

Université de Montréal

Impact de la prédation par les nématodes libres sur les communautés microbiennes et
conséquences fonctionnelles sur la conservation des sols organiques.

Par

Lisa Pouliot

Institut de recherche en biologie végétale

Département des sciences biologiques à l'Université de Montréal,

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté

en vue de l'obtention du grade de Maître ès science (M.Sc.)

en science biologique, option recherche

Décembre 2022

© Lisa Pouliot, 2022

Université de Montréal
Département de sciences biologique, Faculté des arts et des sciences (études supérieures)

Ce mémoire intitulé

**Impact de la prédation par les nématodes libres sur les communautés microbiennes
et conséquences fonctionnelles sur la conservation des sols organiques.**

Présenté par

Lisa Pouliot

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Simon Joly

Président-rapporteur

Pierre-Luc Chagnon

Directeur de recherche

Benjamin Mimee

Codirecteur

Thiago Gumiere

Membre du jury

Résumé

L'affaissement et la dégradation des sols organiques, utilisés pour les cultures maraîchères du Québec, sont actuellement des sujets criants. Ces sols très fertiles sont utilisés pour la production d'environ 50 % des légumes au Québec. Cependant, une partie de cette ressource est perdue, à chaque année, à cause de l'érosion et de l'activité microbienne. Plusieurs mesures sont actuellement prises pour réduire ces pertes, telles que l'utilisation de brise-vent et la réduction des labours, dans le but d'augmenter la durée de vie de cette ressource. Toutefois, ces méthodes ne sont pas suffisantes et ne considèrent pas les facteurs biotiques derrière la dégradation des sols organiques. La respiration (oxydation) microbienne représente pourtant plus de 50 % de la perte totale de matière organique dans le sol. Comme les nématodes libres sont les prédateurs principaux du microbiote, leur abondance et leur diversité pourraient influencer les populations microbiennes, mais les conséquences de cette interaction sur la composition et la diversité des communautés sont peu connues. Cette étude fait ressortir le rôle indirect des nématodes dans la dégradation de la matière organique via la prédation des bactéries et des champignons dans le sol et la régulation de ces communautés. Nous avons manipulé les communautés de nématodes afin d'observer des variations de composition et de diversité dans la communauté bactérienne, ainsi que dans les processus de dégradation de la matière organique. Des variations significatives ont été observées pour la production possible d'enzymes extracellulaires provenant des bactéries, l'abondance des bactéries, la disponibilité de l'azote dans le sol et le rendement des feuilles de laitues. Ces résultats permettent de faire ressortir l'importance de la prédation des nématodes et la nécessité d'accorder à ce groupe une plus grande attention dans la mise en place de systèmes de production végétale. L'ajustement des pratiques culturales pourrait aider à maintenir des réseaux écologiques plus stables et augmenter la longévité des sols organiques.

Mots clés : Nématodes, bactéries, dégradation, sol organique, minéralisation, prédation

Abstract

The subsidence and degradation of organic soils, used for vegetable crops in Quebec, is currently a critical issue. These very fertile soils are used for the production of about 50% of the vegetables in Quebec. However, part of this resource is lost every year due to erosion and microbial activity. Several measures are currently being taken to reduce these losses, such as the use of windbreaks and the reduction of plowing, to increase the life span of this resource. However, these methods are not sufficient and do not consider the biotic factors behind organic soil degradation. Microbial respiration (oxidation) accounts for more than 50% of the total loss of organic matter in the soil. Free-living nematodes are the main predators of the microbiota, their abundance and diversity could influence microbial populations, but the consequences of this interaction on community composition and diversity are poorly understood. This study highlights the indirect role of nematodes in the degradation of organic matter via predation of bacteria and fungi in the soil and the regulation of these communities. We manipulated nematode communities and observed variations in composition and diversity in the bacterial community, as well as in organic matter degradation processes. Specifically, significant variations were obtained for the possible production of extracellular enzymes from bacteria, bacterial abundance, soil nitrogen availability, and lettuce leaf yield. These results serve to highlight the importance of nematode predation and the need for greater attention to this group in the development of crop production systems. Adjusting cultural practices could help maintain more stable ecological networks and increase the longevity of organic soils.

Key words: Nematodes, bacteria, degradation, organic soil, mineralization, predation

Table des matières

Résumé	iii
Liste des Tableaux	vii
Liste des figures	viii
Abréviations	xi
Avant-propos	xv
1 — Introduction générale	1
1.1. Les sols organiques et la problématique associée	1
1.2. Le microbiote du sol et son implication dans la perte ou la création de matière organique.....	3
1.2.1. Formation et stabilisation de la MOS	3
1.2.2. Dégradation et minéralisation	5
1.3. Les nématodes libres et leurs interactions trophiques dans le sol	7
1.3.1. Les nématodes libres et leur classification selon l'indice de maturité	7
1.3.2. La prédation des micro-organismes par les nématodes	9
1.4. Les perturbations agricoles et leurs impacts sur les communautés de nématodes..	10
Objectifs et hypothèses de l'étude	13
2 — Article scientifique : Impact de la prédation des nématodes libres sur les communautés microbiennes et les conséquences sur la pérennité des sols organiques.	14
Résumé.....	14
2.1. Introduction	15
2.2. Matériels et méthodes	18
2.3. Résultats	27

2.4. Discussion	44
2.5. Remerciements	50
2.6. Annexe	51
Bibliographie.....	56
3 – Discussion et conclusion générales.....	63
Bibliographie	68
Annexe générale	80

Liste des Tableaux

Tableau 2.1. Amorces pour séquençage ADN

Tableau 2.2. Amorces pour l'amplification par qPCR

Tableau 2.3. Poids secs des feuilles et des racines de laitues entre les différents traitements après huit semaines de croissance.

Liste des figures

Figure I. Formation de la matière organique dans une tourbière à partir de débris végétaux et de l'activité anaérobie des micro-organismes dans le milieu.

Figure II. Cascade trophique de la prédation des communautés microbiennes et des nématodes dans le sol par les nématodes libres. Les nématodes bactériovores et fongivores font habituellement partie des *cp* les plus bas, alors que les prédateurs et les omnivores sont, en général, retrouvés dans les *cp* élevés.

Figure III. Impacts qui découlent des différentes pratiques culturales et les interactions trophiques associées. Les nématodes opportunistes bactériovores et fongivores prolifèrent rapidement et consomment beaucoup d'individus des communautés microbiennes de façon à remettre en circulation les minéraux et augmenter la vitesse de dégradation des sols organiques.

Figure 2.1. Analyse en coordonnées principales (PCoA) montrant la dissimilarité (Bray-Curtis) entre les communautés de nématodes extraites du sol utilisé comme substrat (« Contrôle », vert) et des inoculas en provenance d'autres milieux (« Perturbations A, B, C, D). Les ellipses ont un intervalle de confiance de 95 % autour du centroïde.

Figure 2.2. Abondance relative est différentes familles de nématodes présentes dans le sol à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021.

Figure 2.3. Analyse de la diversité alpha (Shannon) avec ANOVA pour les communautés bactériennes. Les barres verticales représentent la distribution des données et les lettres montrent les différences significatives entre les traitements pour un seuil de 0,05. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.).

Figure 2.4. Analyse en coordonnées principales (PCoA) montrant la dissimilarité (Bray-Curtis) entre les communautés de nématodes dans le sol à la fin des deux expériences. Les ellipses ont un intervalle de confiance de 95 % autour du centroïde.

Figure 2.5. Abondance des bactéries dans le sol mesuré par qPCR à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021 avec un test de Tukey. Les barres verticales représentent la distribution des données et les lettres montrent les différences significatives entre les

traitements pour un seuil de 0,05. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.).

Figure 2.6. Abondance des champignons dans le sol mesuré par qPCR à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021 avec un test de Tukey. Les barres verticales représentent la distribution des données et le seuil de significativité est de 0,05. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.).

Figure 2.7. Comparaison du nombre de nématodes dans chaque pot pour 100 ml de sol à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021. L'absence de lettre indique qu'il n'y a pas de différences significatives entre les traitements selon un test de Tukey avec un seuil de significativité de 0,05. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.).

Figure 2.8. Quantification de l'azote disponible dans le sol sous forme de NH_4 (A et B) et NO_3 (C et D) après huit semaines de croissance. Les lettres font ressortir les différences significatives entre les traitements selon un test de Tukey avec un seuil de significativité de 0,05. Les figures A et C représentent les valeurs pour l'expérience d'été 2021, alors que B et D représentent les résultats d'automne 2021. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.).

Figure 2.9. Abondances relatives des gènes liés à la production d'enzymes extracellulaires extrapolées à partir du profilage des communautés bactériennes par séquençage d'amplicon pour l'expérience d'automne 2021 avec un test de Tukey. Les barres verticales représentent la distribution des données et les lettres montrent les différences significatives entre les traitements pour un seuil de 0,05.

Figure 2.10. Régression linéaire des taux de production de quatre enzymes extracellulaires en fonction de l'humidité lors de la seconde expérience qui se déroulait lors de l'automne 2021 selon un test GLM (lm, Gaussian).

Figure 2.11. Abondance relative de différentes familles bactériennes dans le sol à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021 obtenue par séquençage d'amplicon.

Figure complémentaire 2.1. Analyse en coordonnées principales (PCoA) montrant la dissimilarité (Bray-Curtis) entre les communautés de nématodes dans le sol à la fin de

l'expérience d'automne 2021. Les ellipses ont un intervalle de confiance de 95 % autour du centroïde.

Figure complémentaire 2.2. Analyse de la diversité alpha (Shannon) avec ANOVA pour les communautés de nématodes dans le sol à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021. Les barres verticales représentent la distribution des données. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.) pour un seuil de 0,05.

Figure complémentaire 2.3. Analyse en coordonnées principales (PCoA) montrant la dissimilarité (Bray-Curtis) entre les communautés de champignon dans le sol à la fin de l'expérience d'automne 2021. Les ellipses ont un intervalle de confiance de 95 % autour du centroïde.

Figure complémentaire 2.4. Abondances relatives des gènes liés à la production d'enzymes extracellulaires extrapolées à partir du profilage des communautés bactériennes par séquençage d'amplicon pour l'expérience d'été 2021 avec un test Tukey. Les barres verticales représentent la distribution des données et les lettres montrent une différence significative des données pour un seuil de 0,05.

Figure complémentaire 2.5. Régression linéaire des taux de production de quatre enzymes extracellulaires en fonction de l'humidité lors de la première expérience qui se déroulait durant l'été 2021 selon un test GLM (lm, Gaussian).

Figure complémentaire I. Dispositif expérimental dans la serre du centre de recherche de Saint-Jean-sur-Richelieu.

Abréviations

AAC : Agriculture et Agroalimentaire Canada

ADN : Acide désoxyribonucléique

ANOVA : Test paramétrique d'analyse de variance

AMF : Champignon mycorhizien à arbuscules

ARN : Acide ribonucléique

ASV : Variant de séquence d'amplicon

CBH : β -D-1,4-cellobiosidase

GES : Gaz à effet de serre

IRIA : Initiative interministérielle de recherche en agriculture

NAG: β -1,4-N-acétyl-glucosaminidase

n.s. : Non significatif

MOS : matière organique du sol

pb : paires de bases

PCoA : Analyse en coordonnées principales

p.ex. : par exemple

PHENOX : phénol oxydase

PEROX : peroxydase

R² : Coefficient de détermination linéaire

rpm : Rotation par minute

Remerciement

J'aimerais en premier lieu remercier mes directeurs de recherche, M. Benjamin Mimee et M. Pierre-Luc Chagnon, de m'avoir donné l'opportunité d'effectuer cette maîtrise de recherche sous leur supervision avec la collaboration du Ministère d'Agriculture et Agroalimentaire Canada, ainsi que l'Université de Montréal (UDEM) et l'Institut de recherche en biologie végétale (IRBV) dans un sujet innovant. Ils ont été d'un support sans faille au cours des deux dernières années et disponible à tout moment pour me guider et me transmettre leur passion pour leur domaine de recherche malgré les difficultés associées à la pandémie qui a sévi à partir de mars 2020. Ils m'ont fourni l'ensemble des outils nécessaires pour mener à bien ce projet et me permettre de me développer dans le domaine de la biologie.

Je souhaite également souligner l'investissement de la station de recherche d'Agriculture et Agroalimentaire Canada à Saint-Jean-sur-Richelieu et les remercier pour le financement accordé et la possibilité d'utiliser leurs laboratoires pour la récolte de mes données. Il s'agit d'un endroit fabuleux pour progresser avec des équipes multidisciplinaires et rencontrer des personnes accueillantes. J'ai également bénéficié de l'aide de l'équipe de nématologie tout au long de mon parcours académique. Leur aide fut très précieuse pour plusieurs phases de ma maîtrise, dont la récolte d'échantillons en serre et certains processus de biologie moléculaire. Merci également à tous les collaborateurs qui participent de près ou de loin au projet IRIA et qui permettent d'approfondir nos connaissances dans le domaine agricole, afin de favoriser la durabilité de nos ressources et l'innovation.

J'aimerais aussi remercier l'Université de Montréal de m'avoir permis de faire des surveillances d'examens et d'être auxiliaire d'enseignement pour le cours de biodiversité I lors de l'automne 2021. Merci également aux personnels des cycles supérieurs de l'université qui se sont occupés de tous les éléments administratifs liés à ma maîtrise. Leur suivi fut très apprécié.

En dernier lieu, je voudrais remercier les membres de ma famille et mes amis qui m'ont soutenu et encouragé tout au long de mon parcours académique. C'est grâce à eux

que j'ai pu me rendre aussi loin tout en gardant cette même motivation et ce désir d'apprendre et de réussite.

« Tous les organismes d'un écosystème ont un rôle à jouer. Même si celui-ci est indirect, il peut être tout aussi important. »

Avant-propos

Les sols organiques utilisés en culture maraîchère sont parmi les sols les plus fertiles et productifs en agriculture. Cependant, il s'agit d'une ressource limitée et la régénérer pourrait prendre plusieurs milliers d'années. Afin de contrer la perte de matière organique et prolonger la durée de vie de ces sols, des mesures sont prises pour les composantes abiotiques responsables du problème, telles que l'érosion éolienne et hydrique. Il faut toutefois considérer les aspects biotiques pour une plus grande durabilité, puisque les communautés microbiennes sont responsables de plus de 50 % de la dégradation de la matière organique dans le sol. L'effet « bottom-up » des micro-organismes sur leurs prédateurs et des éléments abiotiques sur le microbiote sont bien documentés et considérés dans la grande majorité des études portant sur la dégradation de la MOS. Toutefois, l'effet « top-down » sur les micro-organismes, soit l'impact de la prédation sur ces communautés et le processus de minéralisation, est négligé dans la littérature actuelle. Les nématodes sont parmi les prédateurs les plus importants du microbiote dans le sol et leur impact sur la dégradation des sols organiques par la prédation ne doit pas être négligé.

Ce mémoire est divisé en 3 chapitres, dont le premier est constitué d'une introduction générale sur les sols organiques et leur dégradation, le rôle du microbiote dans le processus de dégradation, les nématodes libres et leurs interactions avec les bactéries et les champignons et l'impact des pratiques culturales sur les nématodes et la dégradation de la MOS. Le second chapitre est présenté sous forme d'article scientifique. Il fait état des résultats expérimentaux obtenus en serre sur la composition, la diversité et la quantification des nématodes libres, bactéries et champignons, ainsi que de l'abondance relative de certaines familles bactériennes. Cet article comporte aussi des informations sur la quantité d'azote utilisable présente pour les plantes et les micro-organismes, sur le rendement des plants de laitues et la production d'enzymes extracellulaires associée à la dégradation de la matière organique. Le dernier chapitre de ce mémoire présente une conclusion générale sur ce qui a été effectué au cours des deux dernières années.

En association avec mes directeurs de recherche, M. Pierre-Luc Chagnon et M. Benjamin Mimee, l'étude fut réalisée au Centre de recherche et de développement de Saint-Jean-sur-Richelieu d'Agriculture et Agroalimentaire Canada dans les laboratoires de

nématologie et de biologie moléculaire de Benjamin Mimee, par moi-même, avec l'aide de l'équipe de recherche de nématologie et de chimie pour la quantification de l'azote. Pour ce qui est des analyses des données statistiques, elles ont été effectuées par Benjamin Mimee, Pierre-Yves Véronneau et moi-même avec le logiciel R. Le mémoire a été rédigé par moi-même et révisé par M. Pierre-Luc Chagnon et M. Benjamin Mimee.

1 — Introduction générale

1.1. Les sols organiques et la problématique associée

Les sols organiques se sont constitués sur plusieurs milliers d'années par une accumulation, en grande partie, de débris de végétaux (Farnham & Finney, 1965) et de composantes animales (Flaig, 1971) partiellement décomposés (Cotrufo *et al.*, 2015) dans un milieu saturé en eau (Farnham & Finney, 1965; Rydin *et al.*, 2013). Il s'agit donc d'un milieu qui a été soumis uniquement à des conditions d'anaérobie et cela implique que le taux de dégradation est bas (production de composés carbonés inorganiques à partir de matière organique) et, par le fait même, moins élevé que le taux de production de matière organique, soit de décomposition. Afin d'effectuer ce processus de respiration anaérobie, l'électron accepteur final peut être remplacé par divers composés comme les nitrates, le soufre, les composés carbonés, et bien d'autres (Lecomte *et al.*, 2018; Keenleyside, 2019). Les composés pouvant fournir le plus d'énergie sont habituellement utilisés en premier. Les sols organiques (terres noires) représentent une classe de sol particulière, caractérisée par une importante quantité de matière organique (> 30 %) et par une porosité texturale très fine (Moussadek *et al.*, 2011; Cotrufo *et al.*, 2013; Lachance *et al.*, 2021).

Les composantes de la matière organique sont très diversifiées, mais comprennent principalement du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène, de l'azote, du soufre et du phosphore (Gleixner, 2013). Ces trois dernières composantes sont habituellement les composés limitants pour l'augmentation de biomasse végétale en agriculture (Kirkby *et al.*, 2011). Ces milieux propices à la formation de matière organique, aussi nommés nécromasse ou humus lorsque la matière organique est partiellement décomposée, sont appelés tourbières. Afin d'être considéré comme tel, le tapis de végétaux en décomposition doit faire au moins 40 cm de profondeur au Canada (Rydin *et al.*, 2013). Ces tourbières, qui sont initialement inondées, sont drainées pour les cultures maraîchères (Gratton *et al.*, 2014) et les conditions d'anoxie du milieu, qui permettaient cette formation d'humus, sont perdues (Landry & Rochefort, 2011). Une fois l'eau retirée, la matière organique présente est utilisée par les agriculteurs et procure une plus grande productivité reliée à la grande fertilité de ces sols et, par le fait même, une plus grande disponibilité de minéraux utilisables dans le processus de croissance des différentes plantes cultivées (Feller, 1995;

Kästner & Miltner, 2018). Malheureusement, ce drainage active également des processus de dégradation produits par des facteurs abiotiques et biotiques, tels que l'érosion par le vent et l'eau (Mathur *et al.* 1991), ainsi que la dégradation par la minéralisation provenant de l'activité des micro-organismes saprotrophes du sol (Vian, 2009; Kästner & Miltner, 2018), c'est-à-dire qui obtiennent les substances nécessaires à leur survie à partir de la matière organique en décomposition. Le processus d'oxydation de la MOS, par les bactéries et les champignons, qui transforment les composés en gaz ou en composés solubles, cause une perte de masse non négligeable et un affaissement des sols (Tate, 1980). De ces faits, la quantité de ressources disponibles est réduite chaque année de quelques centimètres dépendamment de l'emplacement et des différentes conditions auxquelles le sol est exposé (Roose et Sarrailh 1989). Au final, cette perte de matière organique pourrait mener à de graves conséquences économiques (Graves *et al.*, 2015) en limitant notre utilisation de cette ressource dans le temps.

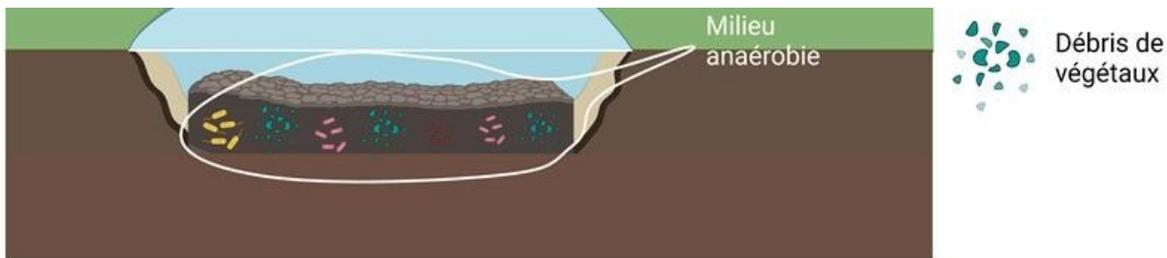


Figure I. Formation de la matière organique dans une tourbière à partir de débris végétaux et de l'activité anaérobie des micro-organismes dans le milieu.

Les sols organiques du Québec permettent la production de plus de 90 % de l'ensemble de la laitue produite au Canada (Statistique Canada, 2016). Cette production représentait à elle seule des retombés économiques de plus de 82,2 millions de dollars au Canada en 2020. Le Québec est également le deuxième plus grand producteur de légumes grâce à ces sols fertiles (Statistique Canada, 2022). Depuis plusieurs années, différentes pratiques pour limiter la dégradation ont été testées, mais aucune ne permet d'équilibrer la création de matière organique et la production de carbone inorganique (Cotrufo *et al.*, 2015). Il est possible de retrouver dans ces pratiques l'ajout de matières organiques exogènes (Bingeman *et al.*, 1953) comme les paillis, l'ajout de cuivre afin de réduire

l'activité microbienne (Mathur & Sanderson, 1980), la gestion de la nappe phréatique afin de recréer des milieux anaérobiques (Snyder *et al.*, 1978) et la diminution des labours dans le champ (Morris *et al.*, 2004; Gesch *et al.*, 2007). Malheureusement, aucune de ces méthodes ou modifications de pratiques ne prend en considération les interactions trophiques entre les micro-organismes qui sont responsables d'une partie importante de cette dégradation. Ce processus est directement relié au cycle du carbone, qui est un élément central pouvant permettre de prolonger la durée d'utilisation de nos sols organiques. Jusqu'à maintenant, la majorité de la littérature est concentrée sur les influences « bottom-up », soit les aspects abiotiques qui peuvent affecter les communautés microbiennes dans le sol dans ce cas-ci (Kladivko & Keeney, 1987; Ellert & Bettany, 1992; Kirschbaum, 1995), plutôt que les effets « top-down » associés à la prédation et la compétition des micro-organismes (Sánchez-Moreno & Ferris, 2007; Srivastava *et al.*, 2009). Pourtant, ces effets ne doivent pas être négligés et davantage d'études devraient s'y attarder pour augmenter la durée possible d'utilisation de nos sols organiques.

1.2. Le microbiote du sol et son implication dans la perte ou la création de matière organique

Dans le sol, 85 % de la biomasse totale est représentée par les bactéries et les champignons du milieu (Briat & Job, 2017). Ces micro-organismes remplissent des fonctions cruciales dans le cycle du carbone et des nutriments (Zhang *et al.*, 2017). Afin de comprendre comment les bactéries et les champignons influencent les stocks de matière organique du sol, il est important de considérer séparément leur contribution à (1) la formation et (2) la dégradation de la matière organique du sol.

1.2.1. Formation et stabilisation de la MOS

La forte implication des micro-organismes dans la formation et la stabilisation de la MOS fait l'objet de plusieurs publications dans la littérature (Grandy *et al.*, 2016; Kallenbach *et al.*, 2016; Kästner & Miltner, 2018). Environ 50 % de la MOS serait formée par les micro-organismes saprophytes (Kallenbach *et al.*, 2016; Kästner & Miltner, 2018). Cela implique que ces micro-organismes participent activement à la formation de la nécromasse, qui est la masse de matière organique morte du sol dans ce cas-ci (matière en décomposition). Une bonne partie de la dynamique de formation et de perte de la matière

organique serait donc soumise à un contrôle biologique (Gleixner, 2013). La production de polymères microbiens, par ces organismes saprophytes, participe grandement au processus de stabilisation du carbone et à la dynamique de l'azote (Cotrufo *et al.*, 2013). Les polymères humiques et les molécules aromatiques sont des molécules plus complexes qui augmentent également la stabilité de la matière organique (Marschner *et al.*, 2008; Kleber & Kleber, 2010). Avec les résidus végétaux (Paul, 2016), ces polymères microbiens forment une partie intégrante de la MOS (Kögel-Knabner, 2002).

Un autre processus qui permet de stabiliser la MOS est le processus d'immobilisation, dont font partie les résidus microbiens, qui favorisent la production d'humus (Cotrufo *et al.*, 2013; Paul, 2016). L'immobilisation permet de rendre l'azote inaccessible à l'utilisation en plus de séquestrer du carbone alors que le ratio C:N est bas. Cet aspect sera expliqué dans une prochaine section. D'autres facteurs physiques et chimiques sont également à considérer. La surface de contact avec les saprophytes est un élément qui affecte la dégradation de composés récalcitrants. La formation d'agrégats, soit un assemblage de molécules de la MOS, permet de réduire cette surface de contact, de protéger le carbone de la minéralisation et, par ce fait, augmenter sa stabilité dans le système (Six *et al.*, 2002). En ce qui a trait aux facteurs chimiques, les interactions entre les particules du sol et les minéraux présents peuvent empêcher une dégradation plus prononcée de la nécromasse (Grandy *et al.*, 2016; Kallenbach *et al.*, 2016). La quantité de MOS a un impact sur ces particules et modifie certaines de leurs propriétés (Yu *et al.*, 2017). Les puits de bactérie sont particulièrement associés aux particules qui ont une bonne capacité à échanger un cation (Chenu & G, 2002). Au final, si nous souhaitons renouveler une partie de la MOS, il est nécessaire que la dégradation de la matière organique soit moins prononcée que le processus de décomposition, soit d'intégration et de création de matière organique à partir de composés végétaux et microbiens sur le long terme (Paul, 2016). L'accessibilité à l'oxygène joue également un rôle crucial. Dans le milieu anaérobie, l'absence de ce composé limite l'oxydation dans le milieu ce qui a pour conséquence de réduire la minéralisation lorsque le taux d'oxygène est bas ou nul. Cette réduction d'activité bactérienne affecte également les processus liés à la formation d'humus. Globalement, une activité bactérienne trop élevée dans les sols agricoles aurait pour conséquence

d'augmenter la respiration et d'accélérer la dégradation de la MOS (Campbell & Souster, 2011), alors qu'une activité trop faible pourrait réduire la formation à cause de la faible biomasse retenue. Il est donc nécessaire de conserver l'activité bactérienne, mais il est préférable de ne pas la stimuler fortement ou créer un déséquilibre. Il est nécessaire d'équilibrer les processus pour augmenter la durée de vie de nos sols organiques.

1.2.2. Dégradation et minéralisation

Bien que l'activité microbienne contribue à la stabilisation de la MOS sur une longue période, l'impact à court terme est de favoriser la minéralisation de la grande majorité du carbone. L'oxydation causée par le processus de respiration libère une très grande quantité de CO₂, ce qui participe à faire de nos sols organiques l'un des plus grands contributeurs à la production de GES. Les communautés bactériennes et fongiques sont les acteurs principaux de ce processus de minéralisation. Ces micro-organismes peuvent dans certains cas détruire les liaisons de composés plus complexes de la MOS à l'aide d'enzymes extracellulaires (Swift *et al.*, 1979; Sinsabaugh *et al.*, 2008). Celles-ci peuvent aider à prédire le taux de décomposition selon les formes de carbone présentes et la disponibilité des nutriments (Nannipieri *et al.*, 2012). Les enzymes hydrolytiques, comme la cellulase, la phosphatase, la glucosidase et la chitinase, sont couramment mesurées dans les études d'écosystèmes (German *et al.*, 2011; Nannipieri *et al.*, 2012; Bach *et al.*, 2013), car elles sont de bons indicateurs d'activité catabolique microbienne (Alef & Nannipieri, 1995; Adam & Duncan, 2001; Sinsabaugh *et al.*, 2008). Ces dernières sont toutefois très affectées par les conditions abiotiques du milieu et il est nécessaire de le considérer lors des processus méthodologiques. Une des méthodes les plus connues pour estimer l'activité des hydrolases est la fluorimétrie avec le 4-méthylumbellifère (MUB) sur plaque noire (Marx *et al.*, 2001; Saiya-Cork *et al.*, 2002). La phénol oxydase et de la peroxydase sont des enzymes oxydatives qui peuvent également être mesurées, par colorimétrie, avec le L-dihydroxyphénylalanine (L-DOPA) et qui sont associées à une grande variété de fonctions dans le sol (Sinsabaugh, 2010). Entre autres, elles sont impliquées dans l'acquisition du carbone et de l'azote, le processus de dégradation de la lignine par les champignons, la minéralisation et la séquestration du carbone et différents processus cellulaires. Les oxydases sécrétées sont davantage exprimées lorsque les molécules d'azote disponibles

pour utilisation sont limitantes dans le sol, car elles permettent de dégrader des composés de carbone plus complexes (Courty *et al.*, 2010; Moore *et al.*, 2020). Plusieurs des enzymes extracellulaires mentionnées sont plus difficiles à conserver et diminuent les possibilités associées aux méthodes et temps de conservation qui peuvent être employés (Deforest, 2009). De plus l'activité enzymatique globale dans le sol est directement proportionnelle à l'activité des micro-organismes, en particulier des bactéries (Adam & Duncan, 2001) et dépend de la composition de certains sols, car ils peuvent être plus stables en fonction des liaisons et des agrégats déjà présents dans la MOS (Monnier, 1965; Kallenbach *et al.*, 2016; Feng & Balkcom, 2017). Comme mentionné, un sol perturbé aura tendance à avoir des taux d'activités bactériennes plus élevés. Cela implique des taux de minéralisation plus importants sur une courte période causée par la grande densité de micro-organismes (Imfeld & Vuilleumier, 2012; Kästner & Miltner, 2018).

En plus de déterminer l'activité microbienne en fonction des enzymes, le carbone et l'azote présent dans le sol peuvent être utilisés pour obtenir le ratio C:N, qui correspond à un indicateur fortement corrélé à l'activité microbienne et au processus de transformation des minéraux (Feng & Balkcom, 2017). L'activité des micro-organismes est grandement favorisée lorsque le ratio diminue, car cela implique que l'azote n'est pas un élément limitant dans le milieu (Ingham *et al.*, 1985; Cotrufo *et al.*, 2013). À l'inverse, plus le ratio est élevé, moins l'activité de minéralisation est prononcée, car les bactéries auront tendance à immobiliser l'azote et le rendre indisponible pour les plantes. La disponibilité de ces composés est donc essentielle, mais variable en fonction des facteurs biotiques et des différences de conditions abiotiques, comme la température qui influence la stabilité des composantes du sol (Monnier, 1965; Geisen *et al.*, 2021). Le rôle des micro-organismes est crucial, afin de rendre les minéraux disponibles aux cultures, mais aussi pour la conservation de nos ressources puisque les minéraux, principalement le nitrate (Jalali, 2005), en surplus sont perdus dans l'environnement par lessivage (Voroney *et al.*, 2011) et que le processus d'oxydation libère une grande quantité de CO₂ ce qui crée une perte de matière organique.

Les champignons peuvent également dégrader la MOS et affecter le carbone plus récalcitrant (Treseder & Lennon, 2015) comme la lignine mentionnée auparavant. Cette

matière organique plus complexe peut notamment être oxydée à l'aide de la laccase qui permet de briser les composés aromatiques (Eichlerová *et al.*, 2012). La laccase fait partie des polyphénols oxydase. Cette enzyme est principalement produite par des champignons, mais est aussi retrouvée chez certaines bactéries. Les champignons sont les premiers producteurs d'oxydases (phénol oxydase et peroxydase). Avec les autres enzymes extracellulaires qui sont sécrétées par les micro-organismes, la lignine et la cellulose peuvent être dégradées bien plus rapidement lorsque l'activité enzymatique des champignons augmente. Les nématodes, qui peuvent être des prédateurs des communautés fongiques et bactériennes dans le sol peuvent être des acteurs indirects importants de la minéralisation (Griffiths, 1994), notamment en modulant l'abondance relative de différents taxons et la densité des communautés (Blanc *et al.*, 2006).

1.3. Les nématodes libres et leurs interactions trophiques dans le sol

1.3.1. Les nématodes libres et leur classification selon l'indice de maturité

Comme décrit précédemment, les bactéries et les champignons sont les principaux organismes responsables de la formation et de la dégradation de la MOS (Freckman, 1988). Bien que le rôle direct des nématodes dans le processus de minéralisation soit limité (McGonigle 1995), leur impact indirect via la prédation des communautés microbiennes est crucial (Freckman, 1988; Griffiths, 1994; Ferris *et al.*, 1997; Sánchez-Moreno & Ferris, 2007; Papatheodorou *et al.*, 2012). Les nématodes sont des animaux très abondants avec une biomasse terrestre estimée de 0,3 gigatonne (van den Hoogen *et al.*, 2019). Ils sont présents à tous les niveaux trophiques dans le sol (Yeates *et al.*, 1993) et plus de la moitié d'entre eux sont des bactérivores (Thakur & Geisen, 2019). Lorsque les densités bactériennes sont élevées, la proportion de bactérivores peut atteindre 90 à 99 % de tous les nématodes présents (Griffiths, 1989). Les nématodes libres sont également les principaux prédateurs du microbiote et peuvent affecter la minéralisation de la MOS de différentes façons. Ce dernier aspect est développé dans la section 1.3.2. Ces vers ronds peuvent être répartis selon l'indice de maturité (IM) sur une échelle (*cp-1* à 5) allant des colonisateurs primaires jusqu'aux espèces les plus persistantes (*colonizer-persister value*) (Bongers, 1999). Les *cp-1* sont considérés comme étant des opportunistes/colonisateurs, principalement bactérivore, qui sont plus résistants aux différentes perturbations du sol

(Bongers, 1990) et qui augmentent rapidement en densité lorsque les nutriments nécessaires sont présents (Neher, 2001; Ferris, 2010). Ces nématodes de *cp*-1 et *cp*-2 sont proportionnellement plus présents dans les milieux instables, que les *cp* élevés qui sont beaucoup plus sensibles aux perturbations (Bongers, 1999). De plus, contrairement aux nématodes colonisateurs, les *cp* élevés sont caractérisés par une stratégie de vie *k* et un cycle de reproduction plus lent. Plus les nématodes ont un *cp* élevé, moins leur vitesse métabolique est grande et plus les types d'alimentations sont variés. Les nématodes libres peuvent être bactérivores, fongivores, omnivores ou prédateurs pour d'autres nématodes (Yeates, 1979). De façon globale, aucune préférence alimentaire ne ressort pour un type de bactéries particulier chez les bactérivores (Freckman, 1988). Les nématodes libres de cette catégorie vont consommer les bactéries présentes sur leur trajet. Les bactéries Gram négatives de petite taille seraient toutefois très attrayantes d'un point de vue alimentaire (Salinas *et al.*, 2007; Avery & You, 2012). Les sols agricoles sont dominés par des familles de *cp* plus bas. Les quatre familles dominantes de nématodes dans les milieux agricoles sont les *Rhabditidae* (*cp*1) et les *Cephalobidae* (*cp*2) chez les bactérivores et les *Aphelenchidae* et les *Aphelenchoididae* chez les fongivores. Les familles de fongivores ont des densités bien moins grandes que celles des familles de bactérivores mentionnées (Yeates *et al.*, 1999).

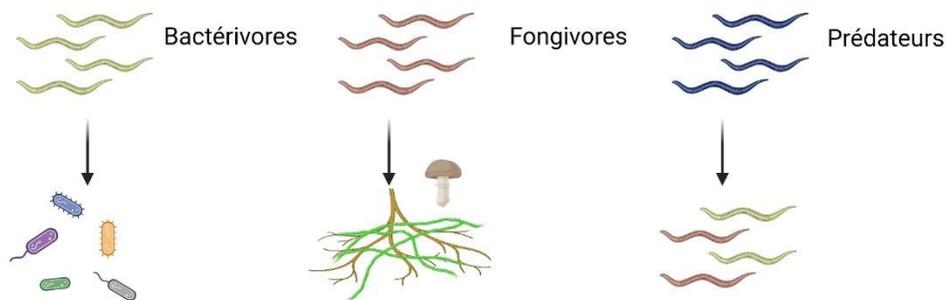


Figure II. Cascade trophique de la prédation des communautés microbiennes et des nématodes dans le sol par les nématodes libres. Les nématodes bactérivores et fongivores font habituellement partie des *cp* les plus bas, alors que les prédateurs et les omnivores sont, en général, retrouvés dans les *cp* élevés.

1.3.2. La prédation des micro-organismes par les nématodes

La prédation peut stimuler la croissance microbienne (Jiang *et al.*, 2020), affecter la diversité (De Mesel *et al.*, 2004) et, de ce fait, affecter le cycle des nutriments (Yeates, 1979; Ferris *et al.*, 1996; Ferris *et al.*, 1997) en favorisant l'activité mobilisatrice de nutriments par dégradation de la matière organique. Plus un sol à de grandes populations de nématodes bactérivores et de bactéries, plus le taux de minéralisation peut augmenter comparativement à un milieu où les nématodes bactérivores sont absents (Coleman *et al.*, 1977; Ingham *et al.*, 1985; Yeates & Bongers, 1999). Ce qui est relié à cette augmentation de l'activité microbienne lors de la prédation est, en partie, la remobilisation de l'azote, qui aurait pu être emprisonné dans de vieilles cellules bactériennes, grâce à la consommation des nématodes libres et la perte de biomasse bactérienne stable dans le sol (Hunt *et al.*, 1987; Sayre, 1988). De plus, les nématodes utilisent le processus de respiration (Ferris, 2010) ce qui implique qu'une plus grande population devrait utiliser davantage de carbone. Ce processus ne représente malgré cela qu'une faible partie de l'activité métabolique dans le sol (Yeates, 1979). De plus, en consommant leurs proies, les nématodes absorbent bien plus d'azote que ce dont ils ont besoin en termes de stœchiométrie dans leurs tissus (Sundin *et al.*, 1990; Ferris *et al.*, 1995). C'est pour cette raison qu'un relâchement d'azote par les fèces de nématodes est effectué et qu'il est possible de créer un point chaud d'activité microbienne (Ingham *et al.*, 1985; Ferris *et al.*, 1996). Des cellules bactériennes encore vivantes peuvent aussi être évacuées et avoir l'opportunité d'utiliser le surplus l'azote dans le système digestif des nématodes. La dispersion des bactéries par les nématodes (Yeates & Bongers, 1999) est un autre processus favorisant une plus grande répartition et possiblement la stimulation de l'activité bactérienne si elles sont amenées vers des microsites riches en nutriments (Beaujard, 1991). Le processus de minéralisation de l'azote est directement corrélé à la croissance des plantes dans les agroécosystèmes (Hamilton & Bernier, 2011). L'azote sous forme minérale est connu pour réprimer fortement l'expression des oxydases dans le sol selon sa disponibilité pour l'utilisation des micro-organismes (Matocha *et al.*, 2004; Sinsabaugh, 2010).

Malgré l'augmentation d'activité de minéralisation reliée à la prédation des bactéries, le rejet d'azote des nématodes pourrait également ralentir l'activité des champignons

saprotrophes en mesure d'utiliser des composés récalcitrants de la MOS. Certains champignons se spécialisent dans la décomposition de composés complexes (Kleber & Kleber, 2010; Sinsabaugh, 2010; Sinsabaugh & Follstad Shah, 2011), en sécrétant des peroxydases et des phénols oxydases. Comme décrit dans la section précédente, ces oxydases remplissent une grande variété de fonctions, dont la dégradation de composés de carbone plus complexe. De ce fait, les nématodes peuvent augmenter la minéralisation ou la réduire dans certaines conditions. Des informations supplémentaires sont requises pour comprendre adéquatement l'influence que les nématodes libres peuvent avoir sur la structure et la densité des communautés microbiennes, mais aussi comment les variations dans les communautés de nématodes vont influencer celles-ci par prédation.

1.4. Les perturbations agricoles et leurs impacts sur les communautés de nématodes

Actuellement, nos méthodes agricoles créent diverses perturbations dans le sol. L'ajout de composés chimiques et les modifications physiques du milieu affectent la composition de l'écosystème en plus de réduire la diversité (Ettema, 1998; Wang & McSorley, 2005). Initialement, plusieurs bienfaits étaient accordés à ces pratiques culturales. Par exemple, le labour devait permettre d'aérer le sol et le rendre plus meuble pour la propagation des racines, la destruction des mauvaises herbes et l'incorporation des composés chimiques et de la matière organique exogène (Coulomb *et al.*, 1993). Malgré cela, bien des études démontrent qu'une diminution de la présence de certaines bactéries et une perte de matière organique sont obtenues (Freckman, 1988; Feng & Balkcom, 2017) et que cette technique favorise la compaction du sol à long terme (Koch & Stockfish, 2006). De plus, les nématodes libres retrouvés après de telles perturbations ont des cycles de vie beaucoup plus rapides et favorisent une augmentation de la minéralisation (Vian, 2009).

Les micro-organismes et leurs interactions dans l'écosystème sont impactés de façon importante par ces perturbations. Les nématodes ont des cycles de vie pouvant aller de quelques jours à plusieurs semaines et ces méthodes agricoles vont moduler directement les familles qui seront retrouvées dans la communauté (Ettema & Bongers, 1993). Chaque taxon a une sensibilité qui varie en fonction du type de perturbations (Neher, 2001). Quand il est question de perturbations physiques, cela inclut principalement les méthodes de labour, l'arrosage, la compaction et les mouvements du sol alors que les perturbations

chimiques font référence aux pesticides et aux fertilisants. Ces variations de sensibilités peuvent donc mener à des modifications des communautés de nématodes pouvant être retrouvées dans un milieu soumis à des conditions particulières.

L'indice de maturité permet, en plus de classer le nématode en fonction de son cycle de vie, de déterminer quel est le niveau de perturbation du sol selon les nématodes présents (Yeates & Bongers, 1999). Les pratiques culturales modifient la structure du sol et favorisent les niveaux *cp*-1 et 2, ce qui crée un déséquilibre dans les communautés de nématodes initialement présentes. Les prédateurs et les omnivores, qui sont en grande partie des *cp*-3, 4 et 5, peuvent se nourrir de nématodes provenant de niveaux inférieurs (*cp*-1 et 2), ce qui aurait pour conséquence de diminuer les bactérivores et les fongivores et par le fait même la minéralisation habituellement accentuée par la prédation des communautés microbienne (Neher, 2001). Les communautés de nématodes retrouveraient un certain équilibre et favoriseraient la stabilisation du milieu. Afin de conserver des *cp* élevés, il faut favoriser des milieux qui ont subi des perturbations minimales ou qui n'ont aucunement été impactés par l'activité humaine au cours des dernières années, comme les friches et certaines forêts (Ettema & Bongers, 1993; Háněl, 2010). Adopter des pratiques culturales moins perturbantes pourrait potentiellement permettre le développement de populations de niveaux trophiques plus élevés comparativement aux pratiques actuelles qui favorisent grandement les *cp* plus bas et ramener un équilibre dans la communauté de nématodes des champs agricoles.

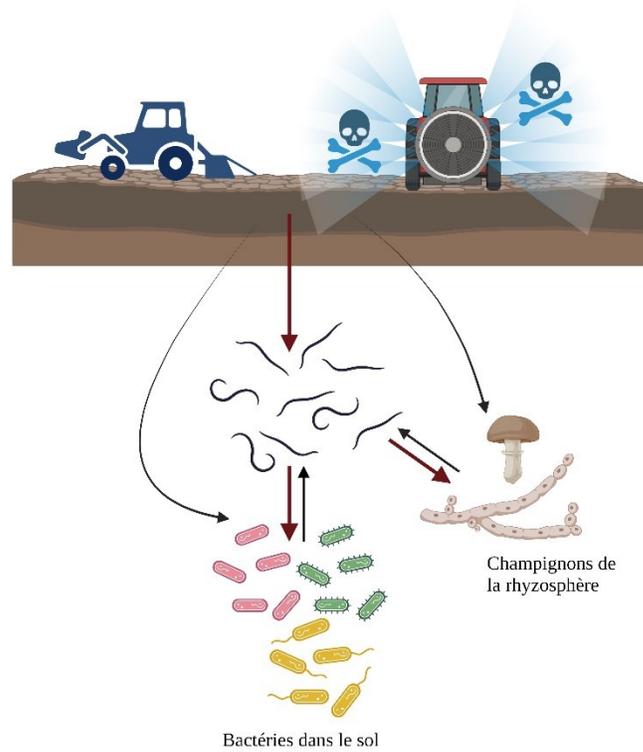


Figure III. Impacts qui découlent des différentes pratiques culturales et les interactions trophiques associées. Les nématodes opportunistes bactéricivores et fongivores prolifèrent rapidement et consomment beaucoup d'individus des communautés microbiennes de façon à remettre en circulation les minéraux et augmenter la vitesse de dégradation des sols organiques.

Objectifs et hypothèses de l'étude

Ce projet avait pour but d'étudier et d'améliorer les connaissances associées aux interactions trophiques entre les nématodes libres, les bactéries et les champignons, afin de déterminer comment les perturbations liées aux pratiques culturales affectent les communautés et comment cela peut se répercuter sur leur activité métabolique et la performance des cultures. À cette fin, il était nécessaire de déterminer 1) si les nématodes bactéricivores et fongivores stimulent la prolifération bactérienne et fongique dans le sol selon les communautés présentes et la force de prédation dans l'écosystème, 2) si la différence dans les communautés de nématodes affecte la diversité et la composition des communautés bactériennes et fongiques, 3) si une prédation différentielle influence la production d'enzymes extracellulaires qui sont impliqués dans les processus de dégradation de la matière organique du sol.

Avec les connaissances actuelles, notre hypothèse initiale stipulait que la prolifération bactérienne et fongique serait stimulée proportionnellement à l'abondance des nématodes de faibles niveaux trophiques (bactéricivores ou fongivores de cp-1 ou 2), ce qui aurait pour impact de diminuer la biodiversité des micro-organismes, de modifier la composition des communautés et d'augmenter la production d'enzymes extracellulaires impliqués dans le processus de dégradation de la matière organique.

2 — Article scientifique : Impact de la prédation des nématodes libres sur les communautés microbiennes et les conséquences sur la pérennité des sols organiques.

Auteurs : Lisa Pouliot, Pierre-Luc Chagnon et Benjamin Mimee

Résumé

Le rôle des communautés bactériennes dans la dégradation et l'affaissement des sols organiques est bien connu. Cependant, les interactions trophiques qui régulent ces communautés et donc influencent les processus de dégradation ne sont que très peu considérées dans la littérature. Notre étude s'intéresse à l'impact de la prédation par les nématodes libres sur les micro-organismes du sol et la production d'enzymes impliqués dans les processus de dégradation de la matière organique. Dans une expérience en conditions contrôlées, des populations de nématodes libres ont été manipulées de façon à faire varier les communautés. Le microbiome et les propriétés biochimiques du sol ont ensuite été caractérisés au cours d'une production de laitue afin d'évaluer les conséquences trophiques et fonctionnelles de cette manipulation. Celle-ci a entraîné des variations significatives dans la composition des communautés bactériennes lors de deux expériences indépendantes et expliquait respectivement 19,24 % et 14,56 % des différences observées. Des effets non négligeables sur la production d'enzymes extracellulaires, associées à la dégradation de la matière organique, ont également été mesurés directement par essais enzymatiques et indirectement via l'analyse d'abondance relative des voies métaboliques. De plus, des effets sur la disponibilité de l'azote et l'augmentation de rendement associé à la minéralisation accrue ont pu être observés.

Mots clés : nématodes libres, prédation, dégradation, minéralisation, oxydation, sol organique, bactéries

2.1. Introduction

Les sols organiques sont composés à plus de 30 % de matière organique et ont une fertilité accrue comparativement aux sols minéraux (Canadian Society of Soil Science, 2020). Cette matière organique du sol (MOS) est principalement composée de végétaux en décomposition, de biomasse microbienne et de composantes animales (Farnham & Finney, 1965; Flaig, 1971; Schnitzer, 1991; Kögel-Knabner, 2002). La pérennité de ces sols, utilisés en agriculture, est de plus en plus menacée par l'érosion et la minéralisation de la matière organique causée respectivement par les conditions abiotiques, comme le vent et l'eau, et l'activité des micro-organismes du sol (Parton *et al.*, 1994). Ces facteurs accentuent la dégradation suite au drainage initial des terres et limitent le temps d'utilisation de la ressource. Plusieurs dispositions, comme les brise-vent, la diminution des fréquences de labours, l'utilisation de cuivre et le contrôle de la nappe phréatique, sont prises pour réduire les effets abiotiques (Snyder *et al.*, 1978; Mathur & Sanderon, 1980; Bingeman *et al.*, 1995; Morris *et al.*, 2004; Gesch *et al.*, 2007), mais très peu de moyens sont connus pour leur capacité à réduire la minéralisation causée par les micro-organismes.

L'activité microbienne est l'une des premières causes de dégradation de la matière organique dans les sols avec une contribution de plus de 50 % (Kallenbach *et al.*, 2016; Kästner & Miltner, 2018). À eux seuls, les bactéries et les champignons représentent une grande partie de la biomasse dans le sol et sont les principaux acteurs de la dégradation (Blagodatsky *et al.*, 2010) par l'entremise de la minéralisation, dont leur activité oxydative, et de la libération d'enzymes extracellulaires pour rendre accessibles divers composés carbonés (Chapin *et al.*, 2011; LaRowe & Van Cappellen, 2011). Les enzymes hydrolytiques (p.e., glucosidase, phosphatase, cellulase, xylosidase) ainsi que les oxydases (phénol oxydase et peroxydase) sont les enzymes extracellulaires responsables de la dégradation de la matière organique (Alef & Nannipieri, 1995; Adam & Duncan, 2001; Sinsabaugh *et al.*, 2008; German *et al.*, 2011; Bach *et al.*, 2013) produites principalement par des bactéries ou des champignons. Celles-ci peuvent permettre la dégradation de molécules simples ou plus complexes dans le sol. Les phénols oxydases et les peroxydases sont associés à plusieurs processus dans le sol, tels que l'acquisition du carbone et la dynamique de l'azote (Sinsabaugh, 2010). Au final, le processus d'oxydation du carbone,

en plus de contribuer à la dégradation de la matière organique, produira de grandes quantités de gaz à effet de serre (GES).

Il n'y a pas que les effets directs des bactéries et des champignons qui doivent être considérés, car les interactions trophiques avec leurs prédateurs peuvent aussi impacter indirectement les processus de dégradation de la matière organique (Ettema, 1998). Les nématodes libres sont les principaux consommateurs de micro-organismes dans le sol et sont représentés à tous les niveaux trophiques (Yeates *et al.*, 1993). Les plus nombreux sont les bactérivores (Thakur & Geisen, 2019). Proportionnellement, ce type de nématode libre peut représenter plus de 90 % de la population lorsque les populations bactériennes sont très élevées (Griffiths, 1989; Holajjer, 2016). Même si la contribution directe à la minéralisation des nématodes est minime, ils peuvent faire varier de façon importante les communautés qui en sont responsables. Par exemple, les nématodes bactérivores ont des ratio C:N plus élevés que les bactéries qu'ils consomment, ils obtiendront donc beaucoup plus d'azote que ce dont ils ont réellement besoin (Ingham *et al.*, 1985). Ce surplus d'azote sera rejeté dans le milieu environnant (Neher, 1999) et favorisera la croissance de nouvelles bactéries et de ce fait le processus de minéralisation (Ferris *et al.*, 1996). La prédation constante par les nématodes maintient donc les populations bactériennes jeunes et métaboliquement très actives, ce qui est accompagné d'un haut taux de minéralisation (Coleman *et al.*, 1977; Ingham *et al.*, 1985; Yeates & Bongers, 1999; Fu *et al.*, 2005). Cette minéralisation accrue peut être bénéfique pour les plantes si les minéraux sont initialement limitants dans le milieu, mais pourra également mener à une perte de minéraux par lessivage (Voroney *et al.*, 2011) lorsque les minéraux ne sont pas limitants, à une augmentation de la dégradation de la matière organique du sol causé par la grande activité métabolique (Adam & Duncan, 2001) et à une augmentation de la production de GES causé par le processus de respiration des micro-organismes (Campbell & Souster, 2011). Le contrôle de type « bottom-up » des populations de nématodes libres en fonction de la quantité de proies et la boucle de rétroaction positive sur la multiplication bactérienne par la prédation engendre des effets négatifs dans notre contexte. Par contre, des interactions de type « top-down » existent aussi au sein de ce réseau écologique. Par exemple, la présence de nématodes prédateurs (consommateurs de nématodes) ou omnivores peut

influencer les populations de bactérivores et indirectement des bactéries (Lenoir *et al.*, 2007).

Actuellement, les pratiques culturales créent des perturbations qui modifient drastiquement la composition des communautés de nématodes. Le labour, par exemple, aère le milieu et permet l'incorporation des composés de carbone exogènes (p. ex. des résidus de culture), en plus d'ameublir le sol. Cette augmentation d'oxygène disponible favorise l'activité bactérienne (augmentant le nombre de cellules bactériennes), mais affecte aussi directement la composition de la communauté de nématodes en perturbant les habitats et en entraînant la mort des niveaux trophiques supérieurs, comme les prédateurs et les omnivores, à cause de leur grande sensibilité aux modifications de leur habitat (Freckman, 1988). Ces milieux seront donc plus propices aux colonisateurs primaires, essentiellement des bactérivores, plus résistants aux perturbations (Bongers, 1990). Des systèmes de productions en sol organique plus stables dans lesquelles les perturbations sont réduites au minimum afin de favoriser l'établissement et le maintien de communautés de nématodes plus variés (et de niveaux trophiques supérieurs) pourraient donc théoriquement réduire les processus de dégradation de la matière organique via un contrôle des populations de nématodes bactérivores et donc une réduction de la prédation sur les bactéries.

Malheureusement, les impacts de ces interactions en sol organique sur la diversité et la composition des communautés microbiennes sont encore très peu connus. Dans cette étude, nous avons simulé l'impact des perturbations agricoles en manipulant directement les communautés de nématodes afin de développer nos connaissances sur l'interaction entre les nématodes libres et les micro-organismes du sol, soit les bactéries et les champignons. Nous avons évalué les conséquences fonctionnelles de ces interactions trophiques sur les processus de dégradation de la matière organique et la conservation des sols organiques.

2.2. Matériels et méthodes

2.2.1. Expérience en serre

Afin de vérifier l'influence des nématodes sur la composition et l'activité du microbiome, ainsi que sur la disponibilité de l'azote dans le sol, une expérience en serre a été effectuée. L'expérience s'est déroulée dans les serres du centre de recherche et de développement de Saint-Jean-sur-Richelieu lors de l'été et l'automne 2021. La germination et la préparation des transplants ont été faites en chambre de croissance (Convicon Adaptis, Cryotech) durant 3 semaines en multicellules. Du Pro-Mix (BX, Premier Horticulture LTD) a été recouvert de vermiculite en guise de substrat. La température du convicon a été ajustée à 24 °C/19 °C (jour/nuit). Les semis de laitues de type pommé, cultivar « *Estival* » ont été amenés au stade quatre feuilles pour commencer l'expérience. La terre noire utilisée, typique de la région de production maraîchère du sud-ouest du Québec, a été prélevée dans un champ agricole de Sainte-Clotilde de Châteauguay une semaine avant le début de chaque expérience à une profondeur de 0 à 30 centimètres. La moitié du sol récolté a été pasteurisé à 70 degrés Celsius durant 15 minutes dans un pasteurisateur (Régulvar), afin de diminuer les populations de nématodes initialement présentes. Des nématodes ont par la suite été prélevés, une journée avant l'expérience, soit le 14 juin (fin printemps) et 27 octobre 2021 (automne), de deux milieux différents (voir section 2.2.2.). Ces milieux correspondaient à un champ agricole et un milieu urbain subissant des perturbations variées. Des pots de 2 litres remplis de sol ont été disposés de façon aléatoire dans la serre.

Les conditions de la serre ont été réglées pour avoir une photopériode de 18 h, des températures de 21 °C/18 °C (jour/nuit) et un taux d'humidité d'approximativement 60 %. Les laitues ont reçu un arrosage équivalent dans l'ensemble de la serre selon les besoins des plants jusqu'à maturité, soit 7-8 semaines, excluant la première phase de croissance des transplants (Jenni & Emery, 2011). Aucune fertilisation n'a été effectuée. Les deux traitements ont pu être comparés à un sol non amendé. En somme, le dispositif expérimental était constitué de 2 traitements et d'un contrôle (n=3) et de 8 réplicats (n=8) pour un total de 24 pots et a été répété deux fois dans le temps. Les deux traitements de l'expérience

d'été sont nommés A (urbain) et B (agricole) et ceux de l'automne C (urbain) et D (agricole).

2.2.2. Sols et communautés de nématodes

Deux traitements principaux ont été établis afin de manipuler la composition des communautés de nématodes au début de l'expérience. Ces traitements consistaient à ajouter des nématodes (voir plus bas) en provenance d'autres milieux, soit d'un autre sol agricole, qui a subi des perturbations de façon continue, ou d'un milieu plus urbain, mais non perturbé par les pratiques humaines. Ces sols ont été prélevés à l'aide d'une truelle dans la couche supérieure située entre 0 et 30 cm. Pour chacun d'eux, les nématodes ont été extraits à l'aide de la technique d'assiette de Baermann (B-pan) durant 24 heures (Baermann, 1917). Un volume de 100 ml de sol a été déposé sur deux essuie-tout doubles reposant sur un fin treillis métallique placé dans une assiette creuse. De l'eau a été ajoutée dans chaque B-pan jusqu'à la moitié de la hauteur du contenant. Le liquide récupéré dans des éprouvettes a reposé durant 3 heures par la suite. Le surplus de liquide ne contenant plus de nématodes a été jeté, afin de réduire au maximum le volume final qui se rapprochait de 150 ml. Les nématodes ont été dénombrés à l'aide d'un binoculaire (LEICA M125), afin d'établir un nombre d'individus par millilitre de liquide. Au moment de transplanter les plants de laitues, une suspension de 2000 nématodes a été ajoutée à partir de la solution, provenant des B-pans, dans 8 pots différents pour chaque traitement avec une pipette de 5 ml.

Des échantillons de nématodes de chaque site ont été conservés à -80 °C afin d'identifier les nématodes et de caractériser les communautés extraites de chaque milieu (voir section 2.5). De plus, 8 échantillons de sol de chacun des milieux initiaux ont également été prélevés, afin de caractériser les communautés bactériennes et fongiques qui auraient pu être introduites lors de l'inoculation et permettre de déceler les différences entre les échantillons (contrôle de contamination microbienne). Les communautés finales ont été comparées à ces échantillons afin de vérifier si l'inoculum de nématodes aurait pu influencer de façon significative les bactéries et les champignons retrouvés dans les pots à la fin de l'expérience.

2.2.3. Récolte d'échantillons à la fin de l'expérience et disponibilité de l'azote dans le sol

Après huit semaines de croissance dans la serre, les parties aériennes et racinaires ont été séparées et débarrassées du sol, afin d'être séchées dans un séchoir (UNITHERM drying oven) à 60 °C durant trois jours pour obtenir le poids sec. Le sol de chacun des pots a été tamisé (mailles de 2 mm) pour les analyses de MicroResp, l'extraction ADN et l'extraction d'azote. Environ 450 ml de ce sol tamisé a été placé dans un sac papier pour ensuite être séché dans un cabinet de température (Stabil-therm, Blue M) à 40 °C durant 24 heures. Une fois sec, le sol a été transféré dans des sacs de plastique et conservé à la noirceur à température pièce jusqu'à son utilisation pour déterminer la quantité d'azote disponible pour les plantes. Deux échantillons de 25 ml de sol frais, soit pour l'extraction ADN et le MicroResp, ont été placés respectivement à -80 °C et à 4 °C. Le reste du sol non tamisé fut conservé à 4 °C pour effectuer les B-pans. Un échantillonnage de nématodes provenant d'un B-pan a également été effectué avec le sol des pots de la serre. Après concentration dans un volume d'environ 1 ml, ils ont été conservés à l'aide de DESS (solution saturée en NaCl (Bioshop) avec 20 % de diméthylsulfoxyde et 0,25 M de disodium EDTA, pH de 8,0)

Les concentrations d'azote sous forme de NO₃ et de NH₄ ont été mesurées à l'aide de la technique d'extraction au KCl (Maynard *et al.*, 1993). Un total de 10 g de sol sec a été pesé et mélangé à 50 ml de KCl 2M avant d'être placé sur un agitateur orbital (ThermoForma) à une vitesse de 100 rpm durant 45 minutes. La suspension obtenue a été filtrée (filtre #42, Whatman) jusqu'à obtenir 10 à 15 ml de liquide transparent et conservée à -20 °C jusqu'à la lecture avec un QuikChem8500 (Lachat Instruments, ATS Scientific Inc). Cela a permis de quantifier et de déterminer les proportions qui étaient utilisables pour les microorganismes et les plantes.

2.2.4. Extraction d'ADN, amplification, et préparation des bibliothèques de séquençage

Les communautés microbiennes initiales et finales (bactéries, champignons et nématodes) ont été caractérisées par séquençage d'amplicons. L'ADN de chaque échantillon a été extrait à partir de 0,1 g de sol, préalablement homogénéisé par tamisage (2 mm), gelé à -80 °C et lyophilisé (LABCONCO). L'extraction a été réalisée à l'aide de la trousse DNeasy PowerSoil de Qiagen en modifiant le volume du tampon CD1 (1 ml au

lieu de 0,8 ml) pour compenser le volume absorbé par le sol. Dans le cas des nématodes, l'extraction a été effectuée à la suite de l'enrichissement avec la méthode B-pan et à la lyophilisation d'un concentré, ayant été au préalable congelé à -80 °C, de moins de 2 ml provenant du B-pan. Des régions de l'ARNr étaient ensuite amplifiées par PCR à l'aide d'amorces spécifiques à chaque groupe : 18S (Sapkota & Nicolaisen, 2015) pour les nématodes, ITS (amorces ITS5 et ITS2) pour les champignons (Martin & Rygiel 2005) et 16S région V4-V5 (amorces excluant les chloroplastes (Kembel *et al.*, 2014) pour les bactéries (Tableau 2.1.). Les réactions PCR ont été effectuées dans un SureCycler 8800 (Agilent, Technologies) avec un volume total de 25 µl dans chaque puits. Tous les cycles ont été effectués avec une polymérase PHusion High-Fidelity DNA (Thermo Scientific). Les PCR pour les nématodes (18S) ont été fait en deux étapes, soit une première amplification avec NemF et 18Sr2b (Creer *et al.*, 2010), capturant les séquences spécifiques aux nématodes, et une seconde avec une dilution 1/10 du premier PCR (Sapkota and Nicolaisen, 2015). Les PCR pour le 16S et ITS ont été fait en une seule étape (Kembel *et al.*, 2014). Les bibliothèques de séquençage ont été préparées en normalisant la concentration des produits PCR à l'aide de la trousse SequalPrep (Thermo Fisher Scientific), en les combinant et en purifiant avec la trousse Ampure XP (Thermo Fisher Scientific). Les concentrations et la contamination des séquences ont été vérifiées au Qubit avec un ensemble dsDNA HS Assay Kit (Life Technologies) et au bioanalyseur (BioAnalyzer 2100) avec un ensemble High Sensitivity DNA Analysis Kit (Agilent). Les bibliothèques ont par la suite été dénaturées avec du NaOH (BioShop) 0,2 M. Le séquençage est réalisé sur un appareil MiSeq d'Illumina (Ravi *et al.*, 2018) au centre de recherche de Saint-Jean-sur-Richelieu en utilisant la technologie v3 qui génère des séquences paires de 2 x 300 pb.

Tableau 2.1 Amorces pour séquençage ADN

Nom de l'amorce	Région ciblée	Séquence 5'-3'	Taille de l'amplicon	Référence
515F-Y	ARNr-16S-V4-V5	GTGYCAGCMGCCGCGGTAA	411	Kembel <i>et al.</i> , 2014
926R	ARNr-16S-V4-V5	CCGYCAATYMTTTRAGTTT	411	Kembel <i>et al.</i> , 2014
ITS5	ARNr-ITS1	GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG	~300	Martin & Rygiewicz 2005
ITS2	ARNr-ITS1	GCTGCGTTCTTCATCGATGC	~300	Martin & Rygiewicz 2005
NemF	ARNr-18S	GGGGAAGTATGGTTGCAA	~360	Sapkota & Nicolaisen, 2015
NF1	ARNr-18S	GGTGGTGCATGGCCGTTCTTAGTT	~400	Porazinska <i>et al.</i> , 2009
18sr2b	ARNr-18S	TACAAAGGGCAGGGACGTAAT	~ 400	Porazinska <i>et al.</i> , 2009

2.2.5. Quantification des communautés

Les nématodes présents à la fin de l'expérience ont été dénombrés visuellement pour chaque échantillon. L'abondance des bactéries et des champignons a été estimée par PCR quantitative (qPCR) en utilisant des amorces ciblant les régions 16S et ITS de l'ARNr (Tableau 2.2). Les régions de l'ARNr ont été amplifiées par PCR à l'aide d'amorces spécifiques pour les champignons (amorces ITS1-F et 58A2R) et pour les bactéries avec le 16S région V4 (515F-Y et 806R) (Kembel *et al.*, 2014). Les amplicons utilisés pour effectuer les courbes standards ont été produits respectivement avec les amorces 16S 68/1391 et NSA3/NLC2 sur *Agrobacterium rhizogenes* et *Verticillium dahliae* et ont été généré avec la polymérase Phusion High-Fidelity DNA (Thermo Scientific) et DyNAmo

Flash SYBR Green qPCR kit (Thermo Scientific) pour la quantification. L'activité globale des micro-organismes dans le sol a également été quantifiée en mesurant la respiration basale à la fin de l'expérience à l'aide de la technique MicroResp. La technique donne des indications sur la quantité de CO₂ libéré lors de la respiration des micro-organismes (Creamer *et al.*, 2015).

Tableau 2.2 Amorces pour l'amplification par qPCR

Nom de l'amorce	Région ciblée	Séquence 5'-3'	Taille de l'amplicon	Référence
16S 68 Forward	ARNr-16S	TNANACATGCAAGTCGRRCG	1298	McAllister <i>et al.</i> , 2011
16S 1391 Reverse	ARNr-16S	GACGGGCGGTGWGTRCA	1298	Walker & Pace, 2007
515F-Y	ARNr-16S-V4	GTGYCAGCMGCCGCGGTAA	411	Caporaso <i>et al.</i> 2012
806R	ARNr-16S-V4	GGACTACNVGGGTWTCTAAT	411	Caporaso <i>et al.</i> 2012
NSA3	SSU-LSU partiel	AAACTCTGTCGTGCTGGGGATA	1193	Martin & Rygielwicz 2005
NLC2	SSU-LSU partiel	GAGCTGCATTCCCAAACAATC	1193	Martin & Rygielwicz 2005
ITS1-F	ARNr-ITS1	CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA	238	Gardes & Bruns, 1993
58A2R	ARNr-ITS1	CTGCGTTCTTCATCGAT	238	Martin & Rygielwicz 2005

2.2.6. Production d'enzymes extracellulaires dans le sol

En plus d'évaluer l'impact des différentes communautés de nématodes sur la diversité du microbiome et sur l'abondance des micro-organismes, nous avons mesuré la production de certaines enzymes extracellulaires impliquées dans les processus de dégradation de la MOS. À la fin de l'expérience, l'activité des enzymes β -D-1,4-cellobiosidase (CBH, Sigma Life Science) et β -1,4-N-acétyl-glucosaminidase (NAG, Sigma) a été mesurée par fluorimétrie et celle de l'acide phosphatase et du phénol oxydase par colorimétrie (SaiyaCork *et al.*, 2002). Les échantillons ont été conservés à une température de -20 °C jusqu'à ce que le protocole soit effectué. Le pH a été mesuré avec une solution de sol et d'eau MilliQ (1:5). La solution de 50 mM de tampon acétate était composé d'acétate de sodium et d'eau déminéralisée. Les ajustements de pH a été accomplis à l'aide d'acide acétique glacial ou d'hydroxyde de sodium (5M NaOH). La solution a été conservée à 4 °C jusqu'à un maximum de 7 jours. Les solutions de sol ont été préparées à partir de 1 g de sol et de 125 ml du tampon acétate avec le même temps de conservation. La solution a été mélangée au moins 1 minute avant d'être utilisée.

2.2.6.1. Mesure par fluorimétrie des enzymes hydrolytiques

Les substrats pour mesurer les concentrations d'enzymes par fluorimétrie avaient une concentration de 200 μ M pour le NAG et le CBH et ont été conservés à 4 °C durant un maximum de 5 jours. La fluorimétrie employait le 4-methylumbelliferyl (MUB, TCI America) comme courbe standard de référence à des concentrations de 0, 1, 2,5, 5, 10, 20, 30, 60 μ M. La solution mère de 60 μ M a été préparée quelques heures avant son utilisation. Le tampon acétate a été disposé dans les plaques noires 96 puits (greiner Microlon) à raison de 250 μ l pour le contrôle négatif, 200 μ l pour le contrôle positif avec 8 réplicats chacun et la courbe MUB standard qui nécessite 8 puits. Par la suite, 50 μ l du tampon devait être déposé dans les puits. Cette solution a été mise en mouvement lors du pipetage et comprenait 8 réplicats pour la mesure avec le substrat et 8 autres puits pour la courbe de correction avec les différentes concentrations de MUB. Le volume de substrat utilisé a été de 50 μ l. Un autre ensemble de plaques contenant uniquement les blancs a été produit avec la solution de sol (200 μ l) mélangé au tampon l'acétate (50 μ l). Les plaques ont été scellées

et placées pour incubation dans un milieu sombre à une température de 21 ± 2 °C durant 4 heures. À la fin de l'incubation, 10 µl de NaOH 1 M a été ajouté dans tous les puits pour stopper la réaction et effectuer la lecture au spectrophotomètre avec des longueurs d'onde de 360/40 nm pour l'excitation et de 460/40 nm pour l'émission. La courbe de correction pour l'absorbance du sol a été utilisée afin d'ajuster les concentrations obtenues en nmol activité/g sol sec/hr. Les courbes de correction utilisées devaient avoir un R^2 supérieur à 0,98.

2.2.6.2. Mesure par colorimétrie des enzymes oxydases

Le l-3,4-dihydroxyphenylalanine (L-DOPA, Sigma-Aldrich) utilisé pour la colorimétrie a quant à lui été dilué à une concentration de 25 mM en chauffant la solution pour assurer une incorporation totale du produit. La L-DOPA a été utilisée la journée même de sa préparation et chauffée à une température maximale de 70 °C. La solution a été maintenue en mouvement avec un barreau aimanté sur une plaque magnétique lors du chauffage. Les plaques de 96 puits profonds de 1 ml (Fisherbrand) ont été remplies avec 150 µl de tampon acétate pour les puits servant à mesurer la concentration des échantillons. Les autres colonnes qui ont été conservées pour les contrôles négatifs ont été ajustées à un volume de 750 µl de tampon acétate. La solution de sol est ajoutée à raison de 600 µl pour 16 puits par échantillons. Un volume de 150 µl de L-DOPA était ajouté dans tous les puits de la plaque et 30 µl de H₂O₂ 0,3 % était ajouté dans les puits déterminés pour le PHOS. Un autre ensemble de plaques avec 600 µl de la solution de sol et 300 µl de tampon acétate, comprenant 8 réplicats par échantillons pour le PHENOX et le PEROX servaient de blanc. Les colonnes de blanc pour le PEROX contenaient 30 µl de H₂O₂ 0,3 %. Après une incubation de 18 heures à 21 ± 2 °C, les plaques d'échantillons ont été centrifugées (Sorvall ST16R centrifuge, Thermo Scientific) durant 3 minutes à 1500 g/min avant que 250 µl de chacun des puits ait été transféré dans de nouvelles plaques de 96 puits transparentes (VWR) pour lecture au spectrophotomètre (Synergy 2, BioTek) avec une longueur d'onde de 450 nm. Les valeurs ont été exprimées en nmol activité/g sol sec/hr.

2.2.7. Bio-informatique et statistiques

Les analyses bio-informatiques pour l'assignation taxonomique des ASV ont été réalisées à l'aide des logiciels QIIME2 (Bolyen *et al.*, 2018) et DADA2 (Callahan *et al.*, 2016) et des bases de données des bases de données SILVA (16s : 138.1 et 18s : 132) (Pruesse *et al.*, 2007) et UNITE/INSDC (ver8_dynamic_s_all_04.02.2020) (Kõljalg *et al.*, 2013). Les analyses statistiques ont été effectuées avec R studio. Suite à l'analyse des courbes de raréfaction, les seuils de 1000 pour le 18S, 10 000 pour 16S et 5000 pour ITS ont été retenus. La diversité des communautés a pu être comparée à l'aide des valeurs de Shannon. La composition des communautés a quant à elle, été évaluée à l'aide d'une PERMANOVA (vegan) et d'une ordination d'analyse en coordonnées principales (PCoA) pour observer la diversité bêta (Legendre & Cáceres, 2013). La composition des communautés a par la suite été observée à l'aide de graphiques d'abondance relative des familles (ggplot) pour le 18S et le 16S. Une prédiction des capacités fonctionnelles de chaque échantillon de sol, basé sur l'abondance relative des ASV obtenues avec le séquençage, a été réalisée avec le package *tax4fun* (Abhauer, 2015) afin de quantifier le potentiel de production d'enzymes responsables de la dégradation de la matière organique. Les enzymes qui ont été visé sont la bêta-acethylhexosaminidase (K01207), la 1,4-bêta-cellulobiosidase (K01225), l'alkaline phosphatase (K01077), la 1,4-bêta-xylosidase (K01198) et la bêta-glucosidase (K05349).

Les autres variables ont été analysées avec une ANCOVA et un test de comparaison multiple nommé le test de Tukey après que la normalité des données ait été testée. Cela a permis de comparer les résultats entre les différents traitements, à l'exception des mesures d'enzymes extracellulaires qui avaient été testés avec un test GLM (lm, Gaussian) pour permettre de retirer l'impact du taux d'humidité, et des régressions linéaires (ggplot avec ggpubr) pour voir l'impact de la variation du taux d'humidité sur la production d'enzymes. Des tests de Shapiro ont été préalablement effectués pour chaque expérience.

2.3. Résultats

2.3.1. Manipulation des communautés initiales de nématodes

La caractérisation des communautés initiales de nématodes à l'aide du séquençage d'amplicons a démontré des différences de composition significatives entre les communautés de nématodes présentes dans le substrat et celles qui ont été extraites pour être inoculées (PERMANOVA, p-value < 0,001, Fig. 1). Cependant, malgré ces différences importantes en début d'expérience, il semble que les communautés de nématodes aient graduellement convergé au cours de l'expérience, car elles n'étaient plus significativement différentes après 8 semaines (PERMANOVA, p-value > 0,05, Fig. compl.2.1.). Malgré cette convergence, des différences significatives ont été observées sur dans la composition des communautés bactériennes et les processus de dégradation de la MOS qui leur sont associés.

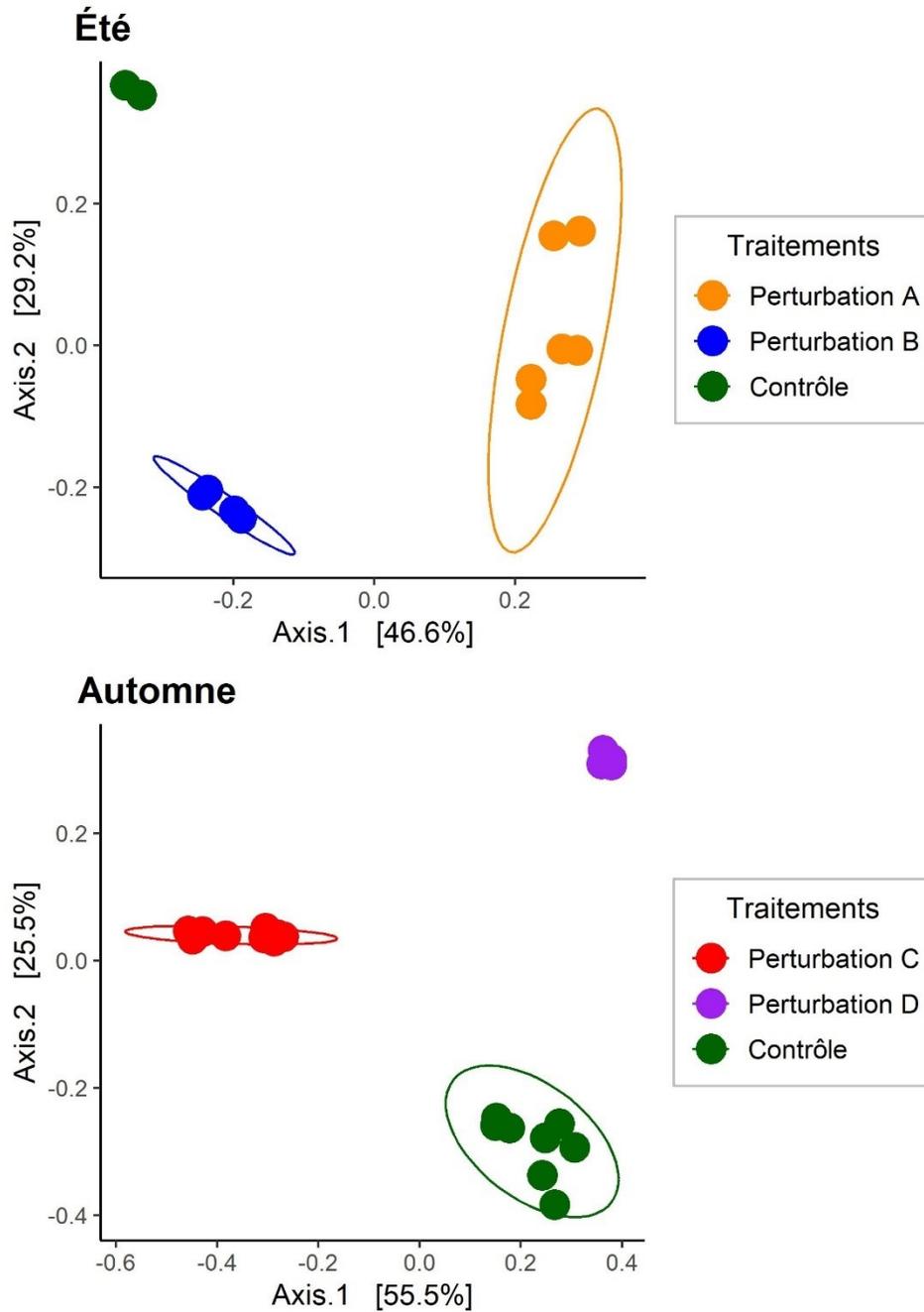


Figure 2.1. Analyse en coordonnées principales (PCoA) montrant la dissimilarité (Bray-Curtis) entre les communautés de nématodes extraites du sol utilisé comme substrat (« Contrôle », vert) et des inoculas en provenance d'autres milieux (« Perturbations A, B, C, D). Les ellipses ont un intervalle de confiance de 95 % autour du centroïde.

2.3.2 Abondance relative des communautés de nématodes après 8 semaines.

Les nématodes présents à la fin des deux expériences montrent des différences au niveau des abondances relatives de certaines familles, principalement des bactérivores. La première expérience effectuée en été a été dominée par les *Cephalobidae* (*cp2*), alors que la seconde expérience qui a été effectuée en automne était dominée par les *Rabditidae* (*cp1*).

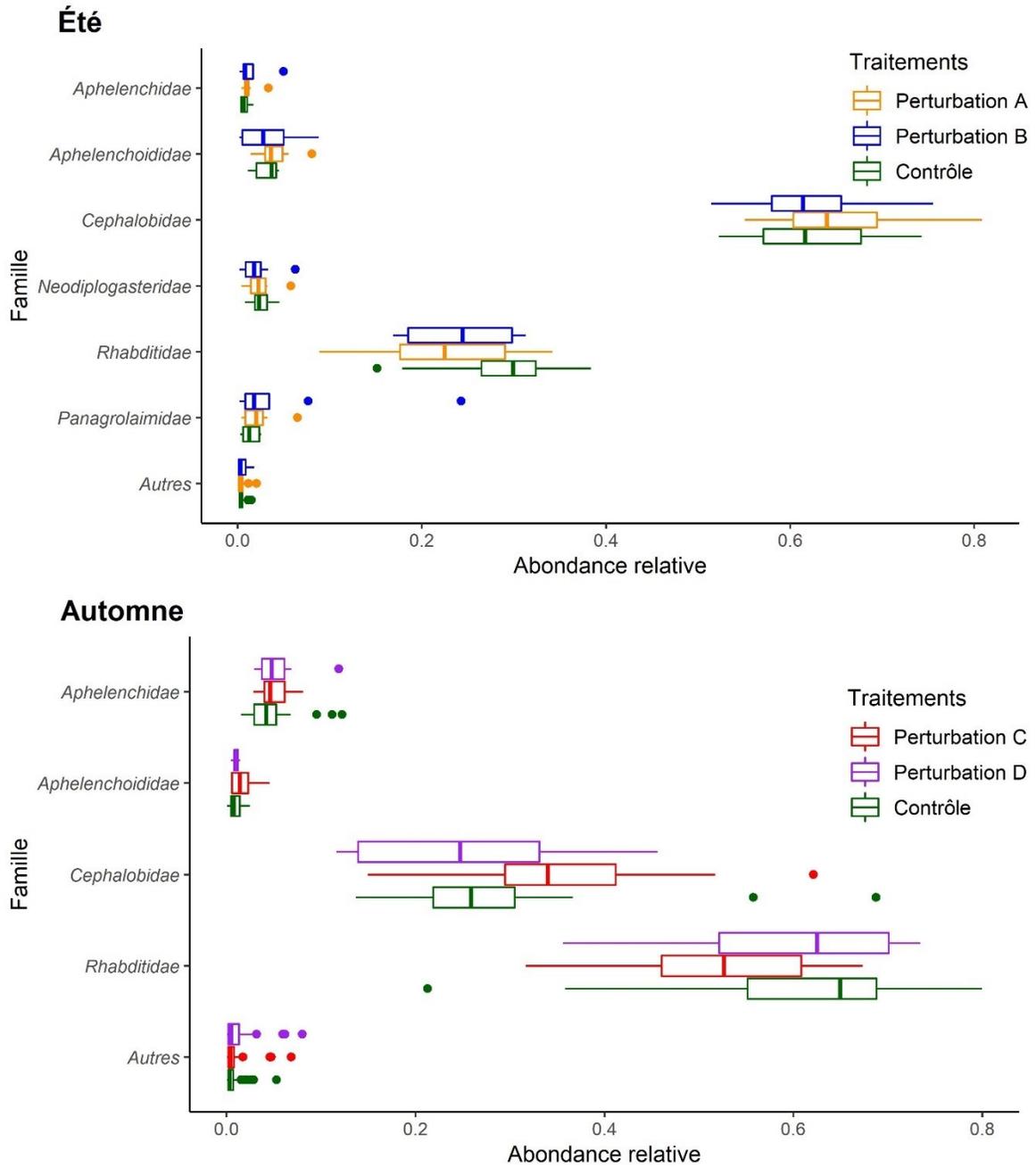


Figure 2.2. Abondance relative des différentes familles de nématodes présentes dans le sol à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021.

2.3.3. Différences de diversités et de compositions des communautés de bactéries après 8 semaines.

L'ajout de nématodes a diminué la diversité alpha (Shannon) des communautés bactériennes d'un des traitements en fin d'expérience lors de l'expérience d'été (ANOVA, p -value $< 0,05$), mais pas lors de la seconde expérience en automne (Fig. 2.3). Pour ce qui est de la composition des communautés bactériennes, une différence significative a été observée entre les traitements au cours des deux expériences (Fig. 2.4), et les ajouts de nématodes expliquaient 19,24 % (p -value $< 0,001$) de la variation totale lors de la première expérience et 14,56 % (p -value $< 0,001$) lors de la seconde. À l'opposé, aucune différence significative n'a été obtenue pour la diversité et la composition des communautés fongiques suite à l'ajout de nématodes (Fig.compl.2.2).

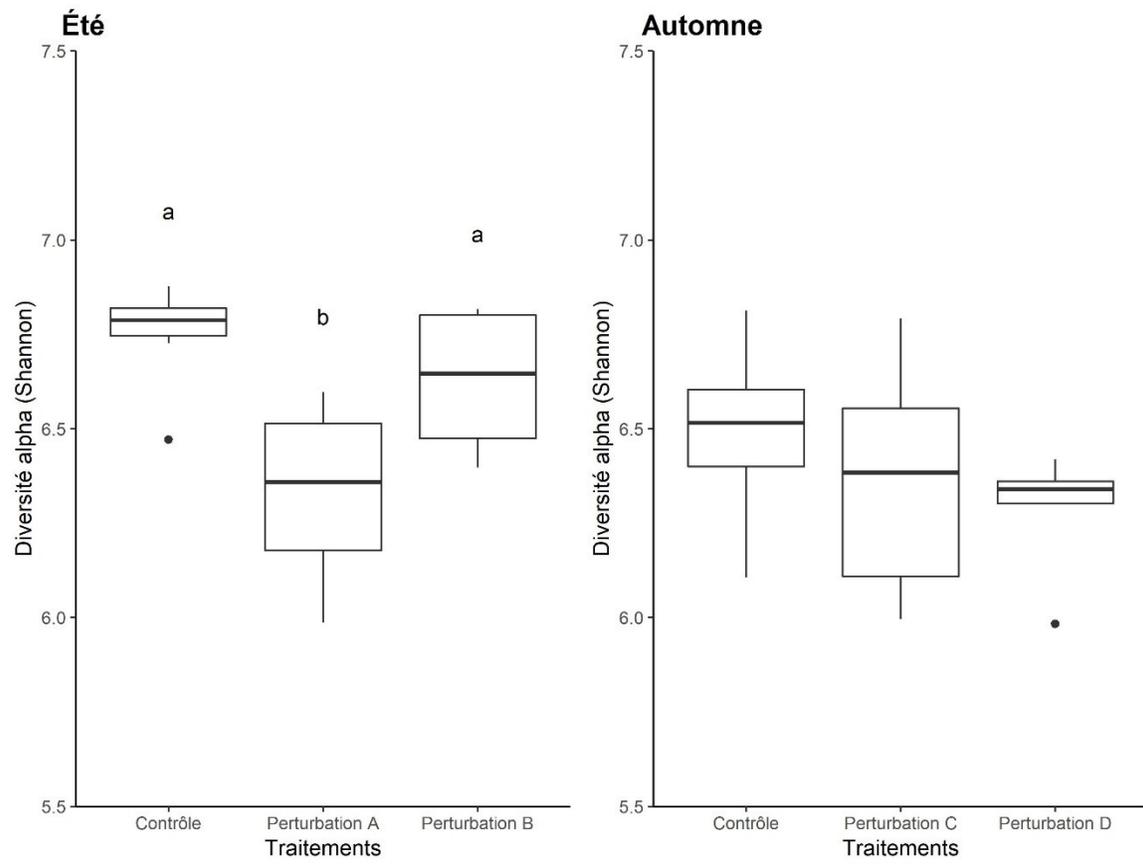


Figure 2.3. Analyse de la diversité alpha (Shannon) avec ANOVA pour les communautés bactériennes. Les barres verticales représentent la distribution des données et les lettres montrent les différences significatives entre les traitements pour un seuil de 0,05. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.).

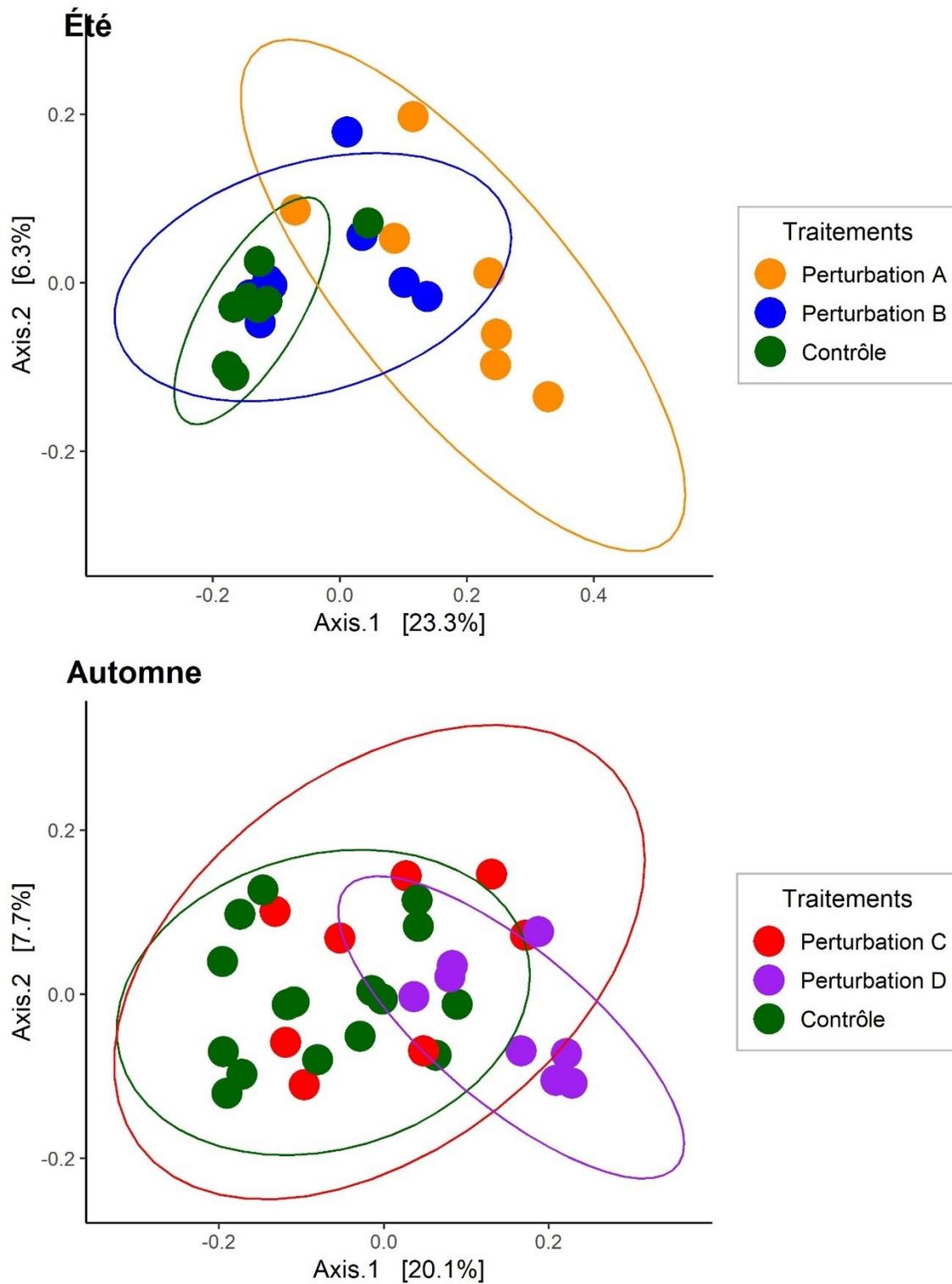


Figure 2.4. Analyse en coordonnées principales (PCoA) montrant la dissimilarité (Bray-Curtis) entre les communautés de nématodes dans le sol à la fin des deux expériences. Les ellipses ont un intervalle de confiance de 95 % autour du centroïde.

2.3.4. Quantification des micro-organismes dans le sol

Lors de l'expérience d'automne 2021, une augmentation de la quantité de bactéries a été observée dans les traitements Perturbation C et Perturbation D (ANOVA, p -value < 0,001), alors qu'aucune variation significative n'a été constatée pour l'expérience d'été 2021. Aucune différence significative n'a été observée dans l'abondance des nématodes et des champignons entre les traitements à la fin des expériences.

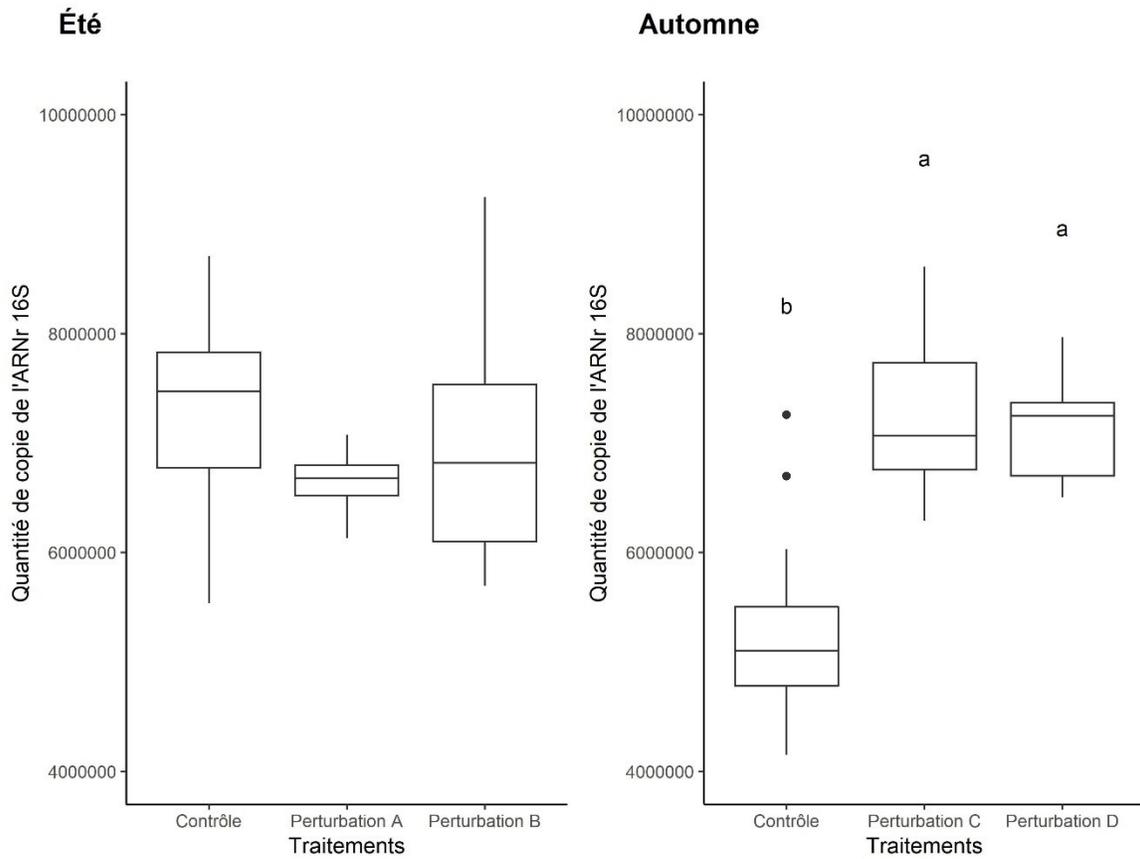


Figure 2.5. Abondance des bactéries dans le sol mesurée par qPCR à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021 avec un test de Tukey. Les barres verticales représentent la distribution des données et les lettres montrent les différences significatives entre les traitements pour un seuil de 0,05. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.).

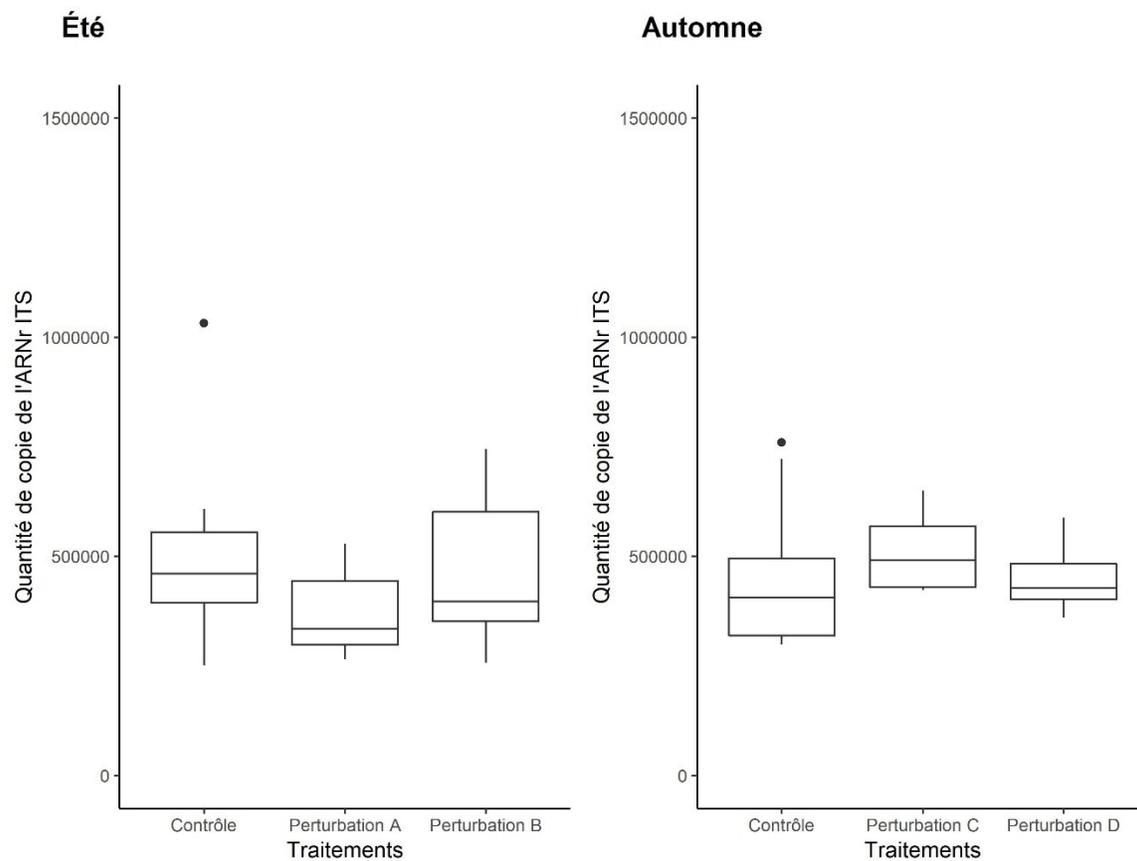


Figure 2.6. Abondance des champignons dans le sol mesuré par qPCR à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021 avec un test de Tukey. Les barres verticales représentent la distribution des données et le seuil de significativité est de 0,05. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.).

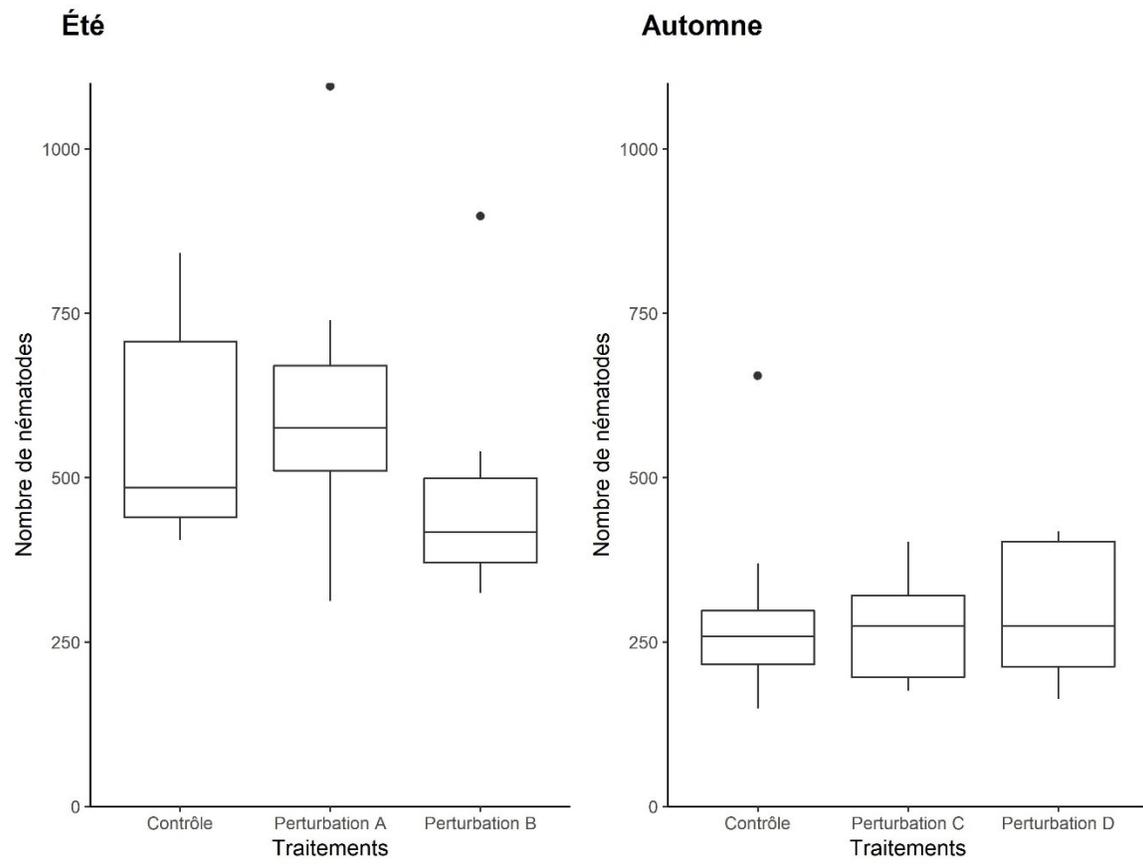


Figure 2.7. Comparaison du nombre de nématodes dans chaque pot pour 100 ml de sol à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021. L'absence de lettre indique qu'il n'y a pas de différences significatives entre les traitements selon un test de Tukey avec un seuil de significativité de 0,05. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.).

2.3.5. Rendements des pommes de laitues

Une augmentation significative du poids sec des pommes de laitues a été observée lors de la seconde expérience pour les traitements Perturbation C et D comparativement au contrôle (Tableau 2.3.). Aucune différence n'a été mesurée dans l'expérience d'été pour les feuilles, et dans les deux expériences pour les racines.

Tableau 2.3. Poids secs des feuilles et des racines de laitues entre les différents traitements après huit semaines de croissance.

	Traitement	Feuilles (g)*	Racines (g)*
Été	Perturbation A	19,9 ± 0,4 n. s.	7,5 ± 0,3 n. s.
	Perturbation B	18,6 ± 0,4 n. s.	7,2 ± 0,4 n. s.
	Contrôle	19,7 ± 0,6 n. s.	6,5 ± 0,4 n. s.
Automne	Perturbation C	26,1 ± 0,7 b	5,6 ± 0,1 n. s.
	Perturbation D	26,6 ± 0,6 b	5,2 ± 0,1 n. s.
	Contrôle	22,4 ± 0,2 a	5,2 ± 0,1 n. s.

*Poids ± erreur-type
n.s. : non significatif

2.3.6 Disponibilité de l'azote

Une légère augmentation de l'azote disponible sous forme de NH_4 a été observée lors de l'expérience d'automne (ANOVA, p -value < 0,05, Fig. 2.8) alors qu'une forte baisse a plutôt été observée lors de la première expérience suite à l'ajout de nématodes (ANOVA, p -value < 0,001). Aucune variation significative n'a été obtenue pour le NO_3 dans les deux expériences.

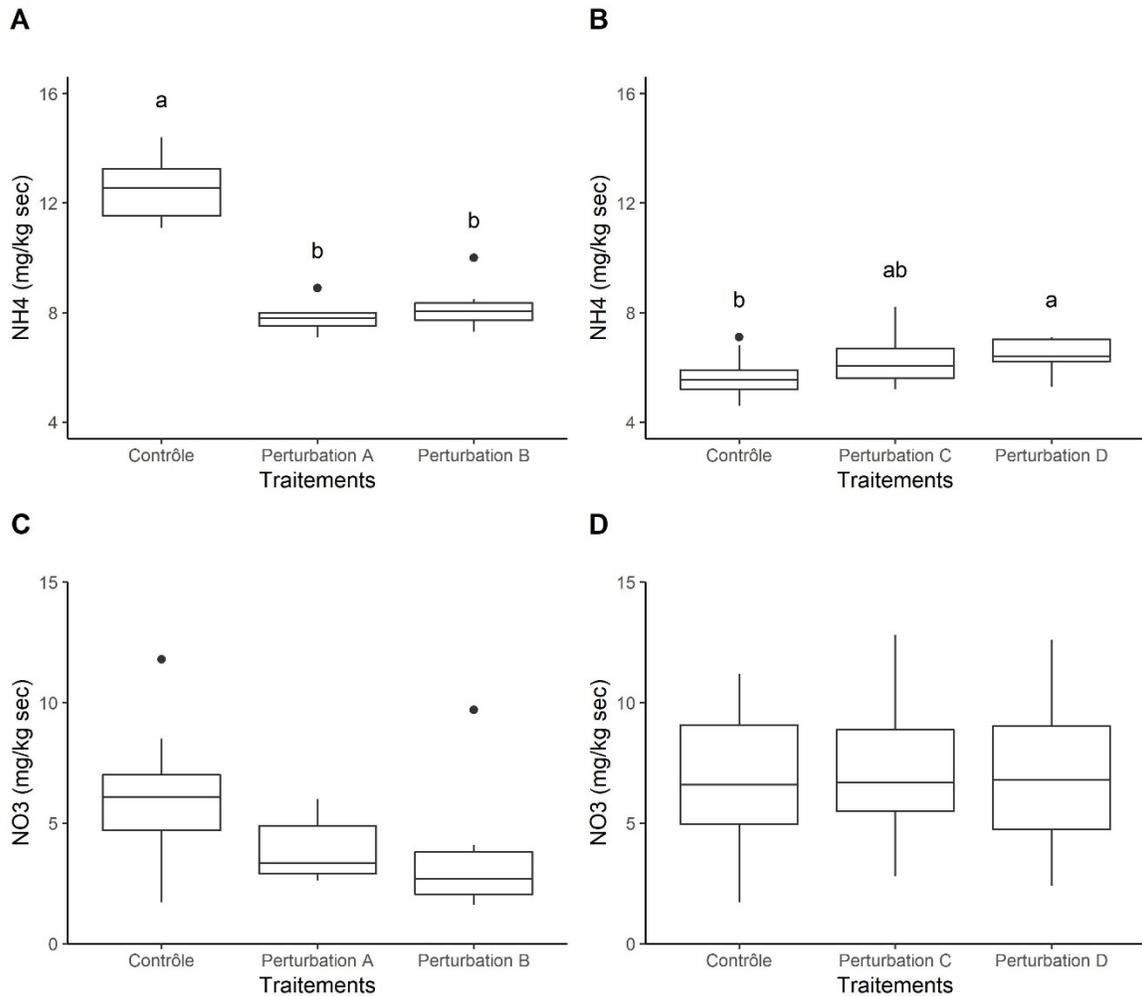


Figure 2.8. Quantification de l'azote disponible dans le sol sous forme de NH_4 (A et B) et NO_3 (C et D) après huit semaines de croissance. Les lettres font ressortir les différences significatives entre les traitements selon un test de Tukey avec un seuil de significativité de 0,05. Les figures A et C représentent les valeurs pour l'expérience d'été 2021, alors que B et D représentent les résultats d'automne 2021. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.).

2.3.7 Prédiction fonctionnelle basée sur l'abondance relative des ASV

L'utilisation du logiciel tax4fun a permis de déterminer le potentiel de production d'enzymes extracellulaires reliées à la dégradation de différentes composantes carbonées de la matière organique, en fonction de la présence des espèces (gènes associés) bactériennes présentes. Les Perturbations A (voir Fig. compl. 2.4) et D (Fig. 2.9), ont démontré des augmentations significatives dans la possible production des quatre enzymes ciblées, soit la β -glucosidase, la 1,4- β -xylosidase, la 1,4- β -cellobiosidase et la phosphatase alcaline, comparativement au contrôle dans les deux expériences.

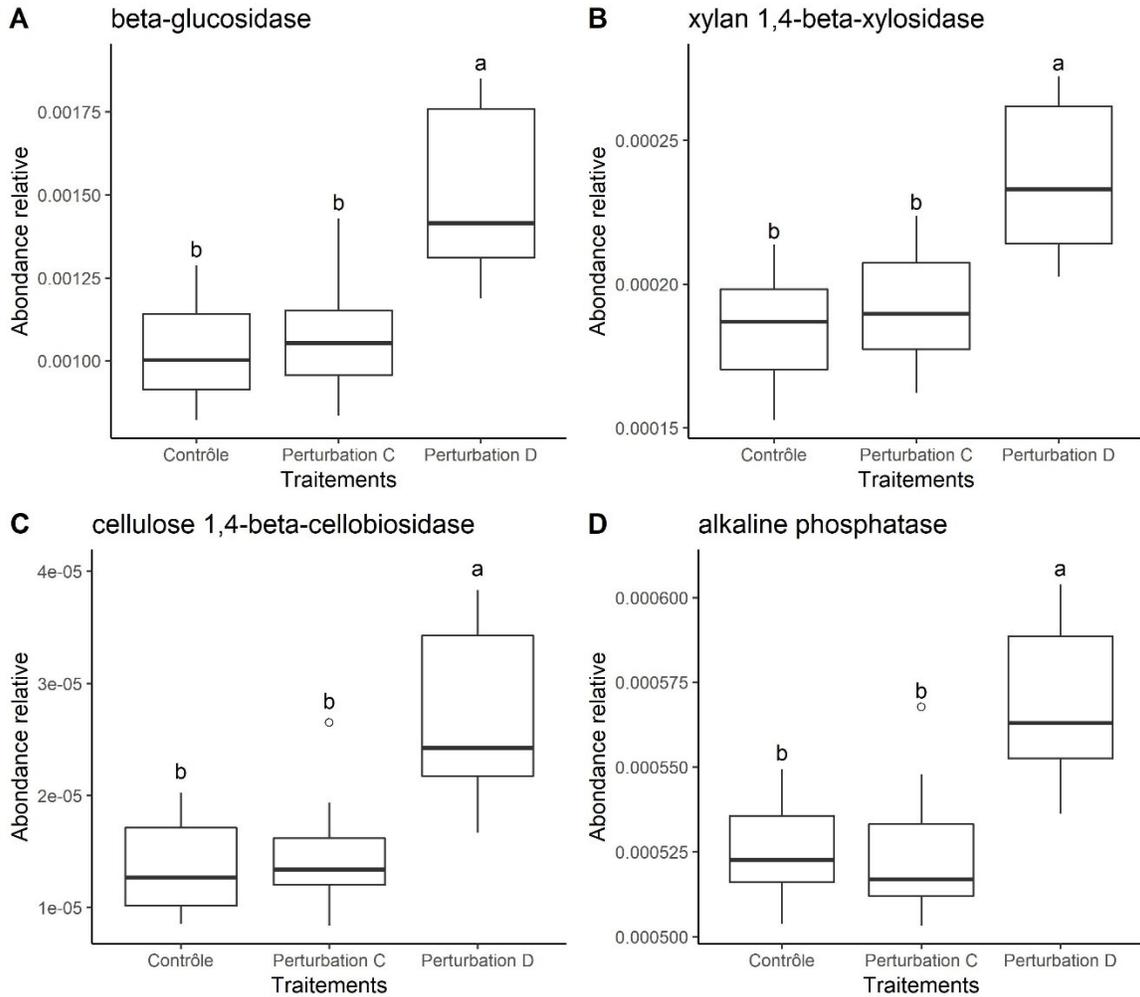


Figure 2.9. Abondances relatives des gènes liés à la production d'enzymes extracellulaires extrapolées à partir du profilage des communautés bactériennes par séquençage d'amplicon pour l'expérience d'automne 2021 avec un test de Tukey. Les barres verticales représentent la distribution des données et les lettres montrent les différences significatives entre les traitements pour un seuil de 0,05 (voir la Fig.compl.2.4., pour l'expérience d'été 2021).

2.3.8 Production d'enzymes extracellulaires

La production d'enzymes extracellulaires a été fortement influencée par les taux d'humidité des pots. Seul le CBH, lors de l'expérience d'automne a montré une différence significative en fonction du traitement lors de l'expérience d'automne 2021 (GLM, Gaussian, p -value < 0,05, Fig. 2.10).

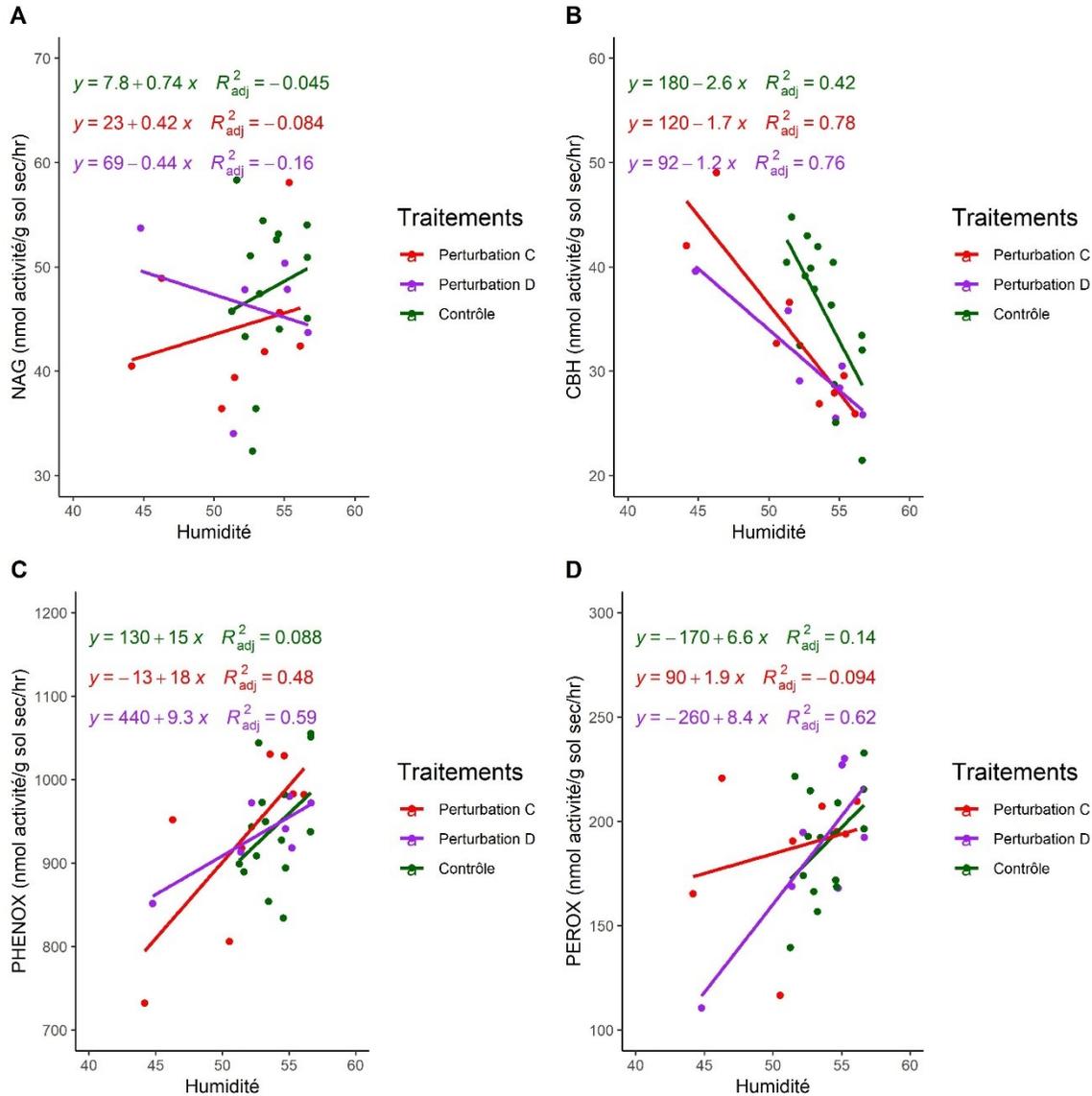


Figure 2.10. Régression linéaire des taux de production de quatre enzymes extracellulaires en fonction de l'humidité lors de la seconde expérience qui se déroulait lors de l'automne 2021 selon un test GLM (lm, Gaussian) (voir la Fig.compl.2.5., pour l'expérience d'été 2021).

3.9 Abondances relatives finales des familles de bactéries

En plus des différences qui ont été obtenues précédemment, il a été possible d'observer des variations dans les abondances relatives de différentes familles bactériennes pour les traitements qui ont montré les différences les plus marquées, soit Perturbation A et Perturbation D (Fig.2.11). Les familles des *Xanthomonadaceae*, des *Subgroup_7*, des *Comamonadaceae* et des *Bryobacteraceae* étaient celles dont l'abondance relative a eu la plus grande augmentation par rapport au contrôle lors de l'expérience d'été, alors que les *Xanthomonadaceae*, les *Rhodanobacteraceae*, les *Bryobacteraceae* les *Alicyclobacillaceae* ont présenté les plus grandes abondances relatives pour l'expérience d'automne. Les familles qui à l'inverse ont montré des diminutions d'abondance relative plus importantes pour l'été étaient les *Xanthobacteraceae*, les *Pirellulaceae* et les *Nitrososphaeraceae*. Pour l'automne, il a été possible de retrouver les *Xanthobacteraceae*, les *Pirellulaceae*, les *Nocardioideaceae* et les *Isophaeraceae* dans les familles ayant montré une baisse d'abondance relative.

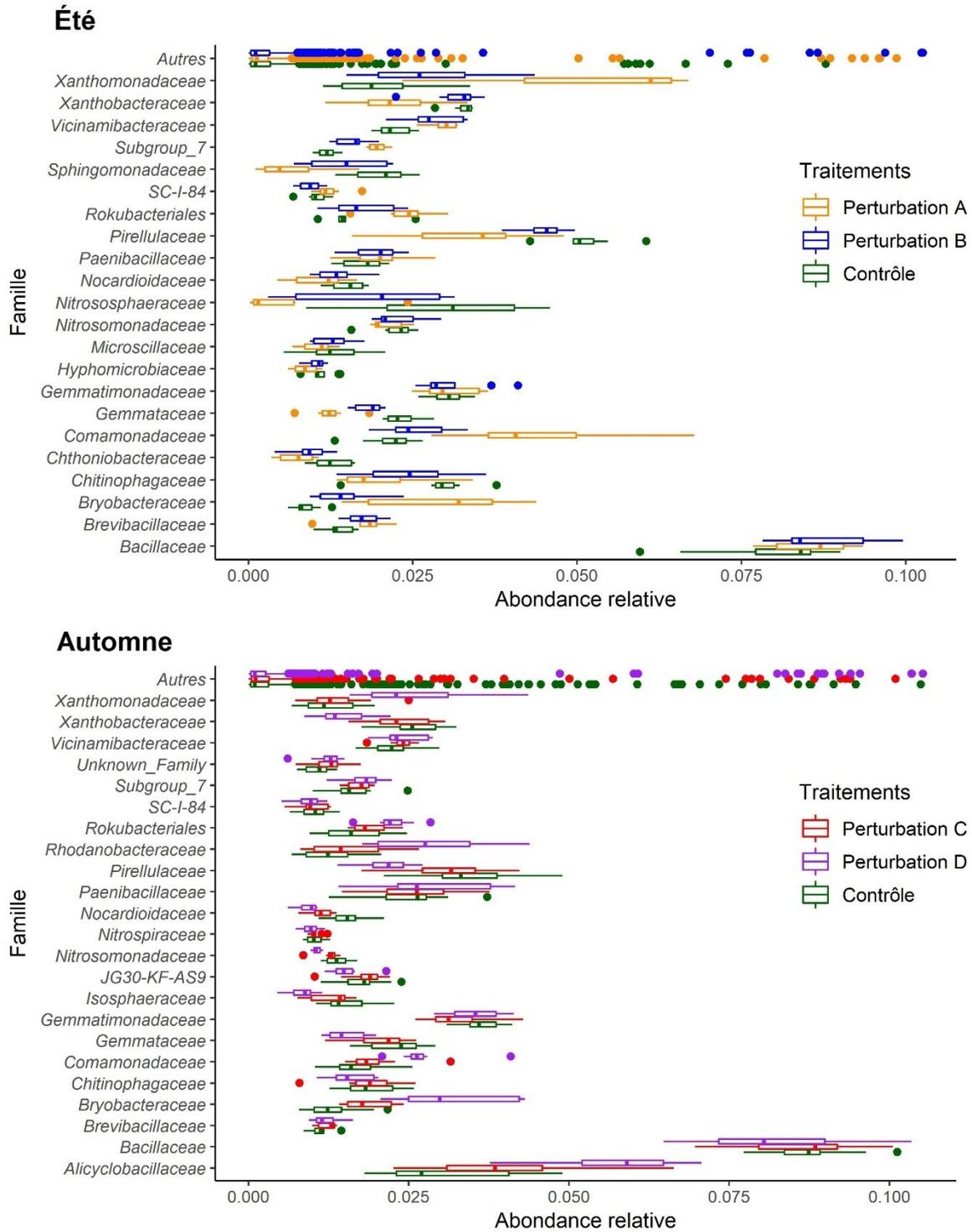


Figure 2.11. Abondance relative de différentes familles bactériennes dans le sol à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021 obtenue par séquençage d'amplicon.

2.4. Discussion

Le but de notre recherche était de déterminer si les interactions trophiques et la prédation effectuée par différentes communautés de nématodes pouvaient impacter les communautés microbiennes et la dégradation de la matière organique dans un sol organique. La plupart des études s'intéressant aux interactions trophiques entre les nématodes et les micro-organismes concentraient davantage leurs recherches sur l'impact direct des perturbations abiotiques et de l'abondance des communautés microbiennes sur la diversité des communautés de nématodes (effets bottom-up) (Bongers, 1990; Borneman & Triplett, 1997; Ferris & Matute, 2003). Cependant, l'impact que peuvent avoir les prédateurs, soit les nématodes bactérivores et fongivores ou encore les prédateurs de ceux-ci (nématodes prédateurs et omnivores), sur les bactéries et les champignons est bien moins documenté, mais tout aussi important (Traunspurger *et al.*, 1997; Srivastava *et al.*, 2009). Dans cette expérience, nous avons artificiellement manipulé la diversité et la composition des communautés de nématodes afin de suivre l'effet sur les communautés microbiennes et certaines fonctions qu'elles remplissent. Notre expérience a permis de démontrer l'impact de la prédation de différentes communautés de nématodes libres sur les communautés de bactéries et les conséquences sur les processus de dégradation de la matière organique et de libération de minéraux.

Les nématodes majoritairement présents dans le milieu étaient les bactérivores, et ce, pour tous les traitements. Cela est conforme à ce qui est retrouvé dans la littérature (Neher, 1999) considérant que les nématodes bactérivores représentent normalement plus de la moitié de la communauté d'un milieu (Griffiths, 1989). Cependant, le *cp* moyen dépendait des perturbations qui avaient été subies, mais également du temps de l'année. Les populations finales de nématodes se composaient principalement de *Rabditidae* (*cp-1*) lors de l'automne, alors que les *Cephalobidae* (*cp-2*) étaient plus nombreux au cours du printemps (Yeates & Bongers, 1999). Cela concorde avec ce qui devrait être trouvé en fonction des niveaux de perturbations prévus à ce moment de l'année dans un champ agricole (Parmelee & Alston, 1986; Ettema & Bongers, 1993), soit une activité importante au cours de l'été et au début de l'automne. Il fallait donc s'attendre à ce que les résultats puissent varier entre les deux expériences, dont les inocula ont été respectivement été

prélevés à la fin du printemps et à l'automne, et que la seconde expérience effectuée à l'automne ait une pression de prédation plus grande.

À la fin de l'étude, plusieurs autres paramètres ont été mesurés, afin de confirmer cet impact sur les bactéries et les processus de dégradation associés. Des différences significatives ont été obtenues pour divers éléments. La manipulation des communautés de nématodes, bien qu'elle ait été significative au début de l'expérience, n'avait pas persisté de façon significative à la fin de l'expérience, avait permis de générer des variations dans la composition des populations bactériennes qui n'étaient pas négligeables. Les différences les plus marquées avec le contrôle ont été observées pour les traitements nommés Perturbation A et Perturbation D. Le milieu d'origine de ces traitements est différent et ils n'ont pas été prélevés au même moment dans l'année comme décrit précédemment.

Mis à part la Perturbation A qui a mené à une légère baisse de la diversité bactérienne, les changements de composition étaient logiquement expliqués par des changements dans l'abondance relative de certaines familles de bactéries. Il est possible que certaines de ces familles aient des cycles de division plus rapide et puissent être en mesure de se dédoubler plus rapidement et ainsi augmenter leur abondance avec la prédation marquée des nématodes. Il est également possible que la minéralisation du carbone ait rendu ce dernier limitant dans le milieu pour certaines familles qui n'étaient pas en mesure de dégrader des composés plus complexes de la MOS. La propagation des bactéries par les nématodes a également pu avoir un impact et le surplus d'azote inorganique présent dans les déchets a sûrement servi à l'amplification bactérienne conformément à ce qui est attendu (Sundin *et al.*, 1990; Ferris *et al.*, 1995; Jiang *et al.*, 2020). L'analyse de l'abondance relative a également permis de faire ressortir des différences intéressantes en lien avec les processus de dégradation de la MOS qui pourrait en partie aider à expliquer les différences d'abondances relatives. Par exemple, la famille des *Bryobacteraceae* possède des capacités de dégradation pour des molécules plus complexes comme l'hydrolyse des hétéropolysaccharides (Kulichevskaya *et al.*, 2010). Il s'agit également d'une famille dont l'abondance relative a augmenté durant les deux expériences pour les traitements A et D.

Basé sur le profilage taxonomique des communautés, il a aussi été possible d'estimer les capacités fonctionnelles de chaque échantillon à l'aide du package tax4fun, qui mesure l'abondance relative des gènes liés à différentes voies métaboliques (Abhauer *et al.*, 2015). Ainsi, nous avons démontré que les traitements A et D étaient aussi ceux qui montraient le potentiel de production d'enzymes extracellulaires le plus élevé et donc un potentiel de dégradation de la matière organique qui devrait être plus élevée conformément à ce qui est attendu (Ettema, 1998). Beaucoup d'études n'utilisent que les méthodes de dosages directs pour trouver la production d'enzyme extracellulaire des micro-organismes (Saiya-Cork *et al.*, 2002 ; Marx *et al.*, 2005 ; German *et al.*, 2011). Lors de l'étude, les données de concentration récoltées directement dans le sol et celles obtenues en fonction des gènes de production d'enzymes ne donnaient pas des résultats semblables. Il est possible que le potentiel de production en fonction des gènes ne soit pas totalement exprimé dans un milieu et qu'une différence soit observée avec ce qui est réellement produit. La production d'enzymes est grandement influencée par la disponibilité du carbone et des minéraux (Stock *et al.*, 2019). Il est donc important d'aller valider l'expression des gènes, afin de déterminer le potentiel de production enzymatique de la communauté bactérienne même si ce potentiel n'est pas complètement utilisé dans le sol (Abhauer *et al.*, 2015). De plus, différentes conditions abiotiques peuvent impacter les mesures directes de concentrations enzymatiques dans le sol (Rinkes *et al.*, 2013).

La production enzymatique qui a été mesurée directement dans le milieu s'est avérée fortement dépendante du taux d'humidité, ce qui a fait ressortir la sensibilité de ces dernières aux conditions du milieu (DeForest, 2009) et a probablement engendré une légère baisse dans les concentrations comparativement à ce qui aurait dû être mesuré si le temps de conservation avait été moindre pour les traitements à cause de la dégradation des enzymes au fil du temps. La mesure par fluorimétrie peut également être sensible au pH du tampon utilisé, par exemple, un pic d'activité est obtenu à un pH de 5,5 pour la β -glucosaminidase (Parham & Deng, 2000). Considérant que le tampon est ajusté selon le pH du milieu, soit entre 6 et 6,3 dans ce cas-ci, la méthode ne permet pas d'optimiser les résultats pour tous les enzymes hydrolytiques. L'effet de l'humidité était particulièrement notable pour le CBH, dont la production diminuait lorsque le taux d'humidité augmentait,

et ce, pour les deux expériences effectuées. Contrairement à tax4fun qui faisait ressortir la capacité de production enzymatique des traitements A et D, les concentrations mesurées dans le sol ont montrées des taux plus élevés dans le contrôle de chaque expérience pour les enzymes hydrolytiques. Toutefois, une prédation accrue des nématodes qui favorise la minéralisation et augmente les besoins en carbones labiles aurait dû favoriser une production d'enzymes extracellulaires plus importante (Stock *et al.*, 2019) pour les traitements A et D, mais ce n'est pas ce qui est observé. Cette divergence avec ce qui est attendu pourrait être associée aux limites de la méthode directe ou possiblement à une inhibition de certains gènes associés à la production enzymatique. Pour ce qui est des oxydases, ces dernières sont en grande partie produites par les communautés fongiques et ne peuvent pas être corrélées avec les hydrolases (Sinsabaugh, 2010). Elles sont aussi affectées par la quantité d'azote disponible dans le milieu (Sinsabaugh *et al.*, 2005). Il serait donc logique que leur production varie majoritairement en fonction des champignons présents.

Au cours de cette expérience, aucun paramètre mesuré pour les champignons ne s'est avéré significatif, que ce soit pour la composition ou la quantification. Cela explique pourquoi il n'y a pas eu de variations significatives entre les traitements. La vitesse du cycle de vie de ces derniers n'est pas identique à celui des bactéries et il est possible que l'établissement de certains champignons ait été limité par le milieu de croissance (pot) qui ne présentait pas des conditions propices pour toutes les familles fongiques. Plusieurs conditions abiotiques et le cycle de vie, mentionné, ont pu influencer la composition des communautés (Wang & McSorley, 2005). La quantité d'eau contenue dans les pots est l'un des éléments principaux pouvant affecter la présence de champignons qui sont habituellement plus abondants dans des milieux plus secs (Drenovsky *et al.*, 2004). Les pots avaient majoritairement des taux d'humidité assez élevés. Dans le cas des AMF, les milieux perturbés montrent généralement une diversité moins importante et ont tendance à favoriser majoritairement des espèces colonisatrices qui vont se propager rapidement (Lenoir *et al.*, 2016). De plus, les champignons sont habituellement favorisés dans les milieux plus acides (Bååth & Anderson, 2003 ; Rousk *et al.*, 2010) et dont le ratio C:N est plus élevé (Wang & McSorley, 2005). L'élément principal qui a pu impacter les résultats

est la composition des communautés de nématodes présentes, car les pots de ces expériences ont été principalement dominés par des bactérivores. Cela a pu diminuer l'impact sur les communautés fongiques et empêcher de visualiser les différences qui auraient pu être obtenues si, à l'inverse, les populations de nématodes fongivores avaient été dominantes dans le milieu. Afin de pouvoir détecter les changements, qui ont pu être mesurés dans d'autres cas, une grande pression devait provenir des nématodes consommateurs (De Mesel *et al.*, 2004 ; Crowther *et al.*, 2011).

Les changements biotiques induits par la manipulation des nématodes ont aussi engendré d'autres changements biochimiques dont l'augmentation d'azote disponible lors de la seconde expérience, ce qui s'est traduit par une légère augmentation de rendement, conformément à ce qui était attendu (Ingham *et al.*, 1985). Par contre, cette différence significative pour l'azote n'a été mesurée que pour le NH_4 et non le NO_3 . Le deuxième composé azoté étant un élément très mobile dans le sol, il est possible que l'effet n'ait pas été détecté dû à un lessivage rapide lors de l'arrosage (Udawatta *et al.*, 2006). Il est probable que la prédation des nématodes, qui était en grande partie effectuée par des nématodes colonisateurs, ait pu remettre en circulation une grande quantité d'azote accessible pour l'utilisation des micro-organismes et des plantes. Cette augmentation d'azote a pu favoriser la croissance bactérienne et donc augmenter la quantité de bactéries présentes dans chacun des pots, ce qui est partiellement validé par la quantification moléculaire. Cela est conforme à l'augmentation d'activité bactérienne obtenue auparavant dans la littérature (Traunspurger *et al.*, 1997). Le surplus de minéraux libéré a pareillement pu être utilisé pour l'apport aux plantes de façon à augmenter le rendement de la laitue.

Malgré la réussite de la manipulation initiale des nématodes, les communautés étaient redevenues sensiblement similaires entre les traitements à la fin de cette expérience, indiquant probablement un faible établissement des inocula, et suggérant que les effets mesurés sur les bactéries et les processus de dégradation étaient en grande partie sous-estimés et conservateurs. Si les différences dans les communautés de nématodes avaient été maintenues et marquées jusqu'à la fin de l'expérience, nous aurions pu nous attendre à des effets bien plus importants. Considérant cela, il serait nécessaire d'examiner l'effet que pourraient avoir les différentes pratiques culturales actuelles et les produits utilisés dans

nos champs agricoles sur les communautés de nématodes et leur impact « top-down » sur les communautés bactériennes. Les conséquences qui en découleraient pourraient affecter la conservation de nos sols organiques et leur durabilité. Par exemple, le labour est reconnu pour aérer le sol et favoriser des nématodes bactéricivores classés comme colonisateurs ou opportunistes (Parmelee & Alston, 1986). Cela implique que la prédation des bactéries, à ce moment, est très élevée et augmente le taux de minéralisation dans le sol et la dégradation de la MOS (Coleman *et al.*, 1977 ; Ingham *et al.*, 1985). Les effets des autres techniques sont moins connus et les impacts des fertilisants ou pesticides restent encore à déterminer dans la majorité des cas. Par contre, il a été démontré que la plupart des perturbations déstabilisant l'écosystème étaient nuisibles pour les niveaux trophiques supérieurs et donc, favorisaient les colonisateurs primaires et la boucle de rétroaction avec leurs proies (Bongers, 1999 ; Jiang *et al.*, 2017).

Jusqu'à présent, beaucoup de moyens ont été pris pour diminuer la dégradation associée aux effets abiotiques. Cependant, il est important de considérer les effets biotiques qui pourraient affecter la dégradation de la MOS. Notre étude a permis de montrer l'importance des interactions trophiques et l'implication indirecte des nématodes libres, par la prédation, sur ces processus de dégradation de la MOS et la production d'enzymes extracellulaires provenant principalement des bactéries. D'autres études avec des protocoles améliorés seraient nécessaires afin de conclure dans le cas des impacts sur les communautés de champignons, mais aussi pour renforcer les résultats qui ont déjà été obtenus sur les communautés bactériennes et déterminer les conséquences qui pourraient être associées à chacune des pratiques culturales utilisées en agriculture. Connaître ces effets précis dans chacun des cas permettrait d'ajuster nos pratiques culturales de façon à minimiser la dégradation de MOS et possiblement augmenter la durée d'utilisation de cette ressource essentielle dans le domaine agricole.

2.5. Remerciements

Nous voudrions remercier Agriculture et Agroalimentaire Canada pour leur contribution financière, ainsi que l'Université de Montréal et l'Institut de recherche en biologie végétale pour leurs supports. Le projet a pu être réalisé grâce à l'équipe de nématologie du CRD de Saint-Jean-sur-Richelieu d'AAC. Un merci particulier à Nathalie Dauphinais sans qui il n'aurait pas été possible d'effectuer les processus de colorimétrie et de fluorimétrie pour les enzymes extracellulaires et à Pierre-Yves Véronneau pour les analyses moléculaires.

2.6. Annexe

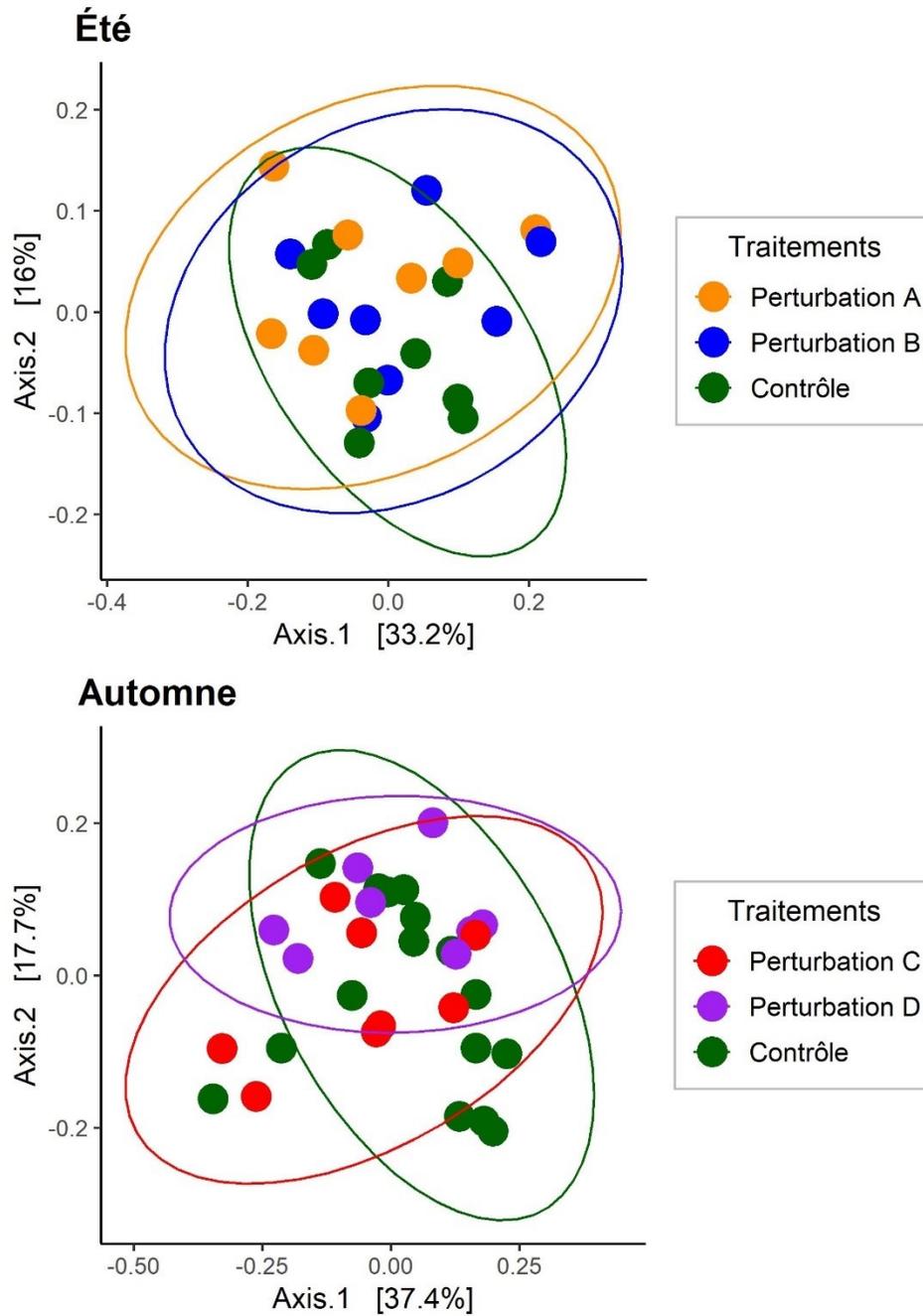


Figure complémentaire 2.1. Analyse en coordonnées principales (PCoA) montrant la dissimilarité (Bray-Curtis) entre les communautés de nématodes dans le sol à la fin de l'expérience d'automne 2021. Les ellipses ont un intervalle de confiance de 95 % autour du centroïde.

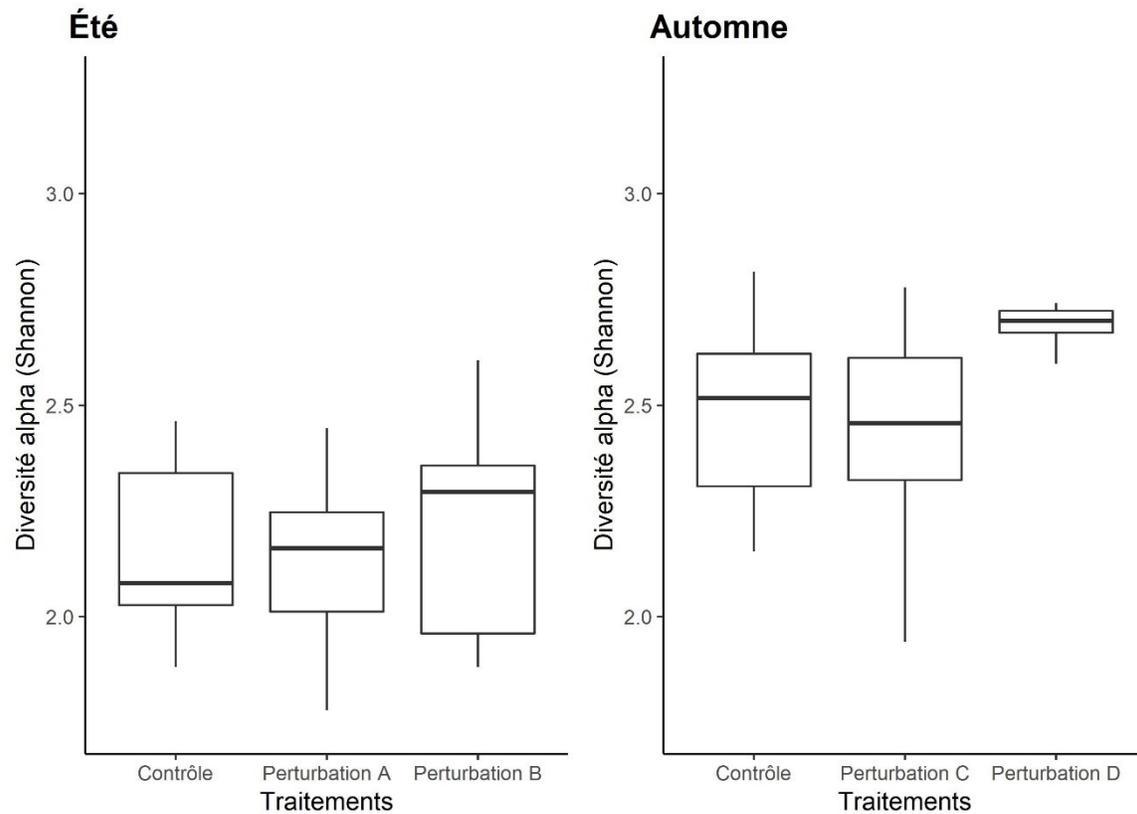


Figure complémentaire 2.2. Analyse de la diversité alpha (Shannon) avec ANOVA pour les communautés de nématodes dans le sol à la fin de l'expérience d'été et d'automne 2021. Les barres verticales représentent la distribution des données. L'absence de lettre indique l'absence de significativité (n.s.) pour un seuil de 0,05.

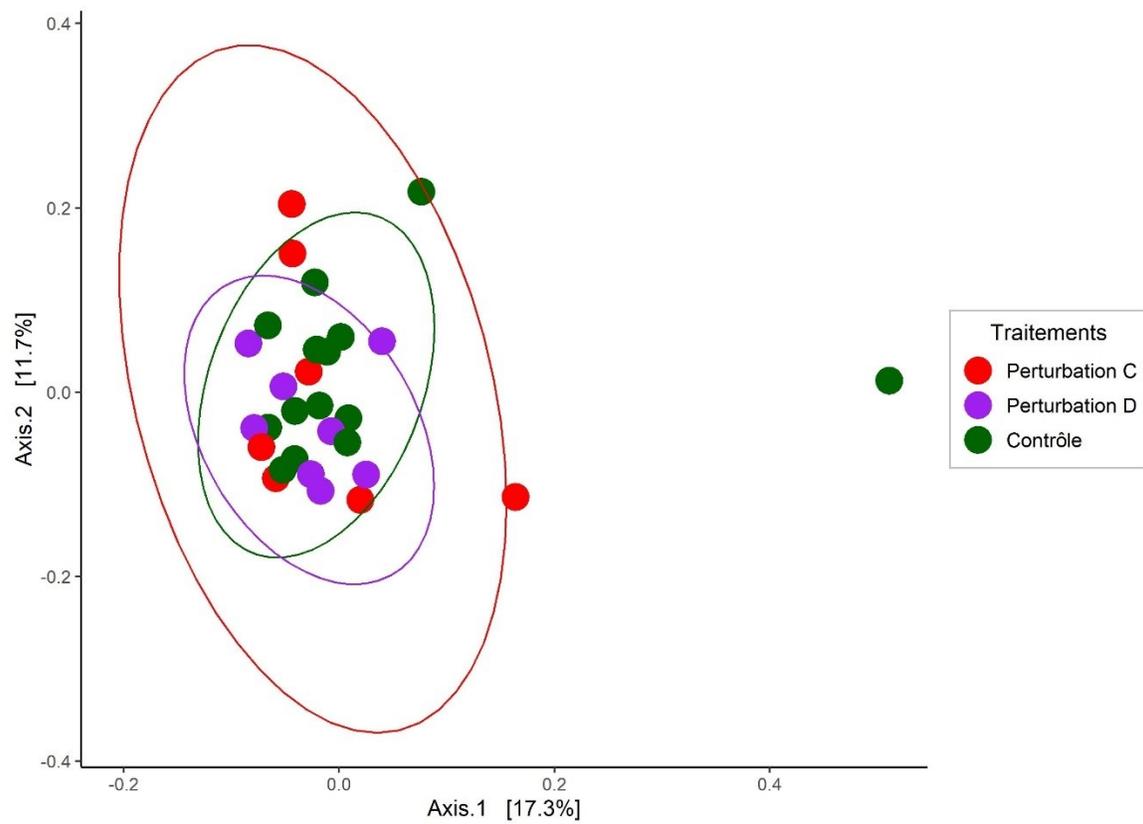


Figure complémentaire 2.3. Analyse en coordonnées principales (PCoA) montrant la dissimilarité (Bray-Curtis) entre les communautés de champignon dans le sol à la fin de l'expérience d'automne 2021. Les ellipses ont un intervalle de confiance de 95 % autour du centroïde.

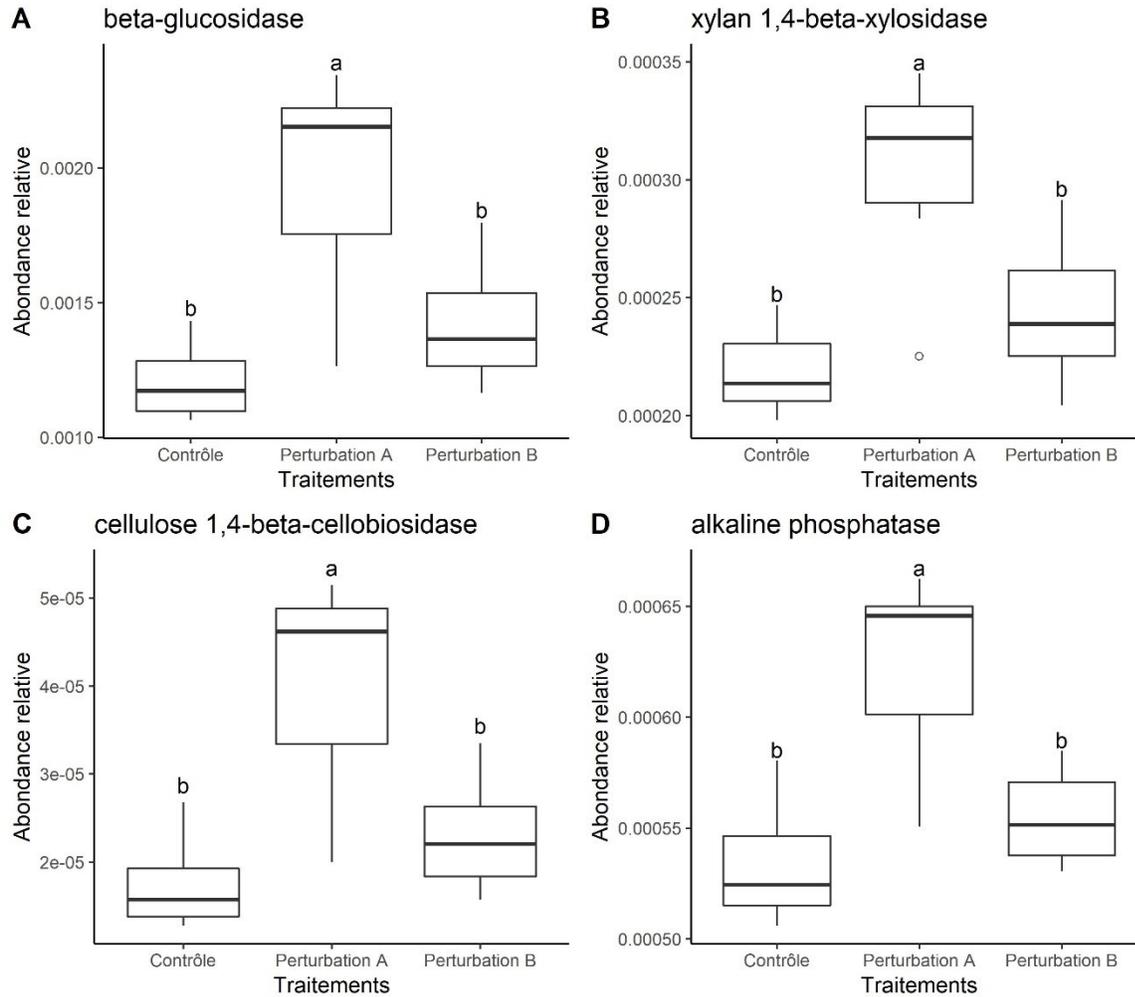


Figure complémentaire 2.4. Abondances relatives des gènes liés à la production d'enzymes extracellulaires extrapolées à partir du profilage des communautés bactériennes par séquençage d'amplicon pour l'expérience d'été 2021 avec un test Tukey. Les barres verticales représentent la distribution des données et les lettres montrent une différence significative des données pour un seuil de 0,05.

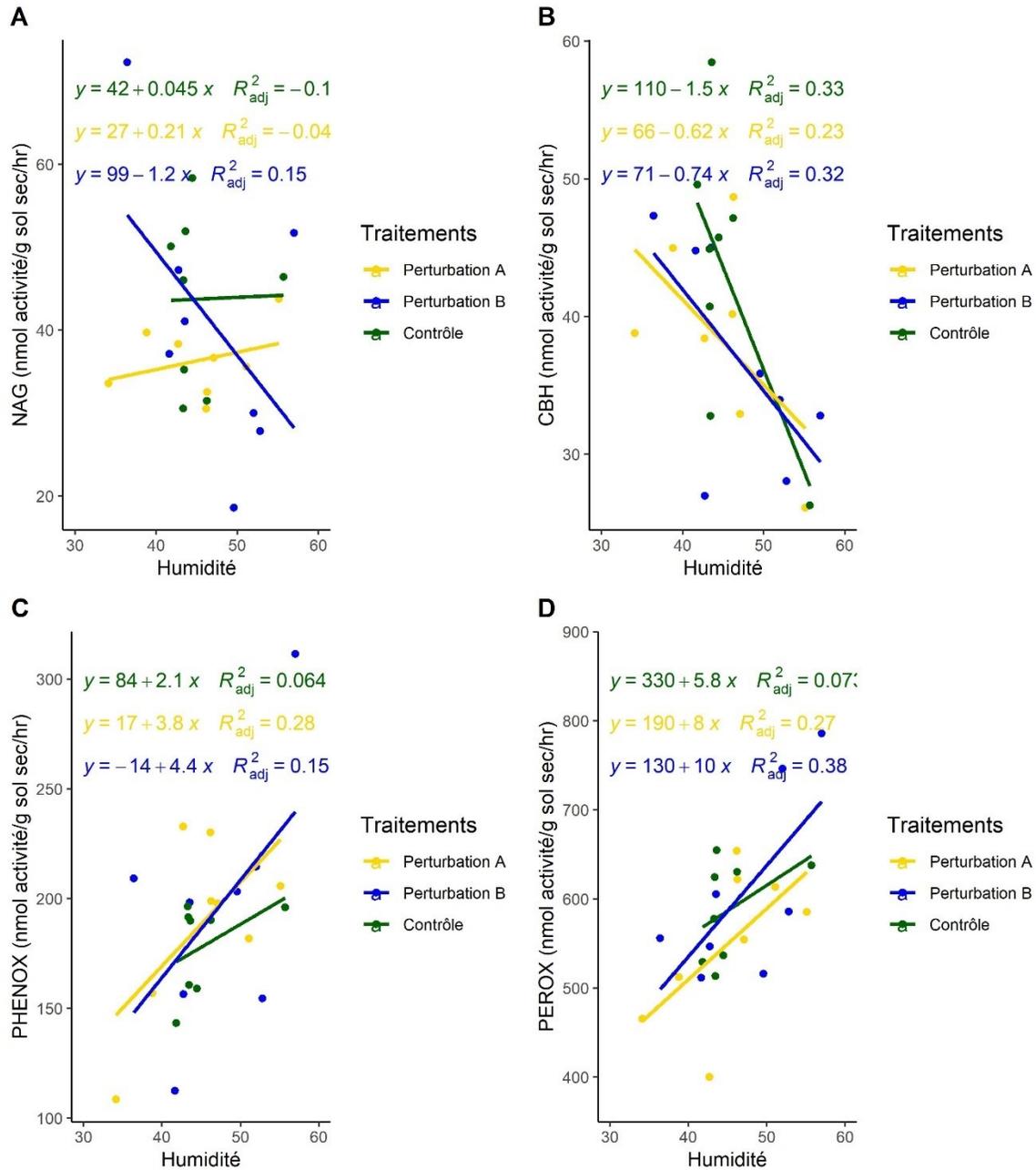


Figure complémentaire 2.5. Régression linéaire des taux de production de quatre enzymes extracellulaires en fonction de l'humidité lors de la première expérience qui se déroulait durant l'été 2021 selon un test GLM (lm, Gaussian).

Bibliographie

Aßhauer, K. P., Wemheuer, B., Daniel, R., & Meinicke, P. (2015). Tax4Fun : Predicting functional profiles from metagenomic 16S rRNA data. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 31 (17), 2882-2884. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv287>

Adam, G., & Duncan, H. (2001). Development of a sensitive and rapid method for the measurement of total microbial activity using fluorescein diacetate (FDA) in a range of soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(7), 943-951. [https://doi.org/10.1016/S00380717\(00\)00244-3](https://doi.org/10.1016/S00380717(00)00244-3)

Baermann G. (1917). Ein einfache methode zur auffindung von anklyostomum (nematoden) larven in erdproben. [A simple method for the detection of nematode larvae in soil samples.]. *Genees. Tijdschr Nederlandsch-Indië*. 57:131–137.

Bååth, E., Anderson, T.-H. (2003). Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques, *Soil Biology and Biochemistry*, Volume 35, Issue 7, Pages 955-963, ISSN 0038-0717, [https://doi.org/10.1016/S00380717\(03\)00154-8](https://doi.org/10.1016/S00380717(03)00154-8).

Blagodatsky, S., Blagodatskaya, E., Yuyukina, T., & Kuzyakov, Y. (2010). Model of apparent and real priming effects : Linking microbial activity with soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(8), 1275-1283. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.005>

Bolyen, E., Rideout, J. R., Dillon, M. R., Bokulich, N. A., Abnet, C., Al-Ghalith, G. A., Alexander, H., Alm, E. J., Arumugam, M., Asnicar, F., Bai, Y., Bisanz, J. E., Bittinger, K., Brejnrod, A., Brislawn, C. J., Brown, C. T., Callahan, B. J., Caraballo-Rodríguez, A. M., Chase, J., ... Caporaso, J. G. (2018). *QIIME 2 : Reproducible, interactive, scalable, and extensible microbiome data science (e27295v2)*. PeerJ Inc. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.27295v2>

Bongers, T. (1990). The maturity index : An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83(1), 14-19. <https://doi.org/10.1007/BF00324627>

Bongers, T. (1999). The Maturity Index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant and Soil*, 212(1), 13-22. <https://doi.org/10.1023/A:1004571900425>

Callahan, B. J., McMurdie, P. J., Rosen, M. J., Han, A. W., Johnson, A. J. A., & Holmes, S. P. (2016). DADA2 : High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods*, 13 (7), 581-583. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3869>

Campbell, C. A., & Souster, W. (2011). Loss of organic matter and potentially mineralizable nitrogen from saskatchewan soils due to cropping. *Canadian Journal of Soil Science*. <https://doi.org/10.4141/cjss82-071>

Canadian Society of Soil Science. 2020. *Soils of Canada*. [Online] Available: soilsofcanada.ca.

Caporaso, J. G., Lauber, C. L., Walters, W. A., Berg-Lyons, D., Huntley, J., Fierer, N., ... & Knight, R. (2012). Ultra-high-throughput microbial community analysis on the Illumina HiSeq and MiSeq platforms. *The ISME journal*, 6(8), 1621-1624.

Chapin, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). Decomposition and Ecosystem Carbon Budgets. In F. S. Chapin, P. A. Matson, & P. M. Vitousek (Éds.), *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* (p. 183-228). Springer. https://doi.org/10.1007/978-14419-9504-9_7

Coleman, D. C., Cole, C. V., Hunt, H. W., & Klein, D. A. (1977). Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. I. Introduction. *Microbial Ecology*, 4(4), 345-349. <https://doi.org/10.1007/BF02013277>

Creamer, R., Stone, D., Berry, P., & Kuiper, I. (2015). Measuring respiration profiles of soil microbial communities across Europe using MicroRespTM method. *Applied Soil Ecology*, 97. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.004>

Creer, S., Fonseca, V. G., Porazinska, D. L., Giblin-Davis, R. M., Sung, W., Power, D. M., Packer, M., Carvalho, G. R., Blaxter, M. L., Lamshead, P. J. D., & Thomas, W. K. (2010). Ultrasequencing of the meiofaunal biosphere: Practice, pitfalls and promises. *Molecular Ecology*, 19 (s1), 4-20. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04473.x>

Crowther, T. W., Jones, T. H., Boddy, L., & Baldrian, P. (2011). Invertebrate grazing determines enzyme production by basidiomycete fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(10), 2060-2068. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.06.003>

Deforest, Jared. (2009). The influence of time, storage temperature, and substrate age on potential soil enzyme activity in acidic forest soils using MUB-linked substrates and LDOPA. *Soil Biology and Biochemistry*. 41. 1180-1186. [10.1016/j.soilbio.2009.02.029](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.029).

De Mesel, I., Derycke, S., Moens, T., Van der Gucht, K., Vincx, M., & Swings, J. (2004). Top-down impact of bacterivorous nematodes on the bacterial community structure: A microcosm study. *Environmental Microbiology*, 6(7), 733-744. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2004.00610.x>

Drenovsky, R. E., Vo, D., Graham, K. J., & Scow, K. M. (2004). Soil Water Content and Organic Carbon Availability Are Major Determinants of Soil Microbial Community Composition. *Microbial Ecology*, 48(3), 424-430. <https://doi.org/10.1007/s00248-003-1063-2>

Ettema, C. H. (1998). Soil Nematode Diversity : Species Coexistence and Ecosystem Function. *Journal of Nematology*, 30(2), 159-169.

Farnham, R. S., & Finney, H. R. (1965). Classification and Properties of Organic Soils. In A. G. Norman (Éd.), *Advances in Agronomy* (Vol. 17, p. 115-162). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60413-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60413-7)

Flaig, W. (1971). ORGANIC COMPOUNDS IN SOIL. *Soil Science*, 111(1), 19-33.

Freckman, D. W. (1988). Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 24(1), 195-217. [https://doi.org/10.1016/01678809\(88\)90066-7](https://doi.org/10.1016/01678809(88)90066-7)

Fu, S., Ferris, H., Brown, D., & Plant, R. (2005). Does the positive feedback effect of nematodes on the biomass and activity of their bacteria prey vary with nematode species and population size?. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(11), 1979-1987.

Gardes, M., & Bruns, T. D. (1993). ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular ecology*, 2(2), 113-118.

German, Donovan P., Weintraub, Michael N., Grandy, A. Stuart., Lauber, Christian L., Rinkes, Zachary L., Allison, Steven D. (2011). Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies, *Soil Biology and Biochemistry*, Volume 43, Issue 7, 2011, Pages 1387-1397, ISSN 0038-0717, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.017>.

Ingham, R., Trofymow, J., Ingham, E., & Coleman, D. (1985). Interactions of Bacteria, Fungi, and Their Nematode Grazers : Effects on Nutrient Cycling and Plant Growth. *Ecological Monographs*, 55, 119. <https://doi.org/10.2307/1942528>

Jenni, S., & Emery, G. C. (2011). Estival lettuce. *Canadian Journal of Plant Science*. <https://doi.org/10.4141/CJPS08077>

Jiang, Y., Liu, M., Zhang, J., Chen, Y., Chen, X., Chen, L., Li, H., Zhang, X.-X., & Sun, B. (2017). Nematode grazing promotes bacterial community dynamics in soil at the aggregate level. *The ISME Journal*, 11(12), 2705-2717. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.120>

Jiang, Y., Wu, Y., Hu, N., Li, H., & Jiao, J. (2020). Interactions of bacterial-feeding nematodes and indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria promotes growth of *Arabidopsis thaliana* by regulating soil auxin status. *Applied Soil Ecology*, *147*. Scopus. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103447>

Kembel, S. W., Meadow, J. F., O'Connor, T. K., Mhuireach, G., Northcutt, D., Kline, J., Moriyama, M., Brown, G. Z., Bohannan, B. J. M., & Green, J. L. (2014). Architectural Design Drives the Biogeography of Indoor Bacterial Communities. *PLOS ONE*, *9* (1), e87093. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087093>

Kögel-Knabner, I. (2002). The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, *34* (2), 139-162. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00158-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00158-4)

Kõljalg, U., Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Tedersoo, L., Taylor, A. F. S., Bahram, M., Bates, S. T., Bruns, T. D., Bengtsson-Palme, J., Callaghan, T. M., Douglas, B., Drenkhan, T., Eberhardt, U., Dueñas, M., Grebenc, T., Griffith, G. W., Hartmann, M., Kirk, P. M., Kohout, P., ... Larsson, K.-H. (2013). Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, *22* (21), 5271-5277. <https://doi.org/10.1111/mec.12481>

Kulichevskaya, I. S., Suzina, N. E., Liesack, W., & Dedysh, S. N. Y. 2010. (s. d.). *Bryobacter aggregatus* gen. Nov., sp. Nov., a peat-inhabiting, aerobic chemo-organotroph from subdivision 3 of the Acidobacteria. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, *60* (2), 301-306. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.013250-0>

LaRowe, D. E., & Van Cappellen, P. (2011). Degradation of natural organic matter: A thermodynamic analysis. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *75*(8), 2030-2042. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.01.020>

Legendre, P., & Cáceres, M. D. (2013). Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, *16* (8), 951-963. <https://doi.org/10.1111/ele.12141>

Lenoir, I., Fontaine, J., & Lounès-Hadj Sahraoui, A. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungal responses to abiotic stresses: A review. *Phytochemistry*, *123*, 4-15. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2016.01.002>

Lenoir, L., Persson, T., Bengtsson, J., Wallander, H., & Wiren, A. (2007). Bottom-up or top-down control in forest soil microcosms? Effects of soil fauna on fungal biomass and C/N mineralisation. *Biology and Fertility of Soils*, *43*(3), 281-294.

Neher, D. A. (1999). Nematode Communities in Organically and Conventionally Managed Agricultural Soils. *Journal of Nematology*, 31(2), 142-154.

Martin, K.J., Rygiewicz, P.T. (2005). Fungal-specific PCR primers developed for analysis of the ITS region of environmental DNA extracts. *BMC Microbiol* 5, 28. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-5-28>

Marx, M.-C., Kandeler, E., Wood, M., Wermbter, N., & Jarvis, S. C. (2005). Exploring the enzymatic landscape: Distribution and kinetics of hydrolytic enzymes in soil particle-size fractions. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(1), 35-48. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.05.024>

Maynard, D. G., Kalra, Y. P., & Crumbaugh, J. A. (1993). Nitrate and exchangeable ammonium nitrogen. *Soil sampling and methods of analysis*, 1, 25-38.

McAllister, S. M., Davis, R. E., McBeth, J. M., Tebo, B. M., Emerson, D., & Moyer, C. L. (2011). Biodiversity and emerging biogeography of the neutrophilic iron-oxidizing Zetaproteobacteria. *Applied and environmental microbiology*, 77(15), 5445-5457.

Parham, J. A., & Deng, S. P. (2000). Detection, quantification and characterization of β glucosaminidase activity in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(8), 1183-1190. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00034-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00034-1)

Parmelee, R. W., & Alston, D. G. (1986). Nematode Trophic Structure in Conventional and No-Tillage Agroecosystems. *Journal of Nematology*, 18(3), 403-407.

Parton, W.J., Ojima, D.S., Cole, C.V. and Schimel, D.S. (1994). A General Model for Soil Organic Matter Dynamics: Sensitivity to Litter Chemistry, Texture and Management. In Quantitative Modeling of Soil Forming Processes (eds R. Bryant and R. Arnold). <https://doi.org/10.2136/sssaspecpub39.c9>

Porazinska DL, Giblin-Davis RM, Faller L, Farmerie W, Kanzaki N, Morris K, *et al.* Evaluating high-throughput sequencing as a method for metagenomic analysis of nematode diversity. *Mol Ecol Resour.* 2009;9:1439–50.

Pruesse, E., Quast, C., Knittel, K., Fuchs, B. M., Ludwig, W., Peplies, J., & Glöckner, F. O. (2007). SILVA : A comprehensive online resource for quality checked and aligned ribosomal RNA sequence data compatible with ARB. *Nucleic Acids Research*, 35 (21), 7188-7196. <https://doi.org/10.1093/nar/gkm864>

Ravi, R. K., Walton, K., & Khosroheidari, M. (2018). MiSeq : A Next Generation Sequencing Platform for Genomic Analysis. *Methods in Molecular Biology (Clifton, N.J.)*, 1706, 223-232. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7471-9_12

Rinkes, Z., Sinsabaugh, R., Moorhead, D., Grandy, S., & Weintraub, M. (2013). Field and lab conditions alter microbial enzyme and biomass dynamics driving decomposition of the same leaf litter. *Frontiers in microbiology*, 4, 260. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00260>

Rousk, J., Bååth, E., Brookes, P. C., Lauber, C. L., Lozupone, C., Caporaso, J. G., Knight, R., & Fierer, N. (2010). Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 4(10), 1340-1351. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58>

Saiya-Cork, K. R., Sinsabaugh, R. L., & Zak, D. R. (2002). The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 34 (9), 1309-1315. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00074-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00074-3)

Sapkota, R., & Nicolaisen, M. (2015). High-throughput sequencing of nematode communities from total soil DNA extractions. *BMC Ecology*, 15 (1), 3. <https://doi.org/10.1186/s12898-014-0034-4>

Schnitzer, Morris. (1991). Soil organic matter—the next 75 years. *Soil Science: Volume 151 - Issue 1 - p 41-58*

Sinsabaugh, R., Gallo, M., Lauber, C. *et al.* (2005). Extracellular Enzyme Activities and Soil Organic Matter Dynamics for Northern Hardwood Forests receiving Simulated Nitrogen Deposition. *Biogeochemistry* 75, 201–215. <https://doi.org/10.1007/s10533-0047112-1>

Stock, S. C., Köster, M., Dippold, M. A., Nájera, F., Matus, F., Merino, C., Boy, J., Spielvogel, S., Gorbushina, A., & Kuzyakov, Y. (2019). Environmental drivers and stoichiometric constraints on enzyme activities in soils from rhizosphere to continental scale. *Geoderma*, 337, 973-982. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.10.030>

Traunspurger, W., Bergtold, M., & Goedkoop, W. (1997). The effects of nematodes on bacterial activity and abundance in a freshwater sediment. *Oecologia*, 112(1), 118-122. <https://doi.org/10.1007/s004420050291>

Walker, J. J., & Pace, N. R. (2007). Phylogenetic composition of Rocky Mountain endolithic microbial ecosystems. *Applied and environmental microbiology*, 73(11), 3497-3504.

Voroney, R. P., Paul, E. A., & Anderson, D. W. (2011). Decomposition of wheat straw and stabilization of microbial products. *Canadian Journal of Soil Science*. <https://doi.org/10.4141/cjss89-007>

Yeates, G. W., & Bongers, T. (1999). Nematode diversity in agroecosystems. In M. G. Paoletti (Éd.), *Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes* (p. 113-135). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-50019-9.50010-8>

3 – Discussion et conclusion générales

Notre expérience a permis de conclure que la prédation des nématodes libres dans le sol avait un impact important sur les communautés bactériennes et, par le fait même, un impact indirect sur les processus de dégradation de la matière organique dans nos sols. Des effets significatifs ont été obtenus lors des deux expériences pour plusieurs paramètres et d'autres seulement pour une d'entre elles. La différence de composition des communautés de bactéries, ainsi que le potentiel de production d'enzymes extracellulaires basé sur le profilage taxonomique, étaient les valeurs significatives lors de nos deux récoltes de données. Les traitements nommés Perturbation A et Perturbation D sont ceux qui étaient les plus significativement différents du contrôle en termes de composition bactérienne, mais aussi de potentiel de production d'enzymes extracellulaires.

Même si les ellipses de la PCoA, des communautés bactériennes à la fin de l'expérience, se chevauchaient, il était possible de voir la distance entre les traitements Perturbation A, pour la première expérience, et Perturbation D, lors de la seconde expérience en automne, lorsque comparée à leur contrôle respectif. La PERMANOVA a permis de confirmer le tout. Pour ce qui est des enzymes, les deux traitements (A et D) montraient des variations significatives pour l'abondance relative d'enzymes extracellulaires pouvant être produites par la communauté bactérienne, liées à la dégradation de la matière organique. Dans les deux cas, les abondances relatives étaient plus élevées que les traitements Perturbation B et C et que le contrôle qui était associé. Cela suggère que la vitesse de dégradation dans les pots des traitements A et D aurait dû être plus grande. Cependant, les tests enzymatiques qui ont été effectués par fluorimétrie et colorimétrie n'ont pas confirmé cette hausse. Les enzymes extracellulaires qui ont été dosées directement dans le sol ne montraient pas de différence significative à l'exception d'une légère différence pour la CBH lors de la seconde expérience en automne qui était moins abondante que dans le contrôle. Il est toutefois normal de ne pas obtenir les mêmes résultats puisque tax4fun est un prédicteur d'abondance relative de l'enzyme désirée en fonction des gènes produit par les bactéries (Abhauer *et al.*, 2015) et que la seconde technique mesure directement la concentration d'enzyme dans le sol (Saiya-Cork *et al.*, 2002). Certains aspects abiotiques étaient également en mesure d'affecter la seconde

technique mentionnée. Certaines de ces enzymes ne pouvaient être conservées durant une longue période et les mesures auraient pu être affectées par le pH (Bach *et al.*, 2013) et le taux d'humidité du milieu (Deforest, 2009). Dans notre cas, le pH ne montrait aucune variation significative entre les traitements d'une même expérience. Il était donc possible que les quantifications soient plus basses que ce qui aurait été obtenu si les mesures avaient été prises tout de suite après l'expérience à cause de la perte de structure de l'enzyme, mais ces valeurs étaient tout de même comparatives considérant que tous les échantillons avaient subi les mêmes variations. Afin d'améliorer cet aspect, il serait nécessaire d'effectuer les mesures avec un sol frais. Considérant l'impact du pH du tampon sur les résultats il serait nécessaire de prendre la méthode la plus adaptée pour le pH visé. L'effet de l'humidité avant correction a été clairement observé et favorisait une augmentation de la production d'enzymes oxydases au fur et à mesure que le taux d'humidité augmentait ou une diminution dans le cas du CBH (Fig. 2.10). Dans ce cas-ci, ce qui a été obtenu ne correspondait pas à ce qui aurait été attendu (Sinsabaugh *et al.*, 2008). Il pourrait être pertinent lors d'études similaires d'avoir une autre méthode de quantification comme tax4fun utilisée au cours de ces expériences pour déterminer s'il y a une corrélation avec les gènes ou non. Cela permet d'avoir un portrait qui est plus représentatif et de déceler des différences qui ne pourraient nécessairement être quantifiées à partir du sol. Pour ce qui est des prochains résultats, même s'ils n'ont pas été obtenus lors des deux expériences, ils n'en demeurent pas moins intéressants et pertinents considérant que les manipulations de nématodes n'ont pas été identiques dans les deux cas.

La quantification bactérienne a montré une hausse significative pour les traitements C et D comparativement au contrôle. Cette augmentation est conforme à ce qui est attendu par la théorie considérant la remise en circulation des minéraux par les nématodes (Coleman *et al.*, 1977 ; Ingham *et al.*, 1985). Cela vient également appuyer l'augmentation d'ammonium qui était obtenue lors de la même expérience pour ces deux traitements. Cette augmentation d'azote disponible pour utilisation était d'autant plus avantageuse pour les pommes de laitue qui avait une productivité accrue. En ce qui concerne la diversité alpha et le rendement des pommes de laitues, une différence significative n'avait été obtenue que lors d'une seule des deux expériences en serre. En ce qui a trait à la diversité bactérienne

plus basse obtenue pour le traitement A lors de la première expérience, une correspondance avec la théorie a pu être obtenue considérant la grande prédation non sélective à laquelle la communauté bactérienne a été soumise (Freckman, 1988). Plusieurs éléments peuvent expliquer pourquoi les résultats n'ont pas été obtenus lors des deux expériences.

En premier lieu, cette différence peut être en partie associée à la variation de composition des inocula de nématodes entre les deux expériences, mais aussi à la convergence des populations de nématodes, initialement différentes, qui avait été observée à la fin de l'expérience. Les résultats sont donc très conservateurs et pourraient être encore plus importants lors de modifications majeures causées par des perturbations humaines dans nos champs agricoles (Ettema & Bongers, 1993, Neher, 2001). Afin d'obtenir des résultats qui comprendront une conservation des manipulations de nématodes effectués au début de l'expérience, il est nécessaire de revoir le processus d'extraction, de tester la survie de différentes populations de nématodes et de se questionner sur les milieux de prélèvement et les impacts que pourrait avoir le transfert sur la survie à long terme des individus et leur taux de reproduction (Bongers, 1990, Bongers, 1999). Il serait également pertinent de prendre des mesures au cours de l'expérience pour déterminer la façon dont les communautés sont modifiées dans le temps et les causes de ces modifications. Deuxièmement, il est important de considérer que les populations de nématodes ajoutées lors des deux expériences n'étaient pas les mêmes et ne pouvaient donc pas être comparées directement en ce qui a trait aux effets obtenus. Lors de la première expérience, les communautés de nématodes étaient dominées par des *cp-2*, alors que lors de la seconde expérience, les nématodes étaient majoritairement des *cp-1* (Yeates & Bongers, 1999). Il est donc possible que cette majorité de *cp-1* ait eu des effets plus prononcés à cause de la plus grande prédation qui leur est habituellement attribuée.

Pour ce qui est des champignons, aucune donnée montrant des différences significatives n'a été obtenue pour les communautés fongiques. Il n'a donc pas été possible de confirmer notre hypothèse ou de l'infirmer. Cela peut être causé par différents facteurs. Les perturbations d'un milieu peuvent grandement affecter la diversité fongique (van der Gast *et al.*, 2011) et les nématodes qui ont été majoritaires dans le milieu étaient bactérivores. Les changements associés à la prédation des nématodes sont observables

principalement dans les milieux où la pression de prédation est forte (Crowther *et al.*, 2011 ; De Mesel *et al.*, 2004). Ce qui n'est pas le cas de la prédation des champignons dans ce cas-ci. Afin d'améliorer le dispositif expérimental, il serait nécessaire d'avoir une population de nématodes majoritairement fongivores. De plus, il aurait été pertinent de séquencer les communautés fongiques au début de l'expérience pour permettre une comparaison et confirmer s'il y a bien une perte de diversité et mieux interpréter cette modification. Il serait également pertinent d'allonger la durée de l'expérience afin d'observer une variation plus prononcée dans la communauté de champignons et de varier les supports végétaux utilisés.

Les différences entre les données pour la quantification visuelle des nématodes dans chaque pot et la production de CO₂ ne montraient pas de données significatives non plus. Pour le nombre de nématodes, considérant la convergence mentionnée, il est normal de ne pas voir de tendance. En ce qui a trait au CO₂, la production reliée à l'activité basale microbienne ne variait pas significativement. Il est possible que la technique utilisée ne soit pas la plus appropriée dans ce cas-ci ou que des ajustements au protocole soient nécessaires. Différents protocoles sont disponibles pour mesurer l'activité d'enzymes spécifiques. Il serait toutefois intéressant d'effectuer une étude sur l'efficacité des protocoles et la comparaison des paramètres idéaux pour l'utilisation des différents tests enzymatiques.

Afin d'améliorer l'expérience, il serait intéressant de mesurer la production de CO₂ de façon constante, afin d'observer les différences d'activités au fil du temps. Il serait nécessaire d'approfondir nos connaissances sur les liens trophiques dans le sol, principalement, de façon « top-down » et d'augmenter nos connaissances sur les différentes espèces de nématodes retrouvées, afin de comprendre l'impact des perturbations sur chacune d'elles et déterminer leur rôle dans le cycle du carbone. Il serait également pertinent de tester le point de tolérance des différentes espèces de nématodes, mais aussi leur adaptabilité dans différents milieux pour déterminer la méthode expérimentale la plus adéquate pour obtenir des populations de nématodes diversifiées. Cela permettrait de réduire la mortalité sur le court terme et l'installation des inocula de nématodes dans un nouveau milieu sur le long terme. De plus, il serait nécessaire de tester l'effet qui peut découler d'inocula de différentes tailles. Pour finir, des connaissances plus approfondies

devront également être obtenues sur les fonctions des différentes familles de bactéries dans le sol et leurs fonctions spécifiques. Plusieurs études sont disponibles, mais celles spécifiques aux bactéries en sol organique sont moins nombreuses. Une fois que ces connaissances seront solidifiées et que de nouvelles études, ayant été en mesure de conserver les variations de nématodes dans le temps, seront faites, la prochaine étape serait d'effectuer des expériences en champs, afin de comparer différentes techniques agricoles, qu'elles soient considérées comme perturbations fortes ou perturbations très faibles, et leurs impacts sur les communautés de nématodes (Yeates *et al.*, 1999), ainsi que les conséquences sur les communautés de bactéries et de champignons qui en découlent. Plusieurs études ont été effectuées en milieu agricole sur les nématodes, mais sans nécessairement aller chercher les conséquences sur les autres communautés de micro-organismes. Cela permettrait aussi d'inclure les paramètres abiotiques qui étaient régulés lors de notre étude.

Bibliographie

Aßhauer, K. P., Wemheuer, B., Daniel, R., & Meinicke, P. (2015). Tax4Fun : Predicting functional profiles from metagenomic 16S rRNA data. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 31(17), 2882-2884. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv287>

Adam, G., & Duncan, H. (2001). Development of a sensitive and rapid method for the measurement of total microbial activity using fluorescein diacetate (FDA) in a range of soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 33 (7), 943-951. [https://doi.org/10.1016/S00380717\(00\)00244-3](https://doi.org/10.1016/S00380717(00)00244-3)

Alaeddine F., (2000) Etudes moléculaires de la surface des nématodes. Université de Neuchâtel, Institut de Zoologie, Département de Parasitologie. *Neuchâtel*. 25-26.

Alef, K., & Nannipieri, P. (1995). 7—Enzyme activities. In *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry* (p. 311-373). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012513840-6/50022-7>

Avery, L., & You, Y.-J. (2012). *C. elegans* feeding. *WormBook : The Online Review of C. Elegans Biology*, 1. <https://doi.org/10.1895/wormbook.1.150.1>

Ayres, E., Wall, D. H., & Bardgett, R. D. (2010). Trophic interactions and their implications for soil carbon fluxes. In A. Heinemeyer, M. Bahn, & W. L. Kutsch (Éds.), *Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology* (p. 187-206). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511711794.011>

Bach, C.E., Warnock, D.D., Van Horn, D.J., Weintraub, M.N., Sinsabaugh, R.L., Allison, S.D., German, D.P. Hide. (2013) Measuring phenol oxidase and peroxidase activities with pyrogallol, l-DOPA, and ABTS: Effect of assay conditions and soil type. *Soil Biology and Biochemistry*, Volume 67, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.08.022>

Baermann G. (1917). Ein einfache methode zur auffindung von anklyostomum (nematoden) larven in erdproben. [A simple method for the detection of nematode larvae in soil samples.]. *Genees. Tijdschr Nederlandsch-Indië*. 57:131–137.

Baujard, P. (1991). Études préliminaires des relations entre les nématodes bactériophages, la flore bactérienne et les cultures pluviales dans la zone sahélienne du Sénégal. *Dakar : ORSTOM*, 11.

Blanc, C., Sy, M., Djigal, D., Brauman, A., Normand, P., & Villenave, C. (2006). Nutrition on bacteria by bacterial-feeding nematodes and consequences on the structure of soil bacterial community. *European Journal of Soil Biology*, 42(SUPPL. 1), S70-S78. Scopus. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.06.003>

Bongers, T. (1990). The maturity index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83(1), 14-19. <https://doi.org/10.1007/BF00324627>

Bongers, T. (1999). The Maturity Index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant and Soil*, 212(1), 13-22. <https://doi.org/10.1023/A:1004571900425>

Borneman, J., & Triplett, E. W. (1997). Molecular microbial diversity in soils from eastern Amazonia: Evidence for unusual microorganisms and microbial population shifts associated with deforestation. *Applied and Environmental Microbiology*, 63(7), 2647-2653. <https://doi.org/10.1128/aem.63.7.2647-2653.1997>

Briat, J.-F., & Job, D. (2017). Les sols et la vie souterraine : Des enjeux majeurs en agroécologie. *Editions Quae*.

Burton D. L. (2017). Atténuation des changements climatiques et adaptation par une gestion améliorée du sol. Département des sciences végétales, alimentaires et environnementales. Université de Dalhousie. https://www.sencanada.ca/content/sen/committee/421/AGFO/Briefs/Presentation_DavidL_Burton_f.pdf

Callahan, B. J., McMurdie, P. J., Rosen, M. J., Han, A. W., Johnson, A. J. A., & Holmes, S. P. (2016). DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods*, 13(7), 581-583. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3869>

Campbell, C. A., & Souster, W. (2011). Loss of organic matter and potentially mineralizable nitrogen from saskatchewan soils due to cropping. *Canadian Journal of Soil Science*. <https://doi.org/10.4141/cjss82-071>

Chenu, C., & G, S. (2002). *Interactions Between Microorganisms and Soil Particles* (p. 3-40).

Coleman, D. C., Cole, C. V., Hunt, H. W., & Klein, D. A. (1977). Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. I. Introduction. *Microbial Ecology*, 4(4), 345-349. <https://doi.org/10.1007/BF02013277>

Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Denef, K., & Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 19(4), 988-995. <https://doi.org/10.1111/gcb.12113>

Coulomb, I., Caneill, J., & Manichon, H. (1993). Comportement du sol au labour : Méthode d'analyse et évaluation des conséquences de l'état initial du sol sur l'état transformé par le labour. *Agronomie*, 13(1), 45-56. [fhal-00885527](https://doi.org/10.1016/j.fhal.2008.05.001)

Courty, P.-E., Buée, M., Diedhiou, A. G., Frey-Klett, P., Le Tacon, F., Rineau, F., Turpault, M.-P., Uroz, S., & Garbaye, J. (2010). The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes : New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(5), 679-698. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.12.006>

Cotrufo, M. F., Soong, J., Horton, A., Campbell, E., Haddix, M., Wall, D., & Parton, W. (2015). Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience*, 8. <https://doi.org/10.1038/NGEO2520>

Creamer, R., Stone, D., Berry, P., & Kuiper, I. (2015). Measuring respiration profiles of soil microbial communities across Europe using MicroResp™ method. *Applied Soil Ecology*, 97. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.004>

Crowther, T. W., Jones, T. H., Boddy, L., & Baldrian, P. (2011). Invertebrate grazing determines enzyme production by basidiomycete fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(10), 2060-2068. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.06.003>

Deforest, Jared. (2009). The influence of time, storage temperature, and substrate age on potential soil enzyme activity in acidic forest soils using MUB-linked substrates and LDOPA. *Soil Biology and Biochemistry*. 41. 1180-1186. [10.1016/j.soilbio.2009.02.029](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.029).

De Mesel, I., Derycke, S., Moens, T., Van der Gucht, K., Vincx, M., & Swings, J. (2004). Top-down impact of bacterivorous nematodes on the bacterial community structure : A microcosm study. *Environmental Microbiology*, 6(7), 733-744. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2004.00610.x>

Eichlerová, I., Šnajdr, J., & Baldrian, P. (2012). Laccase activity in soils : Considerations for the measurement of enzyme activity. *Chemosphere*, 88(10), 1154-1160. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2012.03.019>

Entente auxiliaire Canada-Québec sur le développement agro-alimentaire. (1990). Inventaire des problèmes de dégradation des sols agricoles du Québec : Région agricole. *Gouvernement du Québec, Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation, Direction de la recherche et du développement, Service des sols*. ISBN 2-551-12555-3

Ellert, B. H., & Bettany, J. R. (1992). Temperature dependence of net nitrogen and sulfur mineralization. *Soil Science Society of America Journal*, 56(4), 1133-1141. Scopus. <https://doi.org/10.2136/sssaj1992.03615995005600040021x>

Ettema, C. H. (1998). Soil Nematode Diversity: Species Coexistence and Ecosystem Function. *Journal of Nematology*, 30(2), 159-169.

Ettema, C. H., & Bongers, T. (1993). Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index. *Biology and Fertility of Soils*, 16(2), 79-85. <https://doi.org/10.1007/BF00369407>

Farnham, R. S., & Finney, H. R. (1965). Classification and Properties of Organic Soils. In A. G. Norman (Éd.), *Advances in Agronomy* (Vol. 17, p. 115-162). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60413-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60413-7)

Feller, C. (1995). La matière organique du sol : Un indicateur de la fertilité. Application aux zones sahélienne et soudanienne. *Agriculture et Développement*. <https://agritrop.cirad.fr/387865/>

Feng, Y., & Balkcom, K. S. (2017). Chapter 11—Nutrient Cycling and Soil Biology in Row Crop Systems under Intensive Tillage. In M. M. Al-Kaisi & B. Lowery (Éds.), *Soil Health and Intensification of Agroecosystems* (p. 231-255). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805317-1.00011-7>

Ferris, H. (2010). Contribution of Nematodes to the Structure and Function of the Soil Food Web. *Journal of Nematology*, 42(1), 63-67
Ferris, H., Lau, S., & Venette, R. (1995). Population energetics of bacterial-feeding nematodes: Respiration and metabolic rates based on CO₂ production. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(3), 319-330. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00186-5](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00186-5)

Ferris, H., & Matute, M. M. (2003). Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web. *Appl. Soil Ecol*, 93-110.

Ferris, H., Venette, R. C., & Lau, S. S. (1997). Population energetics of bacterial-feeding nematodes: Carbon and nitrogen budgets. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(8), 1183-1194. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00035-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00035-7)

Ferris, H., Venette, R. C., & Lau, S. S. (1996). Dynamics of nematode communities in tomatoes grown in conventional and organic farming systems, and their impact on soil fertility. *Applied Soil Ecology*, 3(2), 161-175. [https://doi.org/10.1016/09291393\(95\)00071-2](https://doi.org/10.1016/09291393(95)00071-2)

Flaig, W. (1971). ORGANIC COMPOUNDS IN SOIL. *Soil Science*, 111(1), 19-33.
Fontaine, S. (2017) Biodiversité et multi-fonctionnalités des sols agricoles. Journées H2020-ANR Inspirations, Paris, France. 2017. fffhal-02786539

- Freckman, D. W. (1988). Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 24(1), 195-217. [https://doi.org/10.1016/01678809\(88\)90066-7](https://doi.org/10.1016/01678809(88)90066-7)
- Geisen, S., Hu, S., dela Cruz, T. E. E., & Veen, G. F. (Ciska). (2021). Protists as catalyzers of microbial litter breakdown and carbon cycling at different temperature regimes. *The ISME Journal*, 15(2), 618-621. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00792-y>
- German, Donovan P., Weintraub, Michael N., Grandy, A. Stuart., Lauber, Christian L., Rinkes, Zachary L., Allison, Steven D. (2011). Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies, *Soil Biology and Biochemistry*, Volume 43, Issue 7, 2011, Pages 1387-1397, ISSN 0038-0717, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.017>.
- Gleixner, G. (2013). Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies. *Ecol Res* 28, 683–695
- Gouel, C., & Guimbard, H. (2017). La demande alimentaire mondiale en 2050. *La Lettre Du CEPII*, 377. <https://ideas.repec.org/a/cii/cepill/2017-377.html>
- Grandy, A. S., Wieder, W. R., Wickings, K., & Kyker-Snowman, E. (2016). Beyond microbes: Are fauna the next frontier in soil biogeochemical models? *Soil Biology and Biochemistry*, 102, 40-44. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.08.008>
- Gratton, L., Cyr, D., & Brousseau, C. (2014). Les secrets des milieux tourbeux & la tourbière de Saint-Joachim-de-Shefford. *Bibliothèque nationale du Québec*. 7-8. ISBN 978-2-9814637-1-5
- Graves, A. R., Morris, J., Deeks, L. K., Rickson, R. J., Kibblewhite, M. G., Harris, J. A., Farewell, T. S., & Truckle, I. (2015). The total costs of soil degradation in England and Wales. *Ecological Economics*, 119, 399-413. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2015.07.026>
- Griffiths, B. S. (1989). Role of bacterial feeding nematodes and protozoa in rhizosphere nutrient cycling. *Aspects of Applied Biology*. https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=role+of+bacterial+feeding+nematodes+and+protozoa+in+rhizosphere+nutrient+cycling&author=Griffiths%2C+B.S.&publication_year=1989
- Griffiths, B. S. (1994). Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil : Their effectson microbial activity and nitrogen mineralization in decomposition hotspots and the rhizosphere. *Plant and Soil*, 164(1), 25-33. <https://doi.org/10.1007/BF00010107>

- Háněl, L. (2010). An outline of soil nematode succession on abandoned fields in South Bohemia. *Applied Soil Ecology*, 46(3), 355-371. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.10.005>
- Holajjer, P. (2016). Influence of nematode-bacterial interactions on n and p mineralisation in soil and on decomposition of crop residues during aerobic composting. *Applied Ecology and Environmental Research*, 14(2), 283–299. https://doi.org/10.15666/AEER/1402_283299
- 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(1), 57-68. <https://doi.org/10.1007/BF00260580>
- Ingham, R., Trofymow, J., Ingham, E., & Coleman, D. (1985). Interactions of Bacteria, Fungi, and Their Nematode Grazers: Effects on Nutrient Cycling and Plant Growth. *Ecological Monographs*, 55, 119. <https://doi.org/10.2307/1942528>
- Imfeld, G., & Vuilleumier, S. (2012). Measuring the effects of pesticides on bacterial communities in soil: A critical review. *European Journal of Soil Biology*, 49, 22-30. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.11.010>
- Jalali, M. (2005). Nitrates leaching from agricultural land in Hamadan, western Iran. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 110(3), 210-218. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.04.011>
- Jenni, S., & Emery, G. C. (2011). Estival lettuce. *Canadian Journal of Plant Science*. <https://doi.org/10.4141/CJPS08077>
- Jiang, Y., Wu, Y., Hu, N., Li, H., & Jiao, J. (2020). Interactions of bacterial-feeding nematodes and indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria promotes growth of *Arabidopsis thaliana* by regulating soil auxin status. *Applied Soil Ecology*, 147. Scopus. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103447>
- Kallenbach, C. M., Frey, S. D., & Grandy, A. S. (2016). Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, 7(1), 13630. <https://doi.org/10.1038/ncomms13630>
- Kästner, M., & Miltner, A. (2018). Chapter 5—SOM and Microbes—What Is Left From Microbial Life. In C. Garcia, P. Nannipieri, & T. Hernandez (Éds.), *The Future of Soil Carbon* (p. 125-163). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-8116876.00005-5>

Keenleyside, W. (2019). 8.3 Cellular Respiration. *Microbiology: Canadian Edition*. <https://ecampusontario.pressbooks.pub/microbio/chapter/cellular-respiration/>

Kirkby, C. A., Kirkegaard, J. A., Richardson, A. E., Wade, L. J., Blanchard, C., & Batten, G. (2011). Stable soil organic matter: A comparison of C:N:P:S ratios in Australian and other world soils. *Geoderma*, 163(3), 197-208. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.04.010>

Kirschbaum, M. U. F. (1995). The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(6), 753-760. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00242-S](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00242-S)

Kladivko, E. J., & Keeney, D. R. (1987). Soil nitrogen mineralization as affected by water and temperature interactions. *Biology and Fertility of Soils*, 5(3), 248-252. <https://doi.org/10.1007/BF00256909>

Kleber, M., & Kleber, M. (2010). What is recalcitrant soil organic matter? *Environmental Chemistry*, 7(4), 320-332. <https://doi.org/10.1071/EN10006>

Koch, H.-J & Stockfisch, Nicol. (2006). Loss of soil organic matter upon ploughing under a loess soil after several years of conservation tillage. *Soil and Tillage Research*. 86. 73-83. [10.1016/j.still.2005.02.029](https://doi.org/10.1016/j.still.2005.02.029)

Kögel-Knabner, I. (2002). The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(2), 139-162. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00158-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00158-4)

Kõljalg, U., Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Tedersoo, L., Taylor, A. F. S., Bahram, M., Bates, S. T., Bruns, T. D., Bengtsson-Palme, J., Callaghan, T. M., Douglas, B., Drenkhan, T., Eberhardt, U., Dueñas, M., Grebenc, T., Griffith, G. W., Hartmann, M., Kirk, P. M., Kohout, P., ... Larsson, K.-H. (2013). Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, 22(21), 5271-5277. <https://doi.org/10.1111/mec.12481>

Lachance, D., G. Fortin et G. Dufour Tremblay (2021). Identification et délimitation des milieux humides du Québec méridional – version décembre 2021, Québec, *ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, Direction adjointe de la conservation des milieux humides*, 70 p. + annexes, [En ligne], <https://www.environnement.gouv.qc.ca/eau/rives/guide-identif-dellimit-milieux-humides.pdf>.

Landry, J. et L. Rochefort. 2011. Le drainage des tourbières : impacts et techniques de remouillage, *Groupe de recherche en écologie des tourbières, Université Laval, Québec*. 53. [Revue_drainage-FINAL_01.PDF \(ulaval.ca\)](https://www.recherche.ulaval.ca/Revue_drainage-FINAL_01.PDF)

Lecomte, S. M., Achouak, W., Abrouk, D., Heulin, T., Nesme, X., & Haichar, F. el Z. (2018). Diversifying Anaerobic Respiration Strategies to Compete in the Rhizosphere., *Frontiers in Environmental Science*, 6. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fenvs.2018.00139>

Lucas, R. E. (1982). Organic soils (Histosols): Formation, distribution, physical and chemical properties and management for crop production. *East Lansing: Michigan State University, Agricultural Experiment Station*. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107756>

Nannipieri, P., Giagnoni, L., Renella, G., Puglisi, E., Ceccanti, B., Masciandaro, G., Fornasier, F., Moscatelli, M. C., & Marinari, S. (2012). Soil enzymology : Classical and molecular approaches. *Biology and Fertility of Soils*, 48. <https://doi.org/10.1007/s00374012-0723-0>

Nicholas, W. L. (1984). The biology of free-living nematodes. *The Biology of Free-Living Nematodes.*, Ed.2. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19840815463>

Mathur *et al.* - 1991—*Qualité des sols dans le contexte canadien—1988.pdf*. (s. d.). Consulté 6 janvier 2021, à l'adresse <http://biblio.uqar.ca/archives/30426294.pdf#page=64>

Matocha, C., Haszler, G., & Grove, J. (2004). Nitrogen Fertilization Suppresses Soil Phenol Oxidase Enzyme Activity in No-Tillage Systems. *Soil Science*, 169, 708-714. <https://doi.org/10.1097/01.ss.0000146023.53936.6c>

McGonigle, T. P. (1995). The significance of grazing on fungi in nutrient cycling. *Canadian Journal of Botany*, 73(S1), 1370-1376. <https://doi.org/10.1139/b95-399>

Monnier, G. (1965.). *Action des matières organiques sur la stabilité structurale du sol*. 25., 10 (1), pp.5-42. fihal-02732238f

Moussadek, R., Mrabet, R., Zante, P., Marie Lamachère, J., Pépin, Y., Le Bissonnais, Y., Ye, L., Verdoodt, A., & Van Ranst, E. (2011). Effets du travail du sol et de la gestion des résidus sur les propriétés du sol et sur l'érosion hydrique d'un Vertisol Méditerranéen. *Canadian Journal of Soil Science*, 91(4), 627-635. <https://doi.org/10.4141/cjss10096>

Neher, D. A. (2001). Role of Nematodes in Soil Health and Their Use as Indicators. *Journal of Nematology*, 33(4), 161-168.

Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Norberg, A., Blanchet, F. G., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T., & Abrego, N. (2017). How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters*, 20(5), 561-576. <https://doi.org/10.1111/ele.12757>

Papathodorou, E. M., Kordatos, H., Kouseris, T., Monokrousos, N., MenkissogluSpiroudi, U., Diamantopoulos, J., Stamou, G. P., & Argyropoulou, M. D. (2012). Differential responses of structural and functional aspects of soil microbes and nematodes to abiotic and biotic modifications of the soil environment. *Applied Soil Ecology*, 61, 26-33. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.04.002>

Paul, E. A. (2016). The nature and dynamics of soil organic matter : Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 98, 109-126. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.04.001>

Pruesse, E., Quast, C., Knittel, K., Fuchs, B. M., Ludwig, W., Peplies, J., & Glöckner, F. O. (2007). SILVA: A comprehensive online resource for quality checked and aligned ribosomal RNA sequence data compatible with ARB. *Nucleic Acids Research*, 35(21), 7188-7196. <https://doi.org/10.1093/nar/gkm864>

Richard, P., & Occhietti, S. (2005). 14C chronology for ice retreat and inception of Champlain Sea in the St. Lawrence Lowlands, Canada. *Quaternary Research - QUATERNARY RES*, 63, 353-358. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2005.02.003>

Roose, E., & Sarrailh, J. M. (1989). Erodibilité de quelques sols tropicaux : Vingt années de mesure en parcelles d'érosion sous pluies naturelles. *ORSTOM*, 7-30.

Rydin, H., Jeglum, J. K., & Bennett, K. D. (2013). *The Biology of Peatlands*, 2e. OUP Oxford.

Salinas, K. A., Edenborn, S. L., Sexstone, A. J., & Kotcon, J. B. (2007). Bacterial preferences of the bacterivorous soil nematode *Cephalobus brevicauda* (Cephalobidae) : Effect of bacterial type and size. *Pedobiologia*, 51(1), 55-64. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.12.003>

Sánchez-Moreno, S., & Ferris, H. (2007). Suppressive service of the soil food web : Effects of environmental management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 119(1), 75-87. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.06.012>

Sayre, R. M. (1988). Bacterial diseases of nematodes and their role in controlling nematode populations. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 24(1), 263-279. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(88\)90071-0](https://doi.org/10.1016/0167-8809(88)90071-0)

Sinsabaugh, R. L. (2010). Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(3), 391-404. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.10.014>

Sinsabaugh, R. L., & Follstad Shah, J. J. (2011). Ecoenzymatic stoichiometry of recalcitrant organic matter decomposition: The growth rate hypothesis in reverse. *Biogeochemistry*, *102*(1), 31-43. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9482-x>

Sinsabaugh, R. L., Lauber, C. L., Weintraub, M. N., Ahmed, B., Allison, S. D., Crenshaw, C., Contosta, A. R., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M. E., Gartner, T. B., Hobbie, S. E., Holland, K., Keeler, B. L., Powers, J. S., Stursova, M., Takacs-Vesbach, C., Waldrop, M. P., Wallenstein, M. D., ... Zeglin, L. H. (2008). Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, *11*(11), 1252-1264. <https://doi.org/10.1111/j.14610248.2008.01245.x>

Six, J., Conant, R. T., Paul, E., & Paustian, K. (2002). Stabilization Mechanisms of Soil Organic Matter: Implications for C-Saturation of Soils. *Plant and Soil*, *241*, 155-176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>

Soil Classification Working Group (2003). Le système canadien de classification des sols Troisième édition. *NRC Research Press*, ISBN: 9780660967998

Srivastava, D. S., Cardinale, B. J., Downing, A. L., Duffy, J. E., Jouseau, C., Sankaran, M., & Wright, J. P. (2009). Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology*, *90*(4), 1073-1083. <https://doi.org/10.1890/08-0439.1>

Statistique Canada. (2022) Tableau 32-10-0365-01 Superficie, production et valeur à la ferme des légumes commercialisés. <https://doi.org/10.25318/3210036501-fra>

Statistique Canada (2016) Aperçu statistique de l'industrie des légumes du Canada pour 2015 - Agriculture et Agroalimentaire Canada (AAC) ISSN : 1925-380X, No d'AAC: 12583F www.agr.gc.ca/horticulture_f

Swift, M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M., & Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. University of California Press.

Tate, R. L. (1980). Microbial Oxidation of Organic Matter of Histosols. In M. Alexander (Éd.), *Advances in Microbial Ecology* (p. 169-201). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8291-5_5

Tessier R., (2010) Extraction, détection et identification morphobiométrique des nématodes phytoparasites. *Ministère de l'alimentation, de l'agriculture et de la pêche*. 1619.

Thakur, M. P., & Geisen, S. (2019). Trophic Regulations of the Soil Microbiome. *Trends in Microbiology*, *27*(9), 771-780. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2019.04.008>

Treseder, K. K., & Lennon, J. T. (2015). Fungal Traits That Drive Ecosystem Dynamics on Land. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 79(2), 243-262. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00001-15>

Udawatta, R. P., Motavalli, P. P., Garrett, H. E., & Krstansky, J. J. (2006). Nitrogen losses in runoff from three adjacent agricultural watersheds with claypan soils. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 117(1), 39-48. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.03.002>

Van den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D. A., de Goede, R. G. M., Adams, B. J., Ahmad, W., Andriuzzi, W. S., Bardgett, R. D., Bonkowski, M., Campos-Herrera, R., Cares, J. E., Caruso, T., de Brito Caixeta, L., Chen, X., Costa, S. R., Creamer, R., ... Crowther, T. W. (2019). Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572(7768), 194-198. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6>

Van der Gast, C. J., Gosling, P., Tiwari, B., & Bending, G. D. (2011). Spatial scaling of arbuscular mycorrhizal fungal diversity is affected by farming practice. *Environmental Microbiology*, 13(1), 241-249. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02326.x>

Vian, J. F. (2009). Comparaison de différentes techniques de travail du sol en agriculture biologique : Effet de la structure et de la localisation des résidus sur les microorganismes du sol et leurs activités de minéralisation du carbone et de l'azote (p. n.p.) [Phdthesis, AgroParisTech ; Institut Supérieur d'Agriculture et Rhône-Alpes ; Ecole Doctorale Agriculture Ald'Agroalimentaire imentation Biologie Environnement Santé]. <https://hal.inrae.fr/tel-02824085>

Voroney, R. P., Paul, E. A., & Anderson, D. W. (2011). Decomposition of wheat straw and stabilization of microbial products. *Canadian Journal of Soil Science*. <https://doi.org/10.4141/cjss89-007>

Wang, K-H and McSorley, R. 2005. Effects of Soil Ecosystem Management on Nematode Pests, *Nutrient Cycling, and Plant Health*. Online. APSnet Features. [doi: 10.1094/APSnetFeatures/2005-0105](https://doi.org/10.1094/APSnetFeatures/2005-0105)

Yeates, G. W. (1979). Soil Nematodes in Terrestrial Ecosystems. *Journal of Nematology*, 11(3), 213-229.

Yeates, G. W., & Bongers, T. (1999). Nematode diversity in agroecosystems. In M. G. Paoletti (Éd.), *Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes* (p. 113-135). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-50019-9.50010-8>

Yeates, G. W., Bongers, T., De Goede, R. G. M., Freckman, D. W., & Georgieva, S. S. (1993). Feeding Habits in Soil Nematode Families and Genera—An Outline for Soil Ecologists. *Journal of Nematology*, 25(3), 315-331.

Yeates, G.W., Wardle, D.A., Watson, R.N. (1999). Responses of soil nematode populations, community structure, diversity and temporal variability to agricultural intensification over a seven-year period, *Soil Biology and Biochemistry*, Volume 31, Issue 12, Pages 1721-1733, ISSN 0038-0717, [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00091-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00091-7)

Yu, Z., Zhang, J., Zhang, C., Xin, X., & Li, H. (2017). The coupling effects of soil organic matter and particle interaction forces on soil aggregate stability. *Soil and Tillage Research*, 174, 251-260. <https://doi.org/10.1016/j.still.2017.08.004>

Zhang, H., Wang, R., Chen, S., Qi, G., He, Z., & Zhao, X. (2017). Microbial taxa and functional genes shift in degraded soil with bacterial wilt. *Scientific Reports*, 7, 39911. <https://doi.org/10.1038/srep39911>

Annexe générale



Figure complémentaire I. Dispositif expérimental dans la serre du centre de recherche de Saint-Jean-sur-Richelieu.