eds.) *Methods of soil analysis*. Part 2 Agron. Madison WI. USA.
- BRUN, J. L.** (1966). Influence des conditions du milieu sur la fécondité de *Caenorhabditis elegans* à différentes températures. *Nematologica* **12**, 539-556.
- BRUSSAARD, L., BEHANPELLETIER, V. M., BIGNELL, D. E., BROWN, V. K., DIDDEN, W., FOLGARAIT, P., FRAGOSO, C., FRECKMAN, D. W., GUPTA, V. V. S. R., HATTORI, T., HAWKSWORTH, D. L., KLOPATEK, C., LAVELLE, P., MALLOCH, D. W., RUSEK, J., SODERSTROM, B., TIEDJE, J. M. & VIRGINIA, R. A.** (1997). Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio* **26**, 563-570.
- BRUSSAARD, L.** (1998). Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Applied Soil Ecology* **9**, 123-135.
- CALLOT, G., CHAMAYOU, H., MAERTENS, C. & SALSAC, L.** (1982). Mieux comprendre les interactions sol-racine. Incidence sur la nutrition minérale. INRA, Paris. 325 pages.
- CALVET, C., PINOCHET, J., CAMPRUBI, A. & FERNANDEZ, C.** (1995). Increase tolerance to the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* in mycorrhizal micropropagated BA-29 quince rootstock. *Mycorrhiza* **5**, 253-258.
- CAMPRUBI, A., PINOCHET, J., CALVET, C. & ESTAUN, V.** (1993). Effects of the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* and the vesicula arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the growth of three plum rootstocks. *Plant and Soil* **153**, 223-229.
- CARTA, L. K.** (2000). Bacterial-feeding nematode growth and preference for biocontrol isolates of the bacterium *Burkholderia cepacia*. *Journal of Nematology* **32**, 362-369.
- CAYROL, J. C., FRANKOWSKI, J. P. & QUILES, C.** (1987). *Cephalobus parvus* as a carrier of *Rhizobium japonicum* in field experiment on soybean cultures. *Revue de Nématologie* **10**, 57-59.
- CHANTANAO, A. & JENSEN, H. J.** (1969). Saprozoic nematodes as carriers and disseminators of plant pathogenic bacteria. *Journal of Nematology* **1**, 216-218.
- CHOTTE, J. L., DUPONNOIS, R., CADET, P., ADIKO, A., VILLENAVE, C., AGBOGBA, C. & BRAUMAN, A.** (2001). Jachère et biologie du sol en Afrique tropicale. In Floret C. & Pontanier R. (eds) *La jachère en Afrique tropicale*. John Libbey Eurotext, Paris. 85-121.

- CHRISTENSEN, H. & FUNCK-JENSEN, D.**(1989). Growth rate of rhizosphere bacteria measured directly by the tritiated thymidine incorporation technique. *Soil Biology and Biochemistry* **21**, 113-117.
- COLE, C. V., ELLIOTT, E. T., HUNT, H. W. & COLEMAN, D. C.** (1978). Trophic interactions in Soils as they affect energy and nutrient dynamics. V. phosphorus transformations. *Microbial Ecology* **4**, 381-387.
- COLEMAN, D. C., ANDERSON, R. V., COLE, C. V., ELLIOTT, E. T., WOODS, L. & CAMPION, M. K.** (1978a). Trophic interactions in Soils as they affect energy and nutrient dynamics. IV. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microbial Ecology* **4**, 373-380.
- COLEMAN, D. C., COLE, C. V., HUNT, H. W. & KLEIN, D. A.** (1978b). Trophic interactions in Soils as they affect energy and nutrient dynamics. I. Introduction. *Microbial Ecology* **4**, 345-349.
- COLEMAN, D. C., COLE, C. V. & ELLIOTT, E. T.** (1984). Decomposition, organic matter turnover, and nutrient dynamics in agroecosystems. In: Lowrance R. , Stinner B.R. and House G. J. (eds). *Agricultural Ecosystems. Unifying Concepts*. Wiley, New York. 83-104.
- CURRY, J. P.** (1989). The influence of invertebrates on soil fertility and plant growth in temperate grasslands. In Clarholm M. & L Bergström L. (eds) *Ecology of Arable Land*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherland. 173-184
- DAVET, P.** (1996). *Vie microbienne du sol et production végétale*. Mieux comprendre, INRA, Paris. 383 p.
- DE GOEDE, R. G. M., GEORGIEVA, S. S., VERSCHOOR, B. C. & KAMERMAN, J. W.** (1993). Changes in nematode community structure in a primary succession of blown-out areas in a drift sand landscape. *Fundamental and Applied Nematology* **16**, 501-513.
- DE LEY, P.** (1991). The nematode community of a marginal soil at Camberene, Senegal, with special attention to functional morphology and niche partitioning in the family Cephalobidae. In *Academiae Ana Leda*, Bruxelles. pp. 109-153.
- DE LEY, P.** (1997). The current state of affairs in identification and diagnosis of the genera of the family Cephalobidae (Nematoda:Rhabditidae). *Med. Fac. Landbouww. University of Gent* **62** (3a), 655-874.
- DE ROUW, A.** (1998). Gestion de la fertilité du sol sur un terroir sahélien. Fumure animale, matière organique et encroûtement superficiel du sol dans les systèmes de culture de mil, étude au Niger. *Agriculture et Développement* **8**,13-20.
- DE RUITER, P. C., VAN VEEN, J. A., MOORE, J. C., BRUSSAARD, L. & HUNT, H. W.** (1993). Calculation of nitrogen mineralization in soil food webs. *Plant and Soil* **157**, 263-273.

- DHERY, M., GERMANI, G. & GIARD, A.** (1975). Résultats de traitements nématocides contre la chlorose et le rabougrissement de l'arachide en Haute-Volta. *Cahiers ORSTOM, Série Biologie* **10**, 161-167.
- DIOP, T. A.** (1995). Ecophysiologie des champignons mycorhiziens à vésicules à arbuscules associés à *Acacia albida* Del. dans les zones sahéliennes et soudano-guinéenne du Sénégal. Thèse de doctorat, Université d'Angers, France. 165 pages.
- DIOP, T. A.** (1996). Les mycorhizes à vésicules et à arbuscules. *Journal de la faculté des Sciences, Université de Dakar*, **B1**, 49-64.
- DIOUF, M.** (1990). Diagnostic agronomique en parcelles paysannes. Une méthode d'amélioration des systèmes de culture. In: *Savanes d'Afrique, terres fertiles?* Ministère de la Coopération et du Développement, CIRAD. Montpellier. 123-143.
- DUSENBERY, D. B.** (1983). Chemotactic behavior of nematodes. *Journal of Nematology* **15**, 168-173.
- EKSCHMITT, K., BAKONYI, G., BONGERS, M., BONGERS, T., BOSTRÖM, S., DOGAN, H., HARRISON, A., KALLIMANIS, A., NAGY, P., O'DONNELL, A. G., SOHLENIUS, B., STAMOU, G. P. & WOLTERS, V.** (1999). Effects of the nematofauna on microbial energy and matter transformation rates in European grassland soils. *Plant and Soil* **212**, 45-61.
- ELLIOTT, E. T.** (1994). The potential use of soil biotic activity as an indicator of productivity, sustainability and pollution. In: Pankhurst C.E., Doube B.M., Gupta V.V.S.R. & Grace P.R. (eds) *Soil biota: Management in Sustainable Farming Systems*. CSIRO, Melbourne, Australia. 250-256.
- ELLIOTT, E. T., HUNT, H. W. & WALTERS, D. E.** (1988). Detrital foodwebs interactions in north American grassland ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **24**, 41-56.
- Ettema, C. H. & Bongers, T. (1993). Characterisation of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index. *Biology and Fertility of Soil* **16**, 79-85.
- FALL, S.** (2002). Réponse des communautés microbiennes d'un sol sahélien à la modification de ses habitats: cas de l'activité de construction d'un termite humivore *Cubitermes niokoloensis*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard de Lyon 1, France.
- FALL S. & BRAUMAN A.** (2003) Density, activity and genetic structure of bacterial communities in the soil feeding termites mound (*Cubitermes niokoloensis*). *Soil Biology and Biochemistry* (in press).
- FELLER, C.** (1995). La matière organique du sol: un indicateur de la fertilité. Application aux zones sahélienne et soudanienne. *Agriculture et développement* **8**, 35-41.

- FERRIS, H., EYRE, M., VENETTE, R. C. & LAU, S. (1996a). Population energetics of bacterial-feeding nematodes: stage-specific development and fecundity rates. *Soil Biology and Biochemistry* **28**, 271-280.
- FERRIS, H., LAU, S. & VENETTE, R. C. (1995). Population energetics of bacterial-feeding nematodes: respiration and metabolic rates based on carbon dioxide production. *Soil Biology and Biochemistry* **27**, 319-330.
- FERRIS, H., VENETTE, R. C. & LAU, S. (1997). Population energetics of bacterial-feeding nematodes: carbon and nitrogen budgets. *Soil Biology and Biochemistry* **29**, 1183-1194.
- FERRIS, H., VENETTE, R. C. & LAU, S. S. (1996b). Dynamics of nematode communities in tomatoes grown in conventional and organic farming systems, and their impact on soil fertility. *Applied Soil Ecology* **3**, 161-175.
- FERRIS, H., VENETTE, R. C., VANDER MEULEN, H. R. & LAU, S. S. (1998). Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil* **203**, 159-171.
- FILIPJEV, I. N. (1934). The classification of free-living nematodes and their relations to the parasitic nematodes. *Smithsonian Miscellaneous Collection* **89**, 1-63.
- FOCHT, D. D. & MARTIN, J. P. (1979). Microbiological and Biochemical Aspects of Semi-arid agricultural soils. In: Hall A. E., Cannell G. H. & Lawton H. W. *Agriculture in Semiarid Environment*. Springer-Verlag, Berlin. 119-147.
- FOSTER, R. C. (1988). Microenvironments of soil microorganisms. *Biology and Fertility of Soils* **6**, 189-203.
- FRANCL, L. J. (1993). Interaction of nematodes with mycorrhizae and mycorrhizal fungi. In Khan M. W. (ed.) *Nematode interactions*. Chapman et Hall, London. 204-216
- FRECKMAN, D. W. (1988). Bacterivorous nematodes and organic matter decomposition. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **24**, 195-217.
- FRECKMAN, D. W. & CASWELL, E. P. (1985). The ecology of nematodes in agroecosystems. *Annal Review of Phytopathology*. **23**, 275-296.
- FRECKMAN, D. W. & ETTEMA, C. H. (1993). Assessing nematode communities in agroecosystems of varying human intervention. *Agriculture Ecosystems and Environment* **45**, 239-261.
- FRECKMAN, D. W., WHITFORD, W. G. & VIRGINIA, R. A. (1987). Soil microarthropods and nematodes in deep desert soils. *Journal of Nematology* **19**, 523 (abstract).

- FRONTIER, S. & PICHOD-VIALE, D.** (1995). *Ecosystemes. Structure, fonctionnement, évolution*. 2^{ème} édition. Masson, Paris. 447 p.
- FU, S. & CHENG, W.** (2002). Rhizosphere priming effects on the decomposition of soil organic matter in C4 and C3 grassland soils. *Plant and Soil* **238**, 289-294.
- GANRY, F. & DOMMERGUES, Y. R.** (1995). Arbres fixateurs d'azote: champ ouvert pour la recherche. *Agriculture et Développement* **7**, 37-55.
- GERDEMANN, J. W. & NICOLSON, T. H.** (1963). Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* **46**, 235-244.
- GERMANI, G., BAUJARD, P. & LUC, M.** (1985). La lutte contre les nématodes dans le bassin arachidier sénégalais. : ORSTOM: 8 pp.
- GERMANI, G., OLLIVIER, B. & DIEM, H. G.** (1981). Interaction of *Scutellonema cavenessi* and *Glomus mosseae* on growth and N₂ fixation of soybean. *Revue of Nematology* **4**, 277-280.
- GIANINAZZI-PEARSON, V. & DIEM, H. G.** (1982). Endomycorrhizae in the tropics. In Dommergues D. & Diem, H. G. (eds) *Microbiology of Tropical Soils and Plant Productivity*. Junk, the Hague. 209-251.
- GLICK, B. R.** (1995). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian Journal of Microbiology* **41**, 109-117.
- GOODEY, T.** (1951). *Soil and freshwater nematodes*. METHUEN & CO. LTD. London.
- GOULD, W. D., BRYANT, R. J., TROFYMOW, J. A., ANDERSON, R. V., ELLIOT, E. T. & COLEMAN, D. C.** (1981). Chitin decomposition in a model soil system. *Soil Biology and Biochemistry* **13**, 487-492.
- GRASSE, P. P., POISSON, R. A. & TUZET, O.** (1961). *Zoologie I. Invertébrés*. Paris: Masson et Cie. 919 pp.
- GRAYSTONE, S. J., VAUGHAN, D. & JONES, D.** (1996). Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied Soil Ecology* **5**, 29-56.
- GRIFFITHS, B. S.** (1986). Mineralisation 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.
- GRIFFITHS, B. S.** (1990). A comparison of microbial-feeding nematodes and protozoa in the rhizosphere of different plants. *Biology and Fertility of Soils* **9**, 83-88.

- GRIFFITHS, B. S.** (1994). Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil: their effects on microbial activity and nitrogen mineralisation in decomposition hotspots and the rhizosphere. *Plant and Soil* **164**, 25-33.
- GRIFFITHS, B. S., 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, B. S. & CAUL, S.** (1993). Migration of Bacterial-Feeding nematodes, but not protozoa, to decomposing grass residues. *Biology and Fertility of Soils* **15**, 201-207.
- GRIFFITHS, B. S., WELSCHEN, R., VAN ARENDONK, J. J. C. M. & LAMBERS, H.** (1992). The effect of nitrate-nitrogen supply on bacteria and bacterial-feeding fauna in the rhizosphere of different grass species. *Oecologia* **91**, 251-259.
- GUPTA, M. C., SINGH, R. S. & SITARAMAIAH, K.** (1979). A new endoparasitic fungus on *Xiphinema* and cultivation of *Rhabditis* spp. and *Aphelenchus avenae* on same fungus. *Nematologica* **25**, 142-145.
- HANEL, L.** (1998). Distribution of nematodes in soil, mycorrhizal soil, mycorrhizae and roots of spruce forests at the Boubin Mount, Czech Republic. *Biologia* **53**, 593-603.
- HARDIE, K. & LEYTON, L.** (1981). The influence of VA mycorrhiza on growth and water relations of red clover. I. In phosphate deficient soil. *New Phytologist* **89**, 599-608.
- HARMAND, J.-M. & NJITI, C. F.** (1998). Effets de jachères agroforestières sur les propriétés d'un sol ferrugineux et sur la production céréalière. *Agriculture et Développement* **18**, 21-29.
- HASSINK, J., NEUTEL, A.M. & DE RUITER, P. C.** (1994). C and N mineralisation in sandy and loamy grassland soils: the role of microbes and microfauna. *Soil Biology and Biochemistry* **26**, 1565-1571.
- HASSINK, L., BOUWMAN, L. A., ZWART, K. B., 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.
- HAWKSWORTH, D. L. & MOUND** (1991). Biodiversity databases: the crucial significance of collections. In Hawksworth D. L. (ed.) *The biodiversity of microorganisms and invertebrates: its role in sustainable agriculture*. CAB International. Wallington, UK. 17-29.
- HEBERT, J.** (1979). Propriétés physico-chimiques des sols: L'azote. In Bonneau M. & Souchier B. (eds) *Constituants et propriétés du sol*. Masson, Paris. 386-394..
- HUANG, J. & BARKER, K. R.** (1983). Influence of Heterodera glycines of leghemoglobins of soybean nodules. *Phytopathologica* **73**, 1002-1004.

- HUNT, H. W., COLE, C. V., KLEIN, D. A. & COLEMAN, D. C. (1977). A simulation model for the effect of Predation on bacteria in continuous culture. *Microbial Ecology* **3**, 259-278.
- HUNT, H. W., COLEMAN, D. C., INGHAM, E. R., INGHAM, R. E., ELLIOTT, E. T., MOORE, J. C., ROSE, S. L., REID, C. P. P. & MORLEY, C. R. (1987). The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility of Soils* **3**, 57-68.
- HUSS-DANNEL, K. (1997). Actinorhizal symbioses and their N₂ fixation. *New Phytologist* **136**, 375-405.
- HUSSEY, R. S. & RONCADORI, R. W. (1981). Influence of *Aphlenchus avenae* on vesicular-arbuscular endomycorrhizal growth response in cotton. *Journal of Nematology* **13**, 48-52.
- HUSSEY, R. S. & RONCADORI, R. W. (1982). Vesicular-arbuscular mycorrhiza may limit nematode activity and improve plant growth. *Plant Disease* **66**, 9-14.
- IKONEN, E. K. (2001). Life history of the hermaphrodite nematode *Acrobeloides* sp. with *Pseudomonas cepacia* as a food source on agar. *Nematology* **3**, 759-766.
- INGHAM, E. R., COLEMAN, D. C. & MOORE, J. C. (1989). An analysis of food web structure and function in a shortgrass prairie, a mountain meadow and a lodgepole pine forest. *Canadian Journal of Soils Sciences* **66**, 261-272.
- INGHAM, R. E., TROFYMOW, J. A., 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.
- JASSON, H. B. (1982). Predacity by nematophagous fungi and its relations to the attraction of nematodes. *Microbial Ecology* **8**, 233-240.
- JONES, C. G., LAWTON, J. H. & SHACHAK, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**, 373-386.
- KATZNELSON, H. (1946). The 'rhizosphere effect' of mangels on certain groups of soil microorganisms. *Soils Sciences* **62**, 343-354.
- KERRY, B. R. (1984). Nematophagous fungi and the regulation of nematode populations in soil. *Helminthological Abstract. Series. B* **53**, 1-14.
- KLEIN, D. A., FREDERICK, A., BIONDINI, M. & TRLICA, M. J. (1988). Rhizosphere microorganism effects on soluble amino acids, sugars and organic acids in the root zone of *Agropyron cristatum*, *A. smithii* and *Bouteloua gracilis*. *Plant and Soil* **110**, 19-25.
- KOTHARY, S. K., MARSCHNER, H. & ROMHELD, V. (1990). Direct and indirect effects of mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on acquisition of mineral nutrient by maize (*Zea mays* L.) in a calcareous soil. *New Phytologist* **116**, 637-645.

- KORTHALS, G. W., ALEXIEV, A. D., LEXMOND, T. M., KAMMENGA, J. E. & BONGERS, T.** (1990). Long-term effects of copper and pH on the nematode community in an agroecosystem. *Environmental Toxicology and Chemistry* **15**, 975-985.
- KRAFFCZYK, I., TROLLDENIER, G. & BERINGER, H.** (1984). Soluble root exudates of maize: influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. *Soil Biology and Biochemistry* **16**, 315-322.
- KUZYAKOV, Y.** (2002). Review: factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **165**, 382-396.
- LAVELLE, P., MARTIN, A., MARTIN, S., BLANCHART, E. & GILOT, C.** (1990). Conservation de la fertilité des sols de savane par la gestion de l'activité de la faune du sol. In *Savanes d'Afrique, terres fertiles?* Ministre de la coopération et du développement-Cirad, Montpellier. 370-398.
- LAVELLE, P. & SPAIN, A. V.** (2001). *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, The Netherlands. 654 pages.
- LEUNG, K. T., ERRAMPALLI, D., CASSIDY, M., LEE, H., HALL, B., TREVORS, J. T., OKAMURA, H. & BACH, H.-J.** (1997). A case study of bioremediation of polluted soil: biodegradation and toxicity of chlorophenols in soil. In: Van Elsas J. D, Trevors J. T. & Wellington E. M. H. (eds) *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, INC. New York. 577-605
- LOPEZ, A., PINOCHET, J., FERNANDEZ, C., CALVET, C. & CAMPRUBI, A.** (1997). Growth response of OHF-333 pear rootstock to arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus nutrition and *Pratylenchus vulnus* infection. *Fundamental applied of Nematology* **20**, 87-93.
- MASSE, D., CADET, P., CHOTTE, J.-L., DIATTA, M., FLORET, C., N'DIAYE-FAYE, N., PATE, E., PONTANIER, R., THIOULOUSE, J. & VILLENAVE, C.** (1998). Jachères naturelles et restauration des propriétés des sols en zone semi-aride. Cas du Sénégal. *Agriculture et Développement* **18**, 31-38.
- MAUPAS, E.** (1900). Modes et formes de reproductions des nématodes. *Archives de Zoologie Experimentale* **8**, 463-624.
- MEDINA, A., PROBANZA, A., GUTIERREZ MANERO, F. J. & AZCON, R.** (2003). Interactions of arbuscular-mycorrhizal fungi and *Bacillus* strains and their effects on plant growth, microbial rhizosphere activity (thymidine and leucine incorporation) and fungal biomass (ergosterol and chitin). *Applied Soil Ecology* **22**, 15-28.
- MERCER, E. K. & CAIRNS, E. J.** (1974). Food consumption of the free-living aquatic nematode *Pelodera chitwood*. *Journal of Nematology* **5**, 201-208.

- MEREDITH, J. A., INSERRA, R. N. & MONZON DE FERNANDEZ, D.** (1983). Parasitism of *Rotylenchulus reniformis* on soybean root rhizobium nodules in venezuela. *Journal of Nematology* **15**, 211-214.
- MEYER, J. R. & LINDERMAN, R. G.** (1986). Selective influence of population of rhizosphere bacteria and acinomyces by mycorrhizas formed by *Glomus fasciculatum*. *Soil Biology and Biochemistry* **18**, 191-196.
- MEYERS, R. F. & KRUSBERG, L. R.** (1965). Organic substances discharged by plant parasitic nematodes. *Phytopathology* **55**, 429-437.
- MIKOLA, J.** (1998). Effects of microbivore species composition and basal resource enrichment on trophic-level biomasses in an experimental microbial-based soil food web. *Oecologia* **117**, 396-403.
- MOHANDAS, C. & PRABHOO, N. R.** (1980). The feeding behavior and food preferences of predatory nematodes (Mononchida) from the soils of Kerala (India). *Revue d'Ecologie et de Biologie. des Sols* **17**, 53-60.
- MOORE, J. C. & DE RUITER, K. H.** (1991). Temporal and spatial heterogeneity of trophic interactions within below-ground food-web. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **34**, 371-391.
- MUYZER, G., DE WAAL, E. C. & UITTERLINDEN, A. G.** (1993). Profiling of Complex Microbial Populations by denaturing Gradient Gel Electrophoresis Analysis of Polymerase Chain Reaction-Amplification Genes Coding for 16S rRNA. *Applied and Environmental Microbiology* **59**, 695-700.
- NANNIPIERI, P., JOHNSON, R. L. & PAUL, E. A.** (1978). Criteria for measurement of microbial growth and activity in soil. *Soil Biology and Biochemistry* **10**, 223-229.
- NEHER, D. A., WEICHT, T. R., SAVIN, M., GORRES, J. H. & AMADOR, J. A.** (1999). Grazing in a porous environment. 2. Nematode community structure. *Plant and Soil* **212**, 85-99.
- NICHOLAS, W. L.** (1975). *The biology of free-living nematodes*: Clarendon Press - Oxford.
- NORMAND, P., NAVARO, I. & DOMENACH, A. M.** (2000). La symbiose fixatrice d'azote Frankia-plantes actinorhiziennes. *Bulletin de la Société française de Microbiologie* **15**, 241-244.
- O'BANNON, J. H., INSERRA, R. N., NEMEC, S. & VOLVAS, N.** (1979). The influence of *Glomus mosseae* on *Tylenchulus semipenetrans*-infected and uninfected *Citrus limon* seedlings. *Journal of Nematology* **11**, 247-250.
- OADES, J. M.** (1993). The role of biology in the formation, stabilization an degradation of soil structure. *Goedermia* **56**, 377-400.

- OLSSON, S. & ALSTROM, S. (2000). Characterisation of bacteria in soils under barley monoculture and crop rotation. *Soil Biology & Biochemistry* **32**, 1443-1451.
- OVREAS, L., FORNEY, L., DAAE, F. L. & TORSVIK, V. (1997). Distribution of Bacterioplankton in Meromictic Lake Saelenvannet, as Determined by Denaturing Gradient Gel Electrophoresis of PCR-Amplified Gene Fragments Coding for 16S rRNA. *Applied of Environmental Microbiology* **63**, 3367-3373.
- PATE, E. (1999). Analyse spatio-temporelle des peuplements de nématodes du sol dans les systèmes de culture à jachères au Sénégal. Thèse de doctorat, Université de Lyon.
- PATE, E., NDIAYE FAYE, N., THIOULOUSE, J., VILLENAVE, C., BONGERS, T., CADET, P. & DEBOUZIE, D. (2000). Successional trends in the characteristics of soil nematode communities in cropped and fallow lands in Senegal (Sonkorong). *Applied Soil Ecology* **14**, 5-15.
- PAULITZ, T. C. & LINDERMAN, R. G. (1989). Interaction between fluorescent pseudomonads and VA mycorrhizal fungi. *New phytologist* **113**, 37-45.
- PETERS, B. G. (1955). Soil-inhabiting nematodes. In: Keith D. & Kevan McE. (eds) *Soil Zoology*. Butterworths Scientific Publications, London. 44-54.
- PETERSEN, H. & LUXTON, M. (1982). A comparative analysis of soil fauna populations and their rôle in decomposition process. *Oikos* **39**, 287-388.
- PHILLIPS, J. M. & HAYMAN, D. S. (1970). Improved procedures for clearing and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assesment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* **55**, 158-161.
- PIERI, C. (1989). Fertilité des terres de savanes. Bilan de 30 ans de recherche et de développement agricoles au sud du Sahara: Ministère de la Coopération et du Développement, CIRAD.
- PINOCHET, J., CALVET, C., CAMPRUBI, A. & FERNANDEZ, C. (1995a). Interaction between the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal association of *Glomus intraradices* and Santa Lucia 64 cherry rootstock. *Plant and Soil* **170**, 323-329.
- PINOCHET, J., CALVET, C., CAMPRUBI, A. & FERNANDEZ, C. (1995b). Growth and nutritional response of Nemared peach rootstock infected with *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Fundamental Applied of Nematology* **18**, 205-510.
- PINOCHET, J., CALVET, C., CAMPRUBI, A. & FERNANDEZ, C. (1996). Interactions between migratory endoparasitic nematodes and arbuscular mycorrhizal fungi in perennial crops: a review. *Plant and Soil* **185**, 183-190.

- PINOCHET, J., CAMPRUBI, A. & CALVET, C.** (1993). Effects of the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the growth of EMLA-26 apple root-stock. *Mycorrhiza* **4**, 79-83.
- PINOCHET, J., CAMPRUBI, A., CALVET, C., FERNANDEZ, C. & RODRIGUEZ KABANA, R.** (1998). Inducing tolerance to the root-lesion Nematode *Pratylenchus vulnus* by early mycorrhizal inoculation of micropropagated Myrobalan 29 C Plum roostock. *Journal of American Society Horticultural Science* **123**, 342-347.
- PINOCHET, J., FERNANDEZ, C., CALVET, C. & CAMPRUBI, A.** (1997). Growth response of OHF-333 pear rootstock to arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus nutrition and *Pratylenchus vulnus* infection. *Fundamental Applied of Nematology* **20**, 87-93.
- PORTEOUS L A, SEIDLER R J AND WATRUD L S** (1997) An improved method for purifying DNA from soil for PCR amplification and molecular ecology applications. *Molecular Ecology* **6**, 787-791.
- PROCTER, D. L. C.** (1986). Fecundity, reproductive effort, age-specific reproductive tactics and intrinsic rate of naturel increase of a high Arctic nematode belonging to the genus *Chiloplacus*. *Holarctic Ecology* **9**, 104-108.
- QIAN, J. H., DORAN, J. W. & WALTERS, D. T.** (1997). Maize plant contributions to root zone available carbon and microbialtransformations of nitrogen. *Soil Biology and Biochemisty* **29**, 1451-1462.
- QUENEHERVE, P. & CHOTTE, J. L.** (1996). Distribution of nematodes in vertisol aggregates under a permanent pasture in Martinique. *Applied Soil Ecology* **4**, 193-200.
- RASHID, F., GERAERT, E., COOMANS, A. & SUATMADJI, W.** (1988). Cephalobidae from the Krakatau region (Nematoda : Rhabditida). *Nematologica* **34**, 125-143.
- RHOADES, H. L. & LINFORD, M. B.** (1959). Control of *Piythium* root rot by the nematode *Aphelenchus avenae*. *Plant disease Reporter* **43**, 323-328.
- RODRIGUEZ-KABANA, R.** (1986). Organic and inorganic nitrogen amendements to soil as nematode suppressants. *Journal of Nematology* **18**, 129-135.
- RONN, R., GRIFFITHS, B. S., EKELUND, F. & CHRISTENSEN, S.** (1996). Spatial distribution and successional pattern of microbial activity and micro-faunal populations on decomposing barley roots. *Journal of Applied Ecology* **33**, 662-672.
- ROSSWALL, T. & PAUSTIAN, K.** (1984). Cycling of nitrogen in modern agricultural systems. *Plant and Soil* **76**, 3-21.
- RUESS, L. & DIGHTON, J.** (1996). Cultural studies on soil nematodes and their fungal hosts. *Nematologica* **42**, 330-346.

- SALEH, H. & SIKORA, R. A.** (1984). Relationship between *Glomus fasciculatum* root colonisation of cotton and its effect on *Meloidogyne incognita*. *Nematologica* **30**, 230-237.
- SALL, S. N., BRAUMAN, A., ROULAND, C., MIAMBI, E. & CHOTTE, J. L.** (2002). Variation in the distribution of monosaccharides in soil fractions in the mounds of termites with different feeding habits (Senegal). *Biology and Fertility of Soil* **36**, 232-239.
- SEINHORST, J. W.** (1962). Modification of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica* **8**, 117-128.
- SHANNON, C. E. & WEASER, W.** (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press.
- SHIELDS, J. A., PAUL, E. A. & PARKINSON, D.** (1973). Turn over of microbial tissue in soil under field conditions. *Soil Biology and Biochemistry* **5**, 753-764.
- SIDDIQI, M. R.** (1986). *Tylenchida. Parasites of Plants and Insects*: C.A.B. Commonwealth institute of parasitology.
- SIMPSON, E. H.** (1949). Measurement of diversity. *Nature* **163**, 688.
- SKUJINS, J. J., BRAAL, L. & MCLAREN, A. D.** (1962). Characterisation of phosphatase in a terrestrial soil sterilized with electron beam. *Enzymologia* **25**, 125-133.
- SMALL, R. W.** (1979). The effects of predatory nematodes on populations of plant parasitic nematodes in pots. *Nematologica* **25**, 94-103.
- SMALL, R. W. & GROOTAERT, P.** (1983). Observations on the predation abilities of some soil nematode dwelling predatory nematodes. *Nematologica* **29**, 109-118.
- SMITH, G. S. & KAPLAN, D. T.** (1988). Influence of mycorrhizal fungus, phosphorus and burrowing nematode interactions on growth of rough lemon citrus seedlings. *Journal of Nematology* **18**, 429-435.
- SMITH, S. E. & READ, D. J.** (1997). *Mycorrhizal symbiosis*, Academic Press edition. San Diego.
- SOHLENIUS, B.** (1973). Influence of food supply on population structure and length distribution in *Acrobeloides nanus* (Nematoda: Cephalobidae). *Pedobiologia* **13**, 205-213.
- SOHLENIUS, B.** (1980). Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematode terrestrial ecosystems. *Oikos* **34**, 186-194.
- SOHLENIUS, B., BOSTRÖM, S. & SANDOR, A.** (1988). Carbon and nitrogen budgets of nematodes in arable soil. *Biology and Fertility of Soils* **6**, 1-8.

- SOHLENIUS, B., BOSTRÖM, S. & SANTOR, A. (1987). Long-term dynamics of nematode communities in arable soil under four cropping systems. *Journal of Applied Ecology* **24**, 131-144.
- SOHLENIUS, B. & WASILEWSKA, L. (1984). Influence of irrigation and fertilisation on the nematode community in a Swedish pine forest soil. *Journal of Applied Ecology* **21**, 327-342.
- SONNEMANN, I., DOGAN, H., KLEIN, A., PIEPER, B., EKSCHMITT, K. & WOLTERS, V. (1999). Response of soil microflora to changes in nematode abundance - evidence for large scale effects in grassland soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil* **162**, 385-391.
- SORENSEN, J. (1997). The rhizosphere as a habitat for soil microorganisms. In: Van Elsas J. D, Trevors J. T. & Wellington E. M. H. (eds) *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, INC. New York. 21-45.
- STOLP, H. (1988). *Microbial Ecology: organisms, habitats, activities*: Cambridge University Press. New York. 308 p.
- STOTZKY, G. (1997). Soil as an Environment for microbial life. In: Van Elsas J. D, Trevors J. T. & Wellington E. M. H. (eds) *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, INC. New York. 1-20.
- STURHAN, D. (1986). Influence of heavy metals and others elements on soil nematodes. *Revue de Nematology* **9**, 311.
- SWIFT, M. J., HEAL, O. W. & ANDERSON, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial Ecosystems*. Oxford: Blackwell Scientific.
- SY, D. (2001). Influence du type de bactéries ingérées sur la multiplication de quelques nématodes bactériophages de la famille des Cephalobidae, Filipjev, 1934. Mémoire de DEA, Université Cheikh Anta Diop. Dakar. 51 pages.
- TABATABAI, M. A. & BREMNER, J. M. (1969). Use of p-Nitrophenyl phosphatase ofr assay of soil phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry* **1**, 301-307.
- TAHA, A. H. Y. & KASSAB, A. S. (1980). Interrelations between *Meloidogyne javanica* Rotlyenchus reniformis, and *Rhizobium sp* on *Vigna sinensis*. *Journal of Nematology* **12**, 57-62.
- TARAFDAR, J. C. & MARSCHNER (1995). Dual inoculation with *Aspergillus fumigatus* and *Glomus mosseae* enhances biomass production and nutrient uptake in wheat (*Triticum aestivum* L.) supplied with organic phosphorus as Na-phytate. *Plant and Soil* **173**, 97-102.
- TATE, R. L. (1995). *Soil microbiology*. John Wiley & Sons, Inc. New Jersey. USA. 398 pages.
- THENG, B. K., TATE, K. R. & SOLLINS, P. (1989). Constituents of organic matter in temperat and tropical soils. In Coleman D.C., Oades J. M. & Uehara G. (eds) *Dynamics of soil organic matter in Tropical Ecosystems*. University of Hawaii. 5-31.

- TIETJEN, J. H. & LEE, J. J. (1977). Feeding behaviour of marine nematodes. In B. C. Coull (ed). *Ecology of marine Benthos*. University of South Carolina Press, Columbia: 21-35.:
- THOMAS, S. H. (1978). Population densities of nematodes under seven tillage regimes. *Journal of Nematology* **10**, 24-27.
- THOMAS, R. J. (1987). Distribution of *Termitomyces* Heim and other fungi in the nests and major workers of *Macrotermes bellicosus* (Smeathman) in Nigeria. *Soil Biology and Biochemistry* **19**, 329-333.
- THOMASHOW, L. S., WELLER, D. M., BONSALE, R. F. & PIERSON, L. S. (1990). Production of the antibiotic phenazine-1-carboxylic acid by fluorescent *Pseudomonas* species in the rhizosphere of wheat. *Applied and Environmental Microbiology* **56**, 908-912.
- THORN, G. (1997). The fungi in soil. In: Van Elsas J. D, Trevors J. T. & Wellington E. M. H. (eds) *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, INC. New York. 63-127.
- THORNE, G. (1925). The Genus *Acrobeles* von Linsow, 1877. *Transactions of the American Microscopical Society* **44**, 171-210.
- THORNE, G. (1937). A Revision of the family Cephalobidae Chitwood & Chitwood, 1934. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* **4**, 1-16.
- TOOP, E., VALLAEYS, T. & SOULAS, G. (1997). Pesticides: Microbial degradation and effects on microorganisms. In: Van Elsas J. D, Trevors J. T. & Wellington E. M. H. (eds) *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, INC. New York. 547-575.
- TRAUNSPURGER, W., BERGTOLD, M. & GOEDKOOP, W. (1997). The effects of nematodes on bacterial activity and abundance in a freshwater sediment. *Oecologia* **112**, 118-122.
- TREVORS, J. T. & VAN ELSAS, J. D. (1997). Microbial Interactions in soil. In: Van Elsas J. D, Trevors J. T. & Wellington E. M. H. (eds) *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, INC. New York. 215-243.
- UMESH, K. C., KRISHNAPPA, K. & BAGYARAJ, D. C. (1988). Interaction of burrowing nematode, *Radopholus similis* (Cobb, 1893) thorne 1949 and VA mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* (Thaxt) gerd and trappe in banana (*Musa acuminata* Colla). *Indian Journal of Nematology* **18**, 6-11.
- VAN DER BOOGERT, P. H. J. F., VELVIS, H., ETTEMA, C. H. & BOUWMAN, L. A. (1994). The role of organic matter in the population dynamics of the endoparasitic nematophagous fungus *Drechmeria coniospora* in microcosms. *Nematologica* **40**, 249-257.
- VAN OVERBEEK, L. & VAN ELSAS, J. D. (1997). Adaptation of bacteria to soils conditions: applications of molecular physiology in soil microbiology. In: Van Elsas J. D, Trevors J. T. & Wellington E. M. H. (eds) *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, INC. New York. 441-477.

- VANCOPPENOLLE, B., BORGONIE, G. & COOMANS, A. (1999). Generation times of some free-living nematodes cultured at three temperatures. *Nematology* **1**, 15-18.
- VAZQUEZ, M. M., CESAR, S., AZCON, R. & BAREA, J. M. (2000). Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and other microbial inoculants (*Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Trichoderma*) and their effects on microbial population and enzyme activities in the rhizosphere of maize plants. *Applied Soil Ecology* **15**, 261-272.
- VENETTE, R. C. & FERRIS, H. (1997). Thermal constraints to population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry* **29**, 63-74.
- VENETTE, R. C. & FERRIS, H. (1998). Influence of bacterial type and density on population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 949-960.
- VERHOEF H A & BRUSSAARD L (1990). Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agroecosystems: the contribution of soil animals. *Biogeochemistry* **11**, 175-211.
- VERSCHOOR, B. C., DE GOEDE, R. M. G., DE VRIES, F. W. & BRUSSAARD, L. (2001). Changes in the composition of plant-feeding nematode community in grasslands after cessation of fertiliser application. *Applied Soil Ecology* **17**, 1-17.
- 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. & OLIVIER, R. (2002). Changes in nematodes communities after manuring in millet fields in Senegal. *Nematology* **5** (sous presse ???).
- WALKER, G. E. (1984). Feeding trials of *Aphelenchus avenae* on soil bacteria and actinomycetes. *Plant and Soil* **78**, 431-432.
- WALLACE, H. R. (1971). Abiotic influence in the soil environment. In: Zurckerman B.M., W.F., Mai R. A. and Rohde R. A. (eds) *Plant parasitic nematodes*. Academic Press, New York. 257-280.
- WASILEWSKA, L. (1989). Impact of human activities on nematodes. In: Clarholm C. & bergström L. (eds) *Ecology of arable land*. Kluwer academic, Dordrecht. The Netherland. 123-132.
- WASILEWSKA, L. (1997). Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes. *Russian Journal of Nematology* **5**, 113-126.
- WASILEWSKA, L. (1998). Changes in the proportions of groups of bacterivorous soil nematodes with different life strategies in relation to environmental conditions. *Applied Soil Ecology* **9**, 219-224.

- WOOD, F. H.** (1973). Nematode feeding relationships: feeding relationships of soil dwelling nematodes. *Soil Biology and Biochemistry* **15**, 593-601.
- WOODS, L. E., COLE, C. V., ELLIOT, E. T., ANDERSON, R. V. & COLEMAN, D. C.** (1982). Nitrogen transformations in soil as affected by bacterial-microfaunal interactions. *Soil Biology and Biochemistry* **14**, 93-98.
- YEATES, G. W.** (1979). Soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Journal of Nematology* **11**, 213-229.
- YEATES, G. W.** (1987). How plants affect nematodes. *Advances in Ecological Research*. **17**, 61-113.
- YEATES, G. W. & BONGERS, T.** (1999). Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment* **74**, 113-135.
- YEATES, G. W., BONGERS, T., DE GOEDE, R. G. M., FRECKMAN, D. W. & GEORGIEVA, S. S.** (1993a). Feed Habits in Soil Nematode Families and Genera-An Outline for Soil Ecologists. *Journal of Nematology* **25**, 315-331.
- YEATES, G. W. & KING, K. L.** (1997). Soil nematodes as indicators of the effect of management on grasslands in the new england tablelands (NSW) comparison of native and improved grassland. *Pedobiologia* **41**, 526-536.
- YEATES, G. W., SAGGAR, S. & DALY, B. K.** (1997). Soil microbial C, N, and P, and microfaunal populations under *Pinus radiata* and grazed pasture land-use systems. *Pedobiologia* **41**, 549-565.
- YEATES, G. W., WARDLE, D. A. & WATSON, R. N.** (1993b). Relationships between nematodes, soil microbial biomass and Weed-Management strategies in maize and asparagus cropping systems. *Soil Biology and Biochemistry* **25**, 869-876.

ANNEXES

Annexe 1: Caractéristiques des différents nématodes testés

Zeldia punctata (Thorne,1925) Thorne,1937

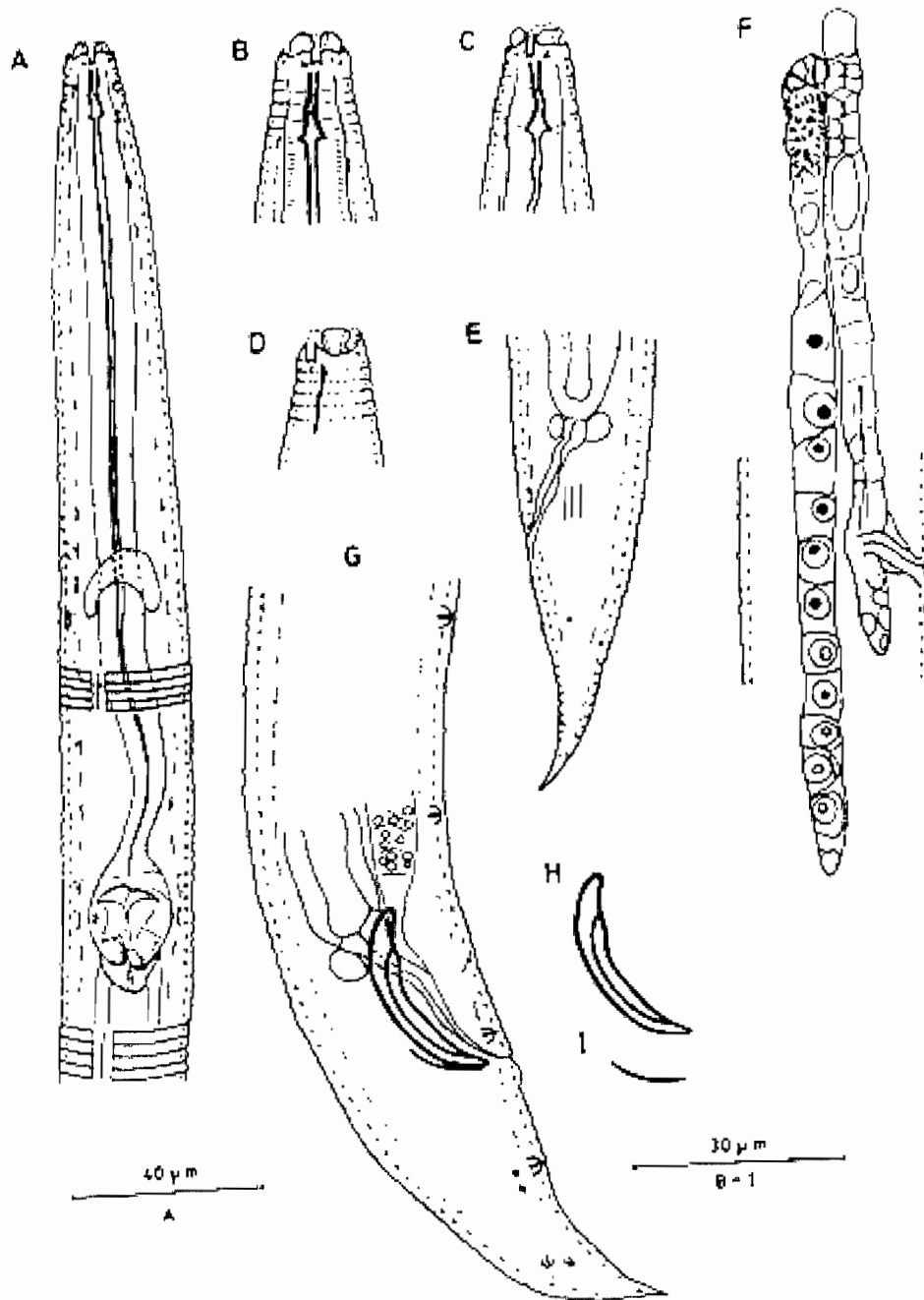
C'est un Cephalobidae de grande taille, son corps présente des anneaux. Il possède des proboles labiaux pointus à arrondis et des proboles céphaliques, aplatis avec des bords antérieurs simples sans projection membraneuse. Les populations ne sont constituées généralement que de femelles. Les mâles n'apparaissent qu'en cas de stress (De Ley,1991, 1995).

Acrobeloides nanus (de Man, 1880) Anderson, 1968

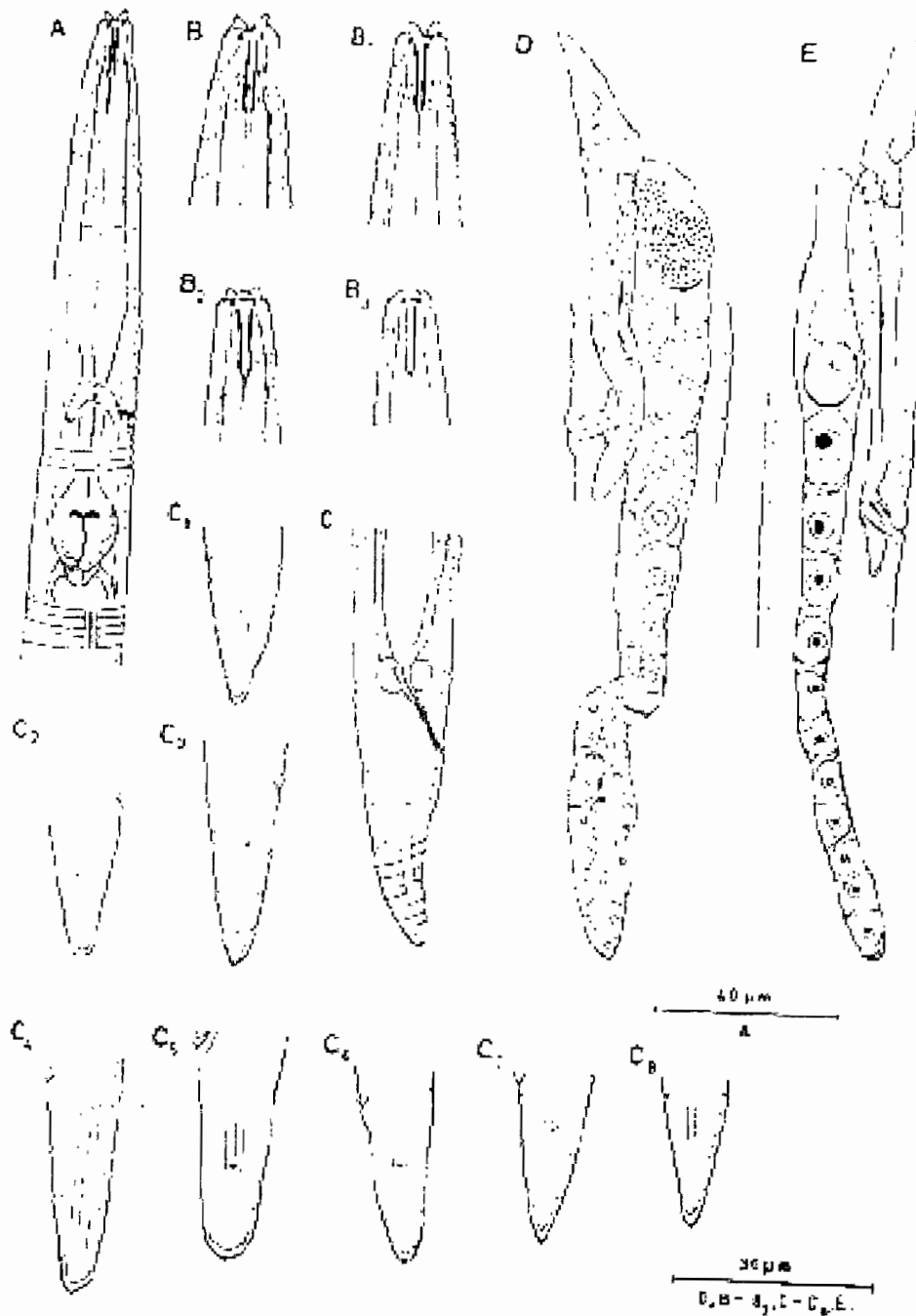
Contrairement à *Zeldia punctata*, *Acrobeloides nanus* est un cephalobidae de petite taille. Son corps présente également des anneaux. Il possède 3 proboles labiaux ronds, en forme de boutons, reliés par des arêtes tangentielles bien définies. Cette espèce présente une grande variabilité au niveau des terminaisons céphaliques et caudales (Rashid *et al.*, 1988), elle est de plus ubiquiste. En raison de ces différentes caractéristiques nous avons choisi de tester deux populations de cette espèce de nématode, le morphotype 1 et le morphotype 2 qui sont appelés par la suite *A. nanus* 1 et *A. nanus* 2.

Cephalobus pseudoparvus (Rashid *et al.*, 1988).

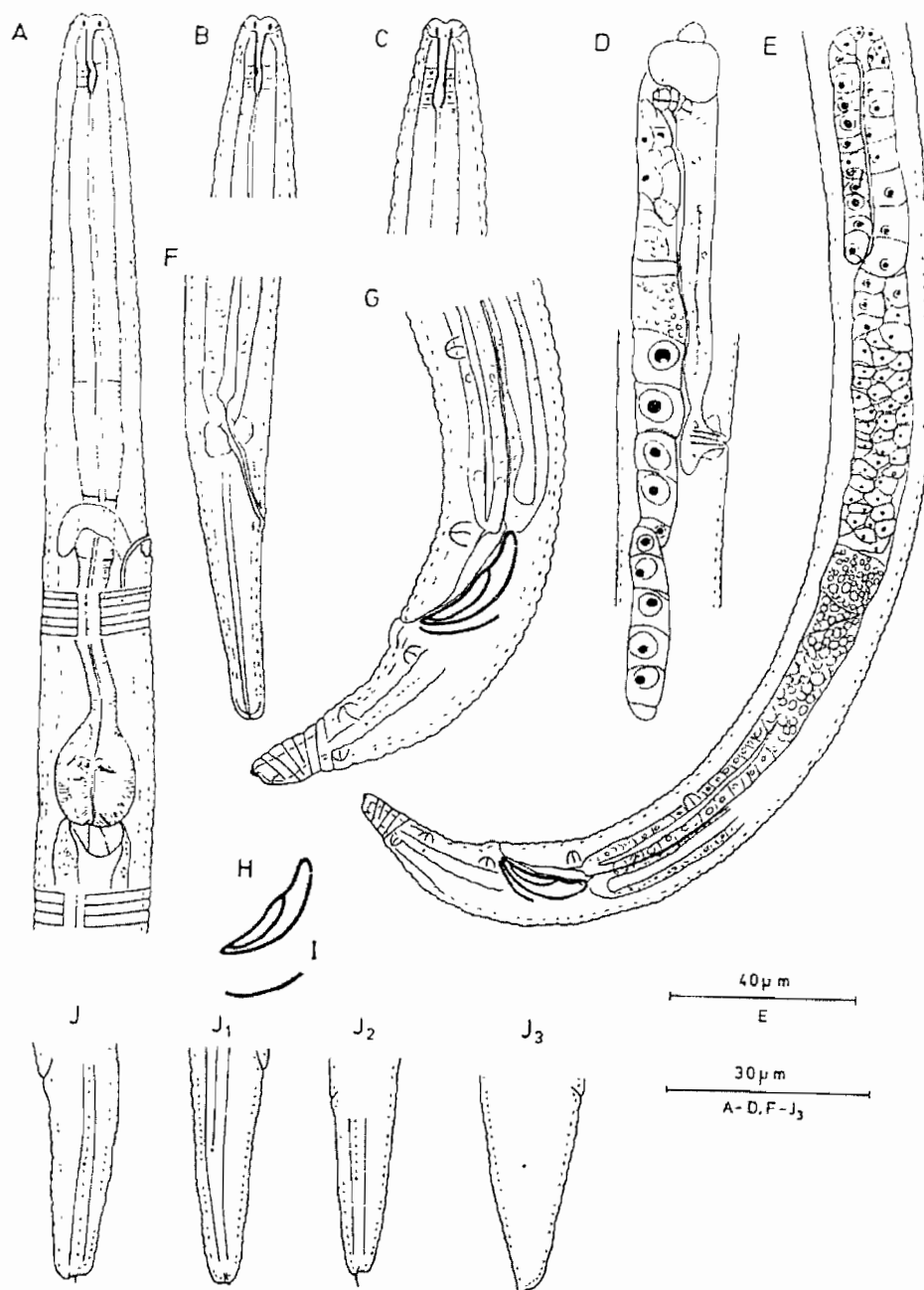
Il s'agit d'un nématode de petite taille avec un corps cylindrique, présentant une cuticule épaisse et annelée. Ses proboles labiaux sont courts, et extérieurement courbés. Ils sont séparés et proches les uns des autres au niveau des axes secondaires. sa reproduction est essentiellement parthénogénétique.



Zeldia punctata. A, région antérieure de la femelle; B, région céphalique de la femelle; C, région céphalique du mâle; D, région céphalique de la femelle avec les amphides ; E, région postérieure de la femelle ; F, système reproducteur de la femelle; G, région postérieure du mâle ; H, spicule ; I, gubernaculum (d'après Rashid *et al.*, 1984)



Acroboloides nanus Femelle; A, région antérieure; B-B3, région céphalique montrant la variation dans les proboles; C, région postérieure; C1-C8, variation de la queue ; D et E, système reproducteur de la femelle (d'après Rashid *et al.*, 1984).



Cephalobus pseudoparvus n. sp. A, région antérieure de la femelle; B, région céphalique de la femelle; C, région céphalique du mâle; D, système reproducteur de la femelle; E, système reproducteur du mâle; F région postérieure de la femelle; G région postérieure du mâle; H, spicule; I, gubernaculum; J₁, J₂, J₃ et J₄, variation de la queue de la femelle (d'après Rashid et al, 1984)

Annexe 2: Milieu Trypsic Soy Agar (TSA) à 0,3% (Meyer et Linderman, 1986).

Eléments	Quantités
Tryptic Soy Broth (TSB)	3 g
Agar	10 g
Cholestérol (5 g l ⁻¹ d'éthanol)	1 ml
Cycloheximide (1%)	1 ml
Q. S. P	1000 ml

Solution stérilisée à 110°C pendant 30 mn.

Le cholestérol est ajouté après la stérilisation.

Annexe 3: Solution de Long Ashton (Hewitt, 1966)

Eléments	Quantités
Macroéléments	mg l⁻¹
KNO ₃	400
K ₂ SO ₄	350
Ca(NO ₃) ₄ ·H ₂ O	900
NaH ₂ PO ₄ ·H ₂ O	200
MgSO ₄ ·7H ₂ O	500
Oligoéléments	mg l⁻¹
MnSO ₄	2,5
CuSO ₄ ·7H ₂ O	0,25
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	0,3
H ₃ BO ₃	3,0
NaCl	5,0
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ·4H ₂ O	5 ml/100L
EDTA-Fe (13%) (11g l ⁻¹)	4 ml

Annexe 4: Milieu de Melin et Norkrans (MMN) modifié par Marx (1969)

Eléments	MMN
$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$	0,25 g
Extrait de malte	3 g
Glucose	10 g
$\text{CaCl}_2, 2\text{H}_2\text{O}$	0,05 g
KH_2PO_4	0,5 g
$\text{MgSO}_4, 7\text{H}_2\text{O}$	0,15 g
NaCl	0,025 g
Thiamine-HCl (1 mg ml ⁻¹)	1 ml
Citrate ferrique	1,2 ml
pH	5,5
Agar	20 g
Q. S .P	1 litre

Annexe 5: Composition du fixateur FPG à chaud

-100 ml de formol 40%

-10 ml d'acide propionique

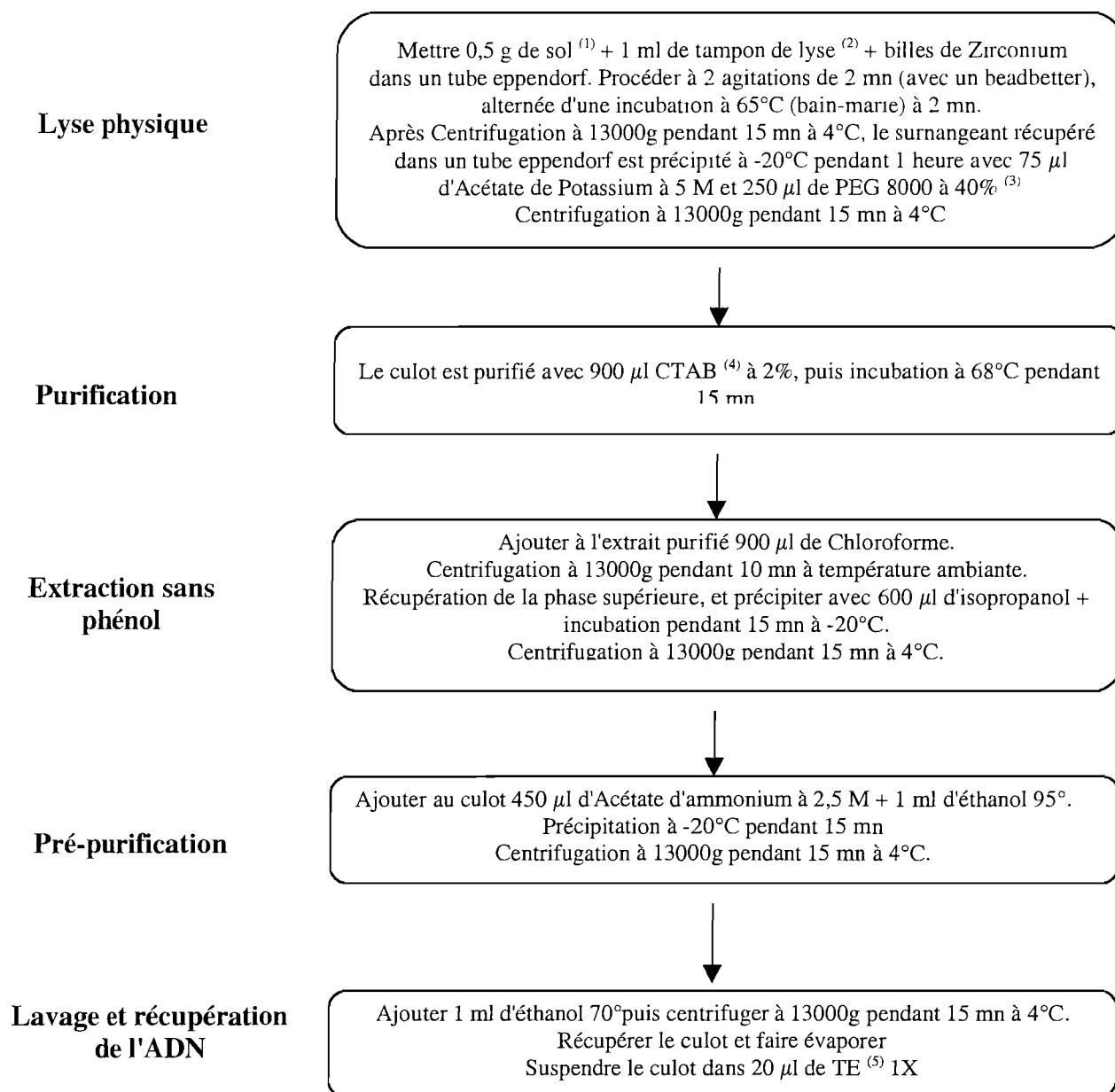
-10 ml de glycérine bidistillée

On complète avec de l'eau jusqu'à 1000 ml.

-Quelques gouttes d'acide picrique jusqu'à l'apparition d'une coloration jaune citron.

Cette fixation permet de conserver les nématodes pendant longtemps.

**Annexe 6: Protocole d'extraction de l'ADN bactérien total du sol (Proteus et al.(1997),
modifié par Fall et Brauman (2003)**



(1) Sol broyé et tamisé à 200 µm.

(2) Tampon de lyse (à stériliser): NaCl 0,25M, EDTA (Ethylène Diamine Tetra Acetic) 0,1M, pH8.

(3)PEG (à stériliser): PolyEthylèneGlycérol

(4)CTAB (à stériliser): CetylTriméthyl Ammonium Bromide (C₁₉H₄₂NBr)

(5)TE: Tris EDTA

Annexe 7: Article sur l'expérience 4 (accepté pour publication dans la revue *Plant and Soil*)**INTERACTION BETWEEN ZELDIA PUNCTATA (CEPHALOBIDAE), SOME BACTERIA AND THE SOIL MICROBIAL COMMUNITY WITH OR WITHOUT PLANTS**

D. Djigal^a, M. Sy^{a,d}, A. Brauman^a, T.A. Diop^{b,c}, J.L. Chotte^a, D. Mounport^d, and C. Villenave^{a*}

^a IRD, UR IBIS, BP 1386, Dakar, Senegal

^b Université Cheikh Anta Diop, Département de Biologie Végétale, Dakar, Senegal

^c IRD, Laboratoire de Microbiologie, BP 1386, Dakar, Senegal

^d Université Cheikh Anta Diop, Département de Biologie Animale, Dakar, Senegal

Abstract

Bacterial feeding nematodes constitutes one of the primary grazers of bacteria in soils. The effects of selecting grazing of a representative nematode (*Zeldia punctata*, Cephalobidae), on nematode physiology and on soil microbial communities characteristics were investigated. In a first experiment, we measured (i) the effect of five different bacterial strains on *Z. punctata* life cycle in Petri dish plate (ii) the impact of soil bacterial inoculation on *Z. punctata* growth in soil microcosm. Selection of the five bacterial strains were based on morphology, cell wall characteristics and mucus production. Whatever the experimental design *Z. punctata* development was strongly affected by the type of bacteria ingested. Bacterial cells wall characteristics seems to affect directly *Z. punctata* development as the higher nematode densities where only reached with gram negative strains (*Pseudomonas monteilii* and *Methylobacterium nodulens*). In Petri dish, filamentous organisms (*Actinomyces* sp.) and mucus producing bacteria (*Bradyrhizobium* sp.) led to the lowest development. The duration of nematode life periods (egg, juvenile, reproductive stage, non reproductive) were significantly affected by the different food source quality. Total life course vary from 12.5 days (*Bradyrhizobium* sp. mucus producers) to 40 days (*Pseudomonas monteilii*). In a second experiment we monitored the influence of inoculated *Z. punctata* on the endogenous soil microbial community in the presence or not of a maize plantlets. Whatever the treatment, soil nematode inoculation led to an increase of bacterial activity (phosphatase alkaline) but did not influence significantly the bacterial biomass. Soil bacterial genetic fingerprint (DGGE) was more influenced by the plant than by the nematode inoculation. The nematode activities have important repercussions on N flux in soil as the inoculation of *Z. punctata* without plant resulted in a net increased of N mineralization (2 mg N per pot) while in the absence of the nematode a decreased of mineral nitrogen (0.5 mg N per pot) was observed, due to bacterial immobilization. This study underscore the relationship between grazing on selected bacteria and nematode development, nevertheless the nematode grazing impact on the overall soil microbial compartment seems to primary affect its activity and relative dominance rather than its diversity.

Key words: bacterial-feeding nematode, maize, DGGE, bacterial community.

Annexe 8: Article sur l'expérience 5 (soumis pour publication dans la revue *Soil Biology and Biochemistry*).

INFLUENCE OF BACTERIAL-FEEDING NEMATODES (CEPHALOBIADAE) ON SOIL MICROBIAL COMMUNITIES DURING MAIZE GROWTH

D. Djigal^{a,b}, A. Brauman^b, T.A. Diop^{a,c}, J.L. Chotte^b and C. Villenave^b

^a Université Cheikh Anta Diop, Département de Biologie Végétale, Dakar, Senegal

^b IRD, UR IBIS, BP 1386, Dakar, Senegal

^c IRD, Laboratoire de microbiologie, BP 1386, Dakar, Senegal

Abstract

The effect of several bacterial-feeding nematodes of the Cephalobiadae family (*Zeldia punctata*, *Acroboloïdes nanus* and *Cephalobus pseudoparvus*) on the microbial community of a Sahelian soil (Senegal) was investigated in microcosm. The consequences of the activity of these nematodes on the growth and nitrogen nutrition of young maize plants (aerial biomass, root biomass and nitrogen content) were also estimated. Laboratory-cultured nematodes were inoculated into soil containing maize seedlings where the natural nematofauna had been previously eliminated by alternately freezing and defrosting (5 cycles). The microbial compartment of the soil community was characterised through total microbial biomass (using fumigation-extraction), density of bacteria (using colony forming units counts), microbial activity (using alkaline phosphatase) and genetic structure of soil microbial community (using denaturing gradient gel electrophoresis) at sowing and at 12, 26 and 47 days after planting. Nematode densities in the different treatments (between 4 and 20 Ind g⁻¹ dry soil) demonstrated a high level of reproduction. The different types of nematodes tested induced similar trends in changes in the microbial pool of the soil and in maize seedling growth. Compared to control soils, the presence of nematodes led to an increase (+12 %) in plant biomass and reduced concentrations of soil ammonium but had no effect on concentrations of nitrate by the end of the experiment. Approximately 2/3 of the inorganic nitrogen initially present in the soil was incorporated into the maize plants with nematodes whereas only 47% was incorporated without nematodes. Nematode activity led to a significant decrease in microbial biomass (-28 %) and density of cultivable bacteria (-55 %), however, nematodes stimulated bacterial activity (+18 %). The effects of *Z. punctata* were weakest compared to *A. nanus* and *C. pseudoparvus*. The presence of nematodes modified the genetic structure of the microbial community essentially by changing in the relative abundance of dominant bacterial populations. Among nematode species tested, *Acroboloïdes nanus* modified the structure of the microbial communities the most compared with control soils without nematodes. Overall, results from this study provide evidence for the ability of soil nematode predators to alter microbial activity, microbial community structure, nitrogen mineralisation and growth of maize seedlings in a Sahelian soil from Senegal, West Africa.

Key words: DNA fingerprinting, DGGE, Senegal, bacterial-feeding nematodes, inorganic N, phosphatase activity.