

L'analyse de la nématofaune, un indicateur opérationnel et en déploiement pour caractériser l'état biologique des sols

C. Chauvin, A. Jimenez, R. Thevenoux, H. Cérémonie, R. Nieuviart et C. Villenave*

ELISOL environnement, 10 avenue du midi, ZA des Tourels, 30111 Congénies, France

* Auteur correspondant : cecile.villenave@elisol-environnement.fr

RÉSUMÉ

Le rôle fondamental de la biodiversité des sols pour leur fonctionnement et leur productivité est désormais bien établi. La prise en compte de cette composante biologique est nécessaire pour réaliser des diagnostics de la qualité des sols. Pour cela, les praticiens requièrent des indicateurs opérationnels et facilement interprétables pour une meilleure appropriation des résultats.

La nématofaune (= ensemble des nématodes du sol) présente des propriétés qui en fait un indicateur biologique (= Bioindicateur) privilégié pour l'étude des sols de la quasi-totalité des milieux naturels, agricoles et anthropisés. Les nématodes sont des vers ronds microscopiques, présents dans tous les sols avec des communautés abondantes et diversifiées. Les nématodes ont des comportements alimentaires variés (phytophages, bactérivores, fongivores, carnivores) qui leur confèrent une capacité à représenter la micro-chaîne trophique des sols et ainsi un lien fort avec l'activité et les fonctions biologiques du sol (e.g. Recyclage des nutriments, transformation du carbone, régulations biologiques). De nombreuses études révèlent une sensibilité de la nématofaune du sol à l'usage des sols, à la plupart des pratiques agricoles, aux pollutions chimiques, aux méthodes de réhabilitation des sols et plus largement aux changements climatiques. Par ailleurs, la méthodologie d'extraction et d'étude de ces organismes est normée, permettant une répétabilité et une robustesse des résultats.

Dans cet article, nous présentons les gammes de variation d'une sélection de paramètres de la nématofaune dans divers contextes d'usage du sol en France entière (hors outre-mer) à partir

Comment citer cet article :

Chauvin C., Jimenez A., Thevenoux R.,
Cérémonie H., Nieuviart R. et
Villenave C., 2026 - L'analyse de
la nématofaune, un indicateur opérationnel
et en déploiement pour caractériser l'état
biologique des sols, *Étude et Gestion des Sols*,
33, 147-160

de plus de 6000 analyses extraites de la base de données ELIPTO®, recueillies par ELISOL environnement. L'analyse de ces données met en avant un effet prépondérant de l'usage du sol (cultures annuelles, surface en herbe, surfaces boisées, vignes et vergers) sur les divers paramètres de la nématofaune. Une démarche pour le développement de référentiels d'interprétation combinant analyses statistiques et expertise est présentée, permettant la transformation des variables biologiques en scores (notes entre 0 et 10). Enfin, les méthodes en développement qui permettront d'automatiser la caractérisation des communautés de nématodes sont évoquées ; cette automatisation va permettre un déploiement à large échelle de cet outil d'évaluation de l'état biologique des sols.

Mots-clés

Bio-indicateurs, sol, biodiversité, fonctions, référentiel, score

SUMMARY

NEMATOFaUNA, AN OPERATIONAL AND DEPLOYED INDICATOR TO CHARACTERIZE THE BIOLOGICAL STATE OF SOILS

The fundamental role of soil biodiversity in soil functioning and productivity is now well established. Taking this component into account is essential for assessing soil quality. To this end, practitioners require operational and easily interpretable indicators to better understand and apply the results.

Soil nematofauna (i.e., all nematodes present in the soil) possess a range of properties that make them ideal ecological indicators for studying soils in almost all natural, agricultural, and human-influenced environments. These microscopic roundworms are found in all soils, with abundant and diverse communities. Nematodes exhibit various feeding behaviors (plant-feeders, bacterial-feeders, fungal-feeders, carnivorous), which give them the ability to represent the soil micro-food web and thus strongly link them to soil biological activity and key soil functions (e.g., nutrient recycling, carbon transformation, biological regulation).

Numerous studies have shown that soil nematofauna are sensitive to land use, agricultural practices, chemical pollution, soil rehabilitation methods, and more broadly, to climate change. Furthermore, the methodology for extracting and studying these organisms is standardized, ensuring repeatability and robustness of the results.

In this article, we present the ranges of variation for a selection of nematofauna parameters across various land use contexts throughout mainland France, based on more than 6,000 analyses from the ELIPTO® database, compiled by ELISOL environnement. Analysis of these data highlights the predominant effect of land use (annual crops, grasslands, woodlands, vineyards, and orchards) on various nematofauna parameters. A framework for developing interpretive reference systems is presented, combining statistical analyses and expert knowledge to convert biological variables into scores (ranging from 0 to 10). Finally, the article discusses methods under development to automate the characterization of nematode communities. This automation will enable large-scale deployment of this tool for assessing soil health.

Key-words

Bio-indicators, soil, biodiversity, functions, reference, score

RESUMEN

LA NEMATOFaUNA, BIOINDICADOR DE LOS SUELOS

El papel fundamental de la biodiversidad del suelo para su funcionamiento y productividad está ya bien establecido. Es necesario tener en cuenta este componente para realizar diagnósticos de la calidad del suelo. Para ello, los profesionales necesitan indicadores operativos y fáciles de interpretar para una mejor asimilación de los resultados.

La nematofauna (= conjunto de los nematodos del suelo) presenta propiedades que la convierten en indicadores ecológicos privilegiados para el estudio de los suelos de casi todos los medios naturales, agrícolas y antropizados. Estos gusanos de círculos microscópicos están presentes en todos los suelos con comunidades abundantes y diversificadas. Los nematodos tienen diversos comportamientos alimentarios (fitofágicos, bacteriófobos, fungívoros, carnívoros) que les confieren la capacidad de representar la microcadena trófica del suelo y, por tanto, un fuerte vínculo con las funciones del suelo (ej. Reciclaje de nutrientes, transformación del carbono, regulaciones biológicas).

Numerosos estudios revelan una sensibilidad de la nematofauna del suelo al uso de los suelos, a la mayoría de las prácticas agrícolas, a la contaminación química, a los métodos de rehabilitación de los suelos y, más en general, al cambio climático. Por otra parte, la metodología de extracción y estudio de estos organismos está estandarizada, lo que permite una repetibilidad y robustez de los resultados.

En este artículo, presentamos las gamas de variación de una selección de parámetros de la nematofauna en diversos contextos de uso del suelo en toda Francia (fuera de ultramar) a partir de más de 6000 análisis extraídos de la base de datos ELIPTO®, recopilados por ELISOL environnement. El análisis de estos datos pone de manifiesto un efecto preponderante del uso del suelo

(cultivos anuales, superficie de hierba, superficies boscosas, viñas y huertos) sobre los diversos parámetros de la nematofauna. Se presenta un enfoque para el desarrollo de sistemas de referencia de interpretación que combinan análisis estadísticos y experiencia, permitiendo la transformación de variables biológicas en puntuaciones (calificaciones entre 0 y 10). Finalmente, se discuten los métodos en desarrollo que permitirán automatizar la caracterización de las comunidades de nematodos; esta automatización permitirá un despliegue a gran escala de este instrumento de evaluación de la salud del suelo.

Palabras clave

Bioindicadores, suelo, biodiversidad, funciones, sistema de referencia, notación

1. INTRODUCTION

Au cours des deux dernières décennies, l'orientation vers une agriculture plus durable et la nécessité de réduire les intrants en pesticides et en engrais, pour des raisons économiques et environnementales, ont souligné l'importance d'une meilleure gestion de la « santé des sols ». La définition de la qualité et de la santé des sols fait depuis quelques années l'objet de débats (Bünnemann *et al.*, 2018 ; Harris *et al.*, 2022 ; Kibblewhite *et al.*, 2008). Une proposition actuelle consiste à définir la santé des sols comme « l'état physique, chimique et biologique du sol déterminant sa capacité à fonctionner comme un système vivant vital et à fournir des services écosystémiques » (Faber *et al.*, 2022). Récemment, en s'appuyant sur une analyse approfondie des fonctions pédologiques et des pressions environnementales l'étude française INDIQUASOL menée par Cousin *et al.* (2025) a proposé une base d'indicateurs avec une évaluation de leur pertinence dans un contexte d'évaluation de la qualité des sols. Les organismes du sol (Bender *et al.*, 2016), et en particulier les nématodes, sont reconnus pour leur impact sur le fonctionnement biologique et la productivité des sols (Du Preez *et al.*, 2022 ; Neher, 2001 ; Sánchez-Moreno *et al.*, 2006) et sont cités dans cette étude. L'étude et l'évaluation des communautés de nématodes (ou nématofaune) se révèlent ainsi être des outils essentiels de surveillance de la santé des sols, notamment pour évaluer leur état biologique. Par ailleurs, les paramètres obtenus (comme par exemple une abondance de nématodes) sont transformés en notes entre 0 et 10 ce qui permet de générer des diagnostics sur lesquels des non spécialistes peuvent s'appuyer pour une prise de décision, notamment dans le cadre d'une transition agroécologique.

Les analyses de la nématofaune commencent à être utilisées par un public varié (conseillers agricoles, chambres d'agriculture, instituts techniques, coopératives agricoles, responsable SSP, responsables renaturation et aménagement urbain...) en l'absence pourtant d'obligations réglementaires qui est un moteur bien connu pour la réalisation d'analyses (Forster *et al.*, 2025). Cependant, les bioindicateurs en général et les communautés de nématodes en particulier sont encore peu connus en dehors de la recherche et des spécialistes de la science du sol. Pourtant, de nombreuses études mettent en évidence une sensibilité de la nématofaune à l'usage des

sols, aux pratiques agricoles, aux pollutions chimiques et aux méthodes de réhabilitation (Biederman *et al.*, 2008 ; Chauvin *et al.*, 2020 ; Puissant *et al.*, 2021). Cette sensibilité s'étend plus largement aux changements climatiques et concerne presque tous les milieux naturels, agricoles et anthropisés (Archidona-Yuste *et al.*, 2025 ; Li *et al.*, 2022).

Cet article présente tout d'abord les caractéristiques des nématodes en tant que bio-indicateurs, la méthode d'acquisition traditionnelle des données et les paramètres de la nématofaune exploités pour établir un diagnostic de l'état biologique du sol.

Dans un second temps, les gammes de valeurs de plusieurs paramètres de la nématofaune pour plusieurs usages des sols sont détaillés. Le principe du développement des référentiels d'interprétation et la transformation des paramètres biologiques en scores (notes entre 0 et 10), permettant une appropriation des résultats par des non-spécialistes sont présentés.

Enfin, des méthodes innovantes pour automatiser la caractérisation des communautés de nématodes seront évoquées ; cette automatisation va permettre un déploiement à large échelle de cet outil d'évaluation de la santé des sols.

2. CARACTÉRISTIQUES ET MÉTHODES D'ANALYSES DE LA NÉMATOFAUNE

Caractéristiques des nématodes et leur rôle de bio-indicateurs

Les nématodes, organismes microscopiques vermiformes très abondants et diversifiés, sont aujourd'hui reconnus comme des bio-indicateurs pertinents pour évaluer l'état biologique des sols (Figure 1). Occupant tous les milieux terrestres, y compris les zones les plus perturbées, ils représentent près de 80 % des organismes pluricellulaires (van den Hoogen *et al.*, 2019) et participent aux fonctions écologiques essentielles des sols. La spécificité de ces organismes est d'être présent à tous les niveaux de la micro-chaîne trophique des sols avec des régimes alimentaires pouvant être bactérivores, fongivores, omnivores, carnivores ou phytoparasites. De ce fait, ces organismes reflètent le fonctionnement des réseaux trophiques des sols et les fonctions qu'ils assurent. Leur intérêt en bioindication

repose sur plusieurs atouts (Bongers et Ferris, 1999 ; Ferris *et al.*, 2001) :

- **Abondance, représentativité et ubiquité** : leur forte densité dans les sols (de l'ordre de 10^6 individus par m^2 sur 0-20 cm de profondeur) permet un échantillonnage statistiquement robuste avec un nombre limité de prélèvements. Leur présence dans tous les types de sols permet de les mobiliser dans tous les contextes pédoclimatiques.
- **Diversité fonctionnelle** : la grande variété de leurs régimes alimentaires (bactérovores, fongivores, omnivores, carnivores, phytoparasites), de leurs stratégies de vie et de leurs micro-habitats confère aux communautés de nématodes une sensibilité particulière aux modifications environnementales, même mineures.
- **Tolérance et sensibilité** : Leur large tolérance écologique leur permet de répondre tant à des stress légers qu'à des pollutions sévères.
- **Fidélité spatiale et réactivité écologique** : Leur courte durée de vie (de quelques jours à plusieurs mois) et leur mobilité limitée due à leur petite taille leur confèrent une forte fidélité spatiale et une capacité de réponse rapide aux changements

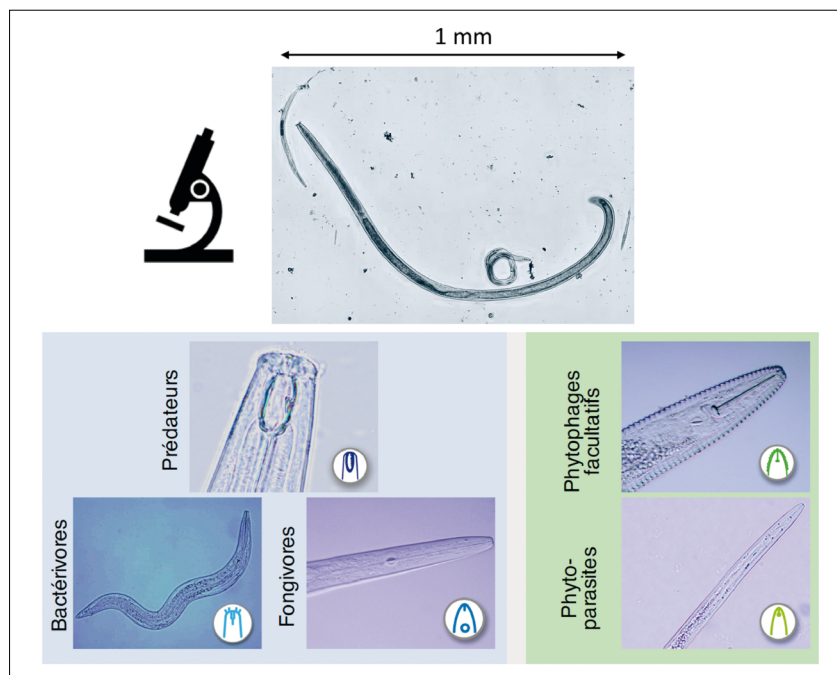
environnementaux ; tandis que la stabilité de leurs populations limite les fluctuations naturelles et renforce la fiabilité des diagnostics.

- **Facilité d'analyse** : Leur extraction est standardisée (ISO 23611-4, 2007), et plusieurs indices synthétiques (e.g., Indice de maturité, Indice de Structure, Indice d'Enrichissement) permettent une interprétation fonctionnelle des communautés.

La nématofaune du sol se révèle particulièrement sensible à l'usage des sols (van den Hoogen *et al.*, 2019) et à la plupart des pratiques agricoles, notamment la fertilisation (minérale et organique), le travail du sol, les rotations, l'usage de phytosanitaire (Cozim-Melges *et al.*, 2025 ; Djigal *et al.*, 2012 ; Puissant *et al.*, 2021) ou encore l'utilisation de cultures génétiquement modifiées (Griffiths *et al.*, 2007 ; Höss *et al.*, 2011). Ils sont particulièrement efficaces pour l'évaluation des systèmes de cultures (Henneron *et al.*, 2015 ; Sun *et al.*, 2023). La structure des communautés de nématodes permet d'évaluer les effets des pollutions chimiques tels que des métaux lourds, HAP, organochlorés ou des pesticides (Chauvin *et al.*, 2020 ; Ellis *et al.*, 2002 ; Höss *et al.*, 2021 ; Renčo *et al.*, 2022), les méthodes de réhabilitation des sols (Biederman *et al.*, 2008 ; Villenave *et al.*, 2018) et plus largement des changements climatiques (Archidona-Yuste *et al.*, 2025 ; Bakonyi et Nagy, 2000 ; Doran *et al.*, 2002).

Figure 1 : Les nématodes sont des vers ronds microscopiques, très abondants et diversifiés dans les sols. A) Observation de nématodes au microscope (X200) B) focus sur les différents types trophiques de nématodes. Les nématodes sont présents à tous les niveaux de la micro-chaîne trophique des sols, reflétant ainsi le fonctionnement biologique des sols. © ELISOL environnement.

Figure 1: Nematodes are microscopic roundworms, very abundant and diverse in soils. A) Observation of nematodes under a microscope (X200) B) focus on the different trophic types of nematodes. Nematodes are present at all levels of the micro-soil food web, reflecting the biological functioning of soils. © ELISOL environment.



Un indicateur de la multifonctionnalité de sols

Le fonctionnement des sols est intrinsèquement multidimensionnel et son évaluation nécessite l'étude de plusieurs fonctions simultanément afin de prendre en compte sa « multifonctionnalité ». L'étude des réseaux trophiques, c'est-à-dire de l'ensemble des relations trophiques entre les organismes, est une méthode permettant d'approcher cette multifonctionnalité, avec un focus sur les fonctions liées à l'activité biologique des sols (Potapov, 2022). Par leur présence dans l'ensemble des niveaux trophiques de la micro-chaîne alimentaire du sol, les nématodes participent et renseignent sur la structure de ce réseau trophique et les fonctions écosystémiques suivantes :

- Le recyclage des nutriments et le transfert d'énergie (Ferris, 2010 ; Wan *et al.*, 2022) et notamment les processus liés aux flux de carbone et de nutriments (N et P) (Ferris *et al.*, 2004 ; Liu *et al.*, 2016).
- La régulation biologique, comme la régulation de l'activité microbienne

(Gebremikael *et al.*, 2016 ; Schratzberger *et al.*, 2019 ; Trap *et al.*, 2016) ou des pathogènes telluriques comme des nématodes phytoparasites ou des champignons pathogènes (Siddiqui et Aziz, 2024 ; Steel et Ferris, 2016 ; Topalović *et al.*, 2020).

- La qualité de l'habitat et la capacité du sol à abriter une diversité élevée d'organismes du sol (Bongers et Bongers, 1998 ; Bongers et Ferris, 1999 ; van Hoogen *et al.*, 2019).
- La structure du sol, en particulier la taille et la stabilité des agrégats (voir par exemple Briar *et al.*, 2011 ; Martin et Sprunger, 2021).

Ainsi, l'étude de la nématofaune permet une évaluation de la multifonctionnalité des sols (Du Preez *et al.*, 2022 ; Wan *et al.*, 2022). La nématofaune peut également être intégrée dans des indices multifonctionnels intégrant plusieurs bioindicateurs (e.g. Delgado-Baquerizo *et al.*, 2020).

Un bioindicateur de surveillance pour tous les usages des sols

Des projets nationaux et européens (BIOINDICATEUR I ET II, INDIQUASOL, BEST4SOIL, BENCHMARKS) ont validé leur usage pour le suivi de la qualité biologique des sols, en lien avec des objectifs de durabilité et de restauration écologique. L'étude des communautés de nématodes permet non seulement un diagnostic de l'état biologique des sols, mais aussi le suivi des trajectoires d'évolution de cet état dans des contextes variés, naturels, agricoles ou anthropisés. Actuellement, la nématofaune fait partie du tableau de bord déployé pour la phase de test du RMQS-Biodiversité et de la liste des indicateurs de l'*European Soil Monitoring Law*.

Les analyses de la nématofaune sont réalisées soit sur des parcelles individuelles, soit sur des ensembles de parcelles afin d'étudier l'effet de changements d'usage, de pratiques de gestion ou pour évaluer des zones présentant des risques de pollution différenciées.

Les contextes concernés incluent notamment :

- **Agriculture** : évaluation de l'impact de changement de pratiques (réduction du travail du sol, réduction de l'usage de phytosanitaire, système de culture bas carbone...) ou dans le cadre d'expérimentations sur l'évaluation de produits (ex. : biocides tels que nématicides ou insecticides, essai d'apport de matières organique, essai d'apport de biostimulant...).
- **Sites pollués** : évaluation des impacts de contamination notamment aux métaux lourds, HAP et organochlorés.
- **Suivi de la réhabilitation** : évaluation de la vitesse de re-fonctionnalisation, de la fertilité et du fonctionnement biologique des sols.
- **Sites naturels** : sites forestiers et prairies naturelles : évaluation des modes de gestion sur le fonctionnement biologique des sols.

Méthodes d'analyse et obtention des données brutes de la nématofaune

Prélèvement des échantillons de sol

Les échantillons destinés à l'analyse des nématodes sont prélevés à l'aide d'une tarière de petit diamètre, généralement dans la strate 0–20 cm ; d'autres profondeurs (par exemple 0–10 cm ou 0–30 cm) peuvent être retenues selon la question posée. Il convient de prélever sur sol frais, ressuyé, non gelé, hors période de sécheresse. Globalement, les périodes de prélèvements les plus favorables sont au printemps et à l'automne. La superficie des parcelles étudiées varie en fonction du contexte (sol agricole, sol pollué, etc.) et peut aller de 100 m² à plusieurs hectares. Il est donc important de sélectionner des zones homogènes en termes de propriétés physico-chimiques, de végétation et d'usage du sol sur les sites étudiés. Au moins six carotte de sol sont prélevées et combinées suivant un plan régulier (grille) ou un schéma défini (par exemple en zigzag). L'échantillon composite est homogénéisé dans un seau, puis éventuellement tamisé avec une maille 8 mm afin d'éliminer les matières organiques grossières, racines et cailloux. Environ 500 g de terre fraîche sont ensuite destinés à l'extraction, tandis que d'autres sous-échantillons peuvent être prélevés pour des analyses physico-chimiques. Les échantillons pour l'analyse des nématodes sont conservés à une température comprise entre 8°C et 12°C, la période de stockage devant être réduite au maximum (deux semaines au plus entre prélèvement et extraction).

Sur le plan logistique, la stratégie de prélèvement de sol est similaire pour les analyses de la nématofaune, de la microbiologie et des paramètres physico-chimiques. Une mutualisation des campagnes de prélèvement pour ces différents indicateurs, une étape critique dans la conduite d'un projet sur les sols, est donc possible.

Extraction des nématodes

L'extraction des nématodes de la terre peut s'effectuer de diverses manières (élutriation d'Oostenbrink, Baerman-Funnel, Seinhorst, centrifugation...). Une procédure normalisée ISO 23611-4 (mise à jour en 2022), comprend les étapes suivantes :

- **Elutriation** : une masse définie de sol frais (300 g) est déposée dans un élutriateur d'Oostenbrink dans un flux d'eau courant ascendant d'eau qui permet de séparer les nématodes des particules de terre plus dense. La suspension est ensuite passée à travers trois tamis à mailles de 50 µm qui permettent d'éliminer les particules fines (argiles, limons).
- **Rinçage et migration** : Le contenu des tamis est rincé sur un filtre en ouate et placé sur un tamis dans une boîte de Pétri remplie d'eau, permettant aux nématodes vivants de migrer vers le bas pendant deux jours et de se séparer ainsi des débris.

Les nématodes ainsi extraits sont comptés, concentrés puis conservés dans une solution formolée pour être ensuite montés entre lames et lamelles pour observation au microscope.

Caractérisation des communautés de nématodes

Pour chaque échantillon, au moins 150 individus sont identifiés au microscope optique, en se basant sur leurs caractéristiques morphologiques, afin de les identifier jusqu'au niveau du genre ou de la famille.

Paramètres majeurs de la nématofaune

Les résultats issus des dénombrements et identifications sont intégrés dans une base de données et exprimés en fonction du poids sec du sol. Les taxons sont classés en groupes trophiques selon Yeates *et al.* (1993) et en catégories colonisateur-persistant (cp) selon Bongers (1990). Ainsi, sont calculés les paramètres suivants dont la description et le mode de calcul sont présentés dans le *tableau 1* :

- Les abondances des différents groupes trophiques :
 - Nématodes libres : bactérivores (2 sous catégories : les opportunistes, et les autres bactérivores), fongivores, omnivores-prédateurs,
 - Nématodes phytophages : facultatifs et obligatoires (également appelés phytoparasites).
- Les indices nématofauniques : Indice d'Enrichissement (EI), Indice de Structure (SI), et indice des voies de décomposition (IVD).
- Les indices de diversité : Indice de Shannon (H') et nombre de taxons (R).

Pour les parcelles agricoles, une attention particulière est portée aux principaux genres de nématodes phytoparasites susceptibles d'entraîner des dégâts aux cultures, permettant ainsi d'initier des investigations complémentaires si nécessaire.

3. INTERPRÉTATION DE L'ANALYSE DE LA NÉMATOFAUNE

Gammes de variation des paramètres de la nématofaune en France métropolitaine selon les usages des sols

Le diagnostic de l'état biologique d'un sol repose sur la connaissance des plages de variation des paramètres nématofauniques en fonction des conditions spécifiques du site. L'abondance et la composition des communautés de nématodes sont modulées par divers facteurs :

- Usage du sol : forêts, prairies, grandes cultures, maraîchage, vignes, vergers, parcs urbains, etc.
- Caractéristiques physico-chimiques : teneur en carbone

et azote total, texture (sable, limon, argile), pH, teneur en calcaire, etc.

- Conditions climatiques : latitude, longitude, altitude, précipitations annuelles, température moyenne, etc.
- Pratiques de gestion : travail du sol, fertilisation (minérale/organique), drainage, usage des pesticides, gestion forestière, etc.

Les gammes de variation d'une sélection de paramètres de la nématofaune en France métropolitaine et dans divers contextes d'usage du sol sont présentés dans le *tableau 2*. Pour ce faire, nous avons extrait (fin 2023) des données de la base ELIPTO®, constituée par ELISOL environnement à partir d'analyses en laboratoire et de résultats publiés dans la littérature scientifique. Afin d'obtenir des plages représentatives de sols naturel en place, les analyses réalisées sur des sols pollués, en serre ou hors de France hexagonale ont été exclues.

À ce jour, la base ELIPTO recense plus de 12 000 analyses (comprenant abondances taxonomiques et paramètres synthétiques) et intègre également, lorsqu'elles sont disponibles, des données non biologiques (conditions climatiques, caractéristiques pédologiques, usages et pratiques). Parmi ces analyses, 6176 ont été exploitées pour générer ces gammes de variation. Les analyses publiées qui ont été utilisées dans le cadre du développement de ces référentiels sont issues des publications suivantes : Cluzeau *et al.*, 2012 ; Coll *et al.*, 2011 ; Coll *et al.*, 2012 ; Garcin *et al.*, 2014 ; Kondratow *et al.*, 2019 ; Le Guedard *et al.*, 2016 ; Salomé *et al.*, 2016 ; Salomé *et al.*, 2014 ; Sauvadet *et al.*, 2016 ; Sun *et al.*, 2023 ; van den Hoogen *et al.*, 2019 ; van den Hoogen *et al.*, 2020 ; Villenave *et al.*, 2011 ; Villenave, 2012 ; Villenave *et al.*, 2013 ; Villenave *et al.*, 2018.

Des analyses statistiques ont permis de mettre en évidence des effets significatifs des usages des sols. L'abondance totale de nématodes, qui représente le niveau d'activité biologique global du sol, est significativement plus importante dans les surfaces en herbe (prairie permanente et espace vert enherbé) que dans les autres usages (*Figure 2*). À l'inverse, elle est plus faible dans les cultures pérennes de types vigne et vergers. Toutefois, l'indice de diversité de Shannon est significativement plus important dans les cultures pérennes que dans les zones enherbées, signifiant que, malgré le plus faible niveau d'activité biologique de des sols, ces zones sont des sites riches en biodiversité (*Figure 3*). Dans les surfaces enherbées, les nématodes phytophages tendent à dominer les communautés, faisant chuter l'indice de diversité de Shannon. Dans les cultures pérennes et notamment en vigne, les sols utilisés sont souvent dans des zones contraintes (pente, forte pierrosité, sol superficiel...), constituant des habitats particuliers susceptibles d'abriter une biodiversité spécifique. Les sols de grandes cultures présentent une plus forte abondance totale de nématodes et une plus forte diversité que les sols forestiers (*Figures 2 et 3*). En forêt, l'activité biologique est souvent modérée, d'autant plus dans les forêts âgées, et peut être dominées par des nématodes

Tableau 1 : Les paramètres majeurs de la nématofaune**Table 1:** Major parameters of soil nematofauna

Paramètres	Description
Abondances	
LIBRES	S'exprime en nombre de nématodes pour 100g de sol sec Abondance des nématodes vivant librement dans le sol (cad non parasites) : bactérivores + fongivores + omnivores + carnivores. Leur abondance est un indicateur du niveau de l'activité biologique du sol
PHYTOPHAGES	S'exprime en nombre de nématodes pour 100g de sol sec Abondance des nématodes phytophages, ces nématodes se nourrissent sur les racines des végétaux exclusivement ou non: ils renseignent sur l'état de la couverture végétale et les risques de perte de rendement pour les plantes cultivées.
TOTAL	S'exprime en nombre de nématodes pour 100g de sol sec Abondance totale de nématodes : libres et phytophages
indices nématofauniques	
EI (1)	Indice sans unité Indice d'enrichissement : il donne une indication sur les ressources facilement disponibles dans le sol et sur l'activité des décomposeurs primaires. Il prend en compte en particulier l'abondance relative de la faune d'enrichissement cad des bactérivores opportunistes et des fongivores. L'EI augmente avec la disponibilité en nutriments (azote en particulier).
SI (1)	Indice sans unité Indice de structure : il donne une information sur la structure du réseau trophique du sol, et renseigne donc sur la stabilité du milieu. Il prend en compte en particulier l'abondance relative de la faune de structure, c'est à dire des nématodes persistants (nématodes aux cycles de vie long et fragiles). Plus il est élevé, moins le milieu est perturbé, plus le micro-réseau trophique du sol est complexe.
Indices de diversité	
H'	Indice sans unité L'indice de diversité de Shannon renseigne sur la diversité des familles de nématodes présents en tenant compte également de leur abondance relative. Ce paramètre renseigne sur le niveau de diversité patrimoniale. Plus il est élevé, plus la diversité est importante.

(1) Ferris and Bongers, 2001

bits phytophages facultatifs qui ont la capacité de se nourrir sur les hyphes mycéliens, particulièrement abondants dans ces milieux. En grandes cultures, ce sont les nématodes bactérivores et/ou les nématodes phytoparasites qui ont tendance à dominer en lien avec un recyclage des nutriments et/ou une pression parasitaire plus intense dans ces milieux.

L'ensemble de ces résultats corroborent avec ceux de la littérature (Nielsen *et al.*, 2014 ; van Hoogen *et al.*, 2019) qui mettent en avant des structures différentes à l'échelle des biomes, avec un effet fort des usages (Li *et al.*, 2022 ; Liu *et al.*, 2024 ; Villenave *et al.*, 2013). Le jeu de données présenté ici est inédit de par sa densité de prélèvement sur une zone réduite (France hexagonale). Par exemple la carte des abondance mondiales proposés par van Hoogen *et al.* (2019) rassemble 6759 échantillons (soit 583 échantillons de plus) pour un espace beaucoup plus vaste.

Développement de référentiels pour l'interprétation des paramètres de la nématofaune

Comme pour tous les bio-indicateurs, la composition des communautés de nématodes varie d'un site à l'autre, chaque espèce ayant des affinités spécifiques pour les conditions microclimatiques et physico-chimiques de son habitat. Pour mesurer l'impact d'un traitement ou d'une perturbation, il faut soit :

- Utiliser un témoin (dans l'espace ou dans le temps) auquel comparer la parcelle à étudier.
- Disposer d'un référentiel d'interprétation compatible avec les caractéristiques du site à étudier.

En effet, connaître les plages de variation des paramètres exploités pour caractériser la santé des sols constitue une

Tableau 2 : Gammes de variation de l'abondance des nématodes totaux, des nématodes libres, des phytophages, de l'Indice d'Enrichissement (EI), de structure (SI) et de diversité, issues de données publiées et d'analyses réalisées par ELISOL. Période de prélèvement : 2000 – 2024. Ce tableau est également publié dans l'étude INDIQUASOL (Cousin et al., 2025).

Table 2: Ranges of variation in the abundance of total nematodes, free-living nematodes, phytophagous nematodes, Enrichment Index (EI), Structure Index (SI) and diversity index, derived from published data and analyses carried out by ELISOL. Sampling period: 2000 – 2024. This table is also published in the INDIQUASOL study (Cousin et al., 2025).

		Surfaces boisées	Cultures annuelles	Surfaces en herbe	Vignes et vergers	Toutes occupations (France métropolitaine)
Nombre d'analyses de la nématofaune (ISO 23611-4)		483	3367	1215	1111	6176
Abondance des nématodes libres (ind.g ⁻¹ sol sec)	Min.	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
	Max.	109	97	129	254	254
	Moyenne	6,5	8,9	8,9	6,1	8,2
Abondance des nématodes phytophages (in.g ⁻¹ sol sec)	Min.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Max.	53	62	56	58	62
	Moyenne	7,5	7,7	9,2	5,3	7,6
Indice d'Enrichissement (sans unité) <i>peut varier de 0 à 100</i>	Min.	2	2	0	0	0
	Max.	100	100	100	99	100
	Moyenne	51,0	63,9	57,9	53,1	59,8
Indice de Structure (sans unité) <i>peut varier de 0 à 100</i>	Min.	0	0	0	0	0
	Max.	100	98	98	100	100
	Moyenne	62,6	42,6	44,1	45,8	45,0
Indice de diversité de Shannon (sans unité)	Min.	0,48	0,19	0,00	0,21	0,00
	Max.	2,84	2,69	2,78	2,63	2,84
	Moyenne	1,86	1,91	1,81	1,98	1,90

première étape, mais elle ne suffit pas à fournir un diagnostic complet ni des recommandations pratiques. Dans cette optique, ELISOL environnement a développé des référentiels d'interprétation dans le cadre du projet DANE (Programme des Investissements d'Avenir 2016-2018). Pour établir ces référentiels, seules les analyses effectuées en France – excluant celles réalisées en serre, sur des sites pollués ou dans les DOM-TOM – ont été retenues, aboutissant à environ 5000 analyses utilisées pour des analyses statistiques. Ces travaux ont permis d'identifier les facteurs environnementaux les plus influents sur les paramètres de la nématofaune, générant ainsi des systèmes de référence interprétatifs.

Diverses analyses statistiques (partition de variance, modèle mixte linéaires (GLM)) ont notamment mis en avant un effet prépondérant de l'usage des sols dans la structuration des communautés et la variance de certains paramètres de

la nématofaune. L'effet usage, intègre le type d'écosystème (agricole, naturel) et les modes de gestion des sols (apports de matières organiques, gestion des couverts, travail du sol etc.). Dans un second temps, les espèces végétales en place (végétation herbacée, arbustive ou arborée) représentent le second facteur de structuration des communautés de nématodes, puis les caractéristiques physico-chimiques (carbone, azote, pH, texture...) représentent le 3^e facteur le plus structurant. Enfin, les informations sur l'environnement géographique (latitude, longitude, altitude, précipitations annuelles, température moyenne, etc....) peuvent également avoir un effet sur certains paramètres des communautés de nématodes. C'est notamment le cas des abondances de nématodes bactériophages, qui tendent à être plus abondant sur la bordure océanique ou en altitude.

Ainsi, pour les communautés de nématodes, l'usage du sol est le premier critère pris en compte pour établir des référentiels

Figure 2 : Abondance totale de nématodes présents dans les sols (nombre de nématodes. 100 g sol sec⁻¹) en fonction de l'usage. Données issues de la base de données ELIPTO®, France (hors DOM-TOM). Les médianes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (Test de Kruskal-Wallis, p-value < 0.05).

Figure 2: Total abundance of nematodes in soils (number of nematodes, 100 g dry soil⁻¹) by land use. Data from ELIPTO® database, France (excluding overseas territories). Medians followed by the same letter are not significantly different (Kruskal-Wallis test, p-value > 0.05).

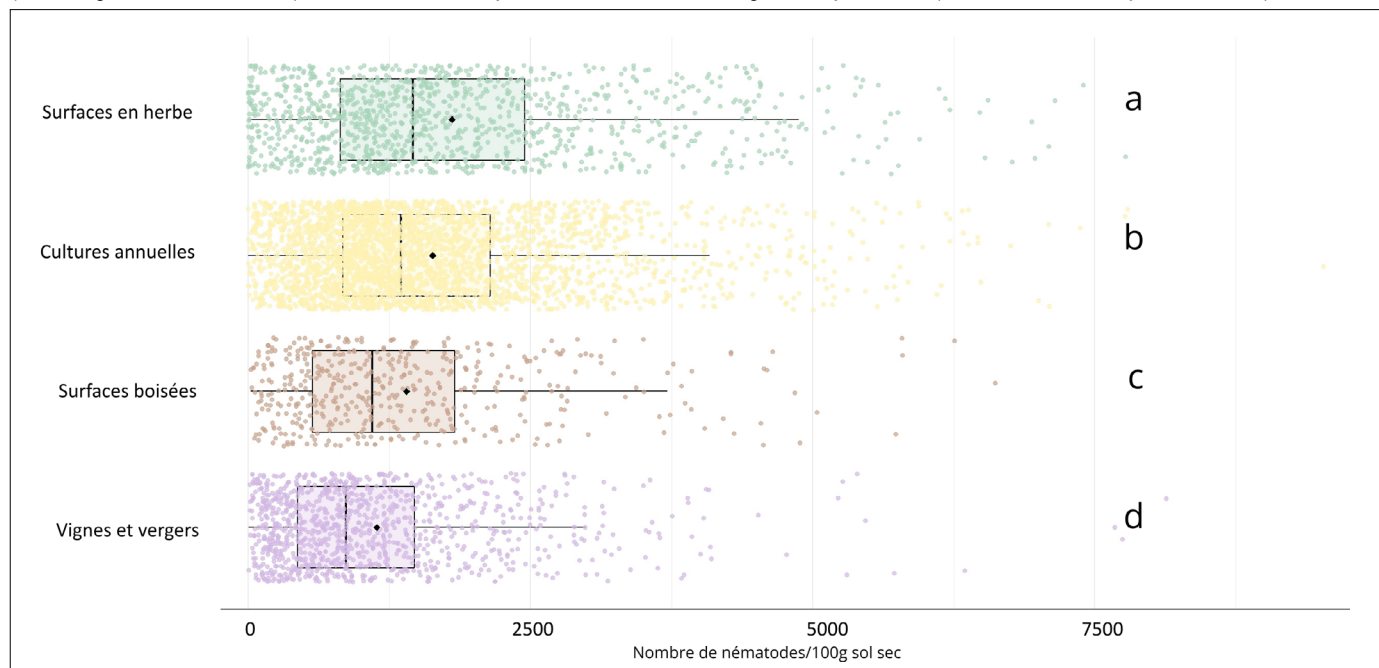
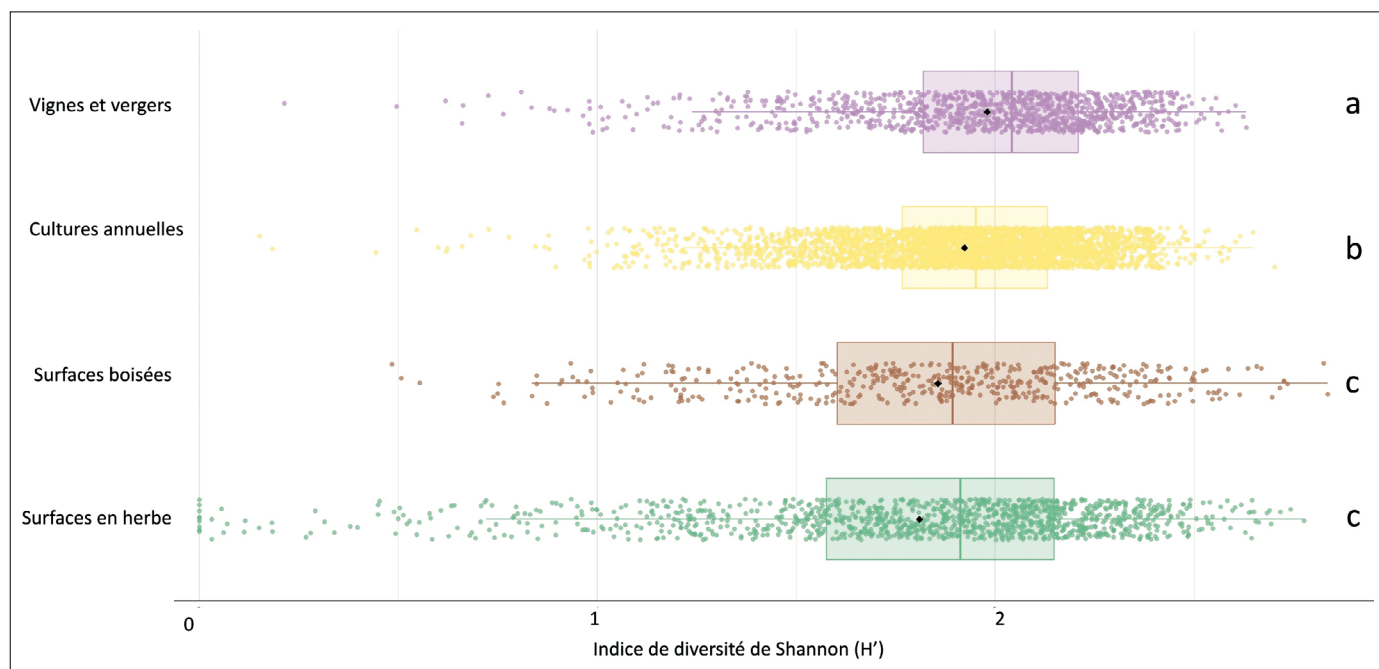


Figure 3 : Indice de diversité de Shannon en fonction de l'usage du sol. Données issues de la base de données ELIPTO®, France (hors DOM-TOM). Les médianes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (Test de Kruskal-Wallis, p-value < 0.05).

Figure 3: Shannon diversity index by land use. Data from ELIPTO® database, France (excluding DOM-TOM). Medians followed by the same letter are not significantly different (Kruskal-Wallis test, p-value > 0.05).



d'interprétation à l'échelle de la France hexagonale. Ces référentiels permettent de dire si une valeur donnée de l'indicateur est faible ou élevée, bonne ou mauvaise. Il existe à ce jour un référentiel pour les grandes cultures, les vignes, le maraîchage, les prairies et les forêts. Pour chaque référentiel, et à partir de la distribution statistique des valeurs par catégorie d'usage, de résultats d'étude et grâce à l'expertise en nématologie, les variables biologiques ont été converties en scores allant de 0 à 10 (0 indiquant la situation la plus dégradée, > 6 étant satisfaisant et 10 représentant l'état optimal). La méthodologie de scoring appliqué se rapproche de diverses méthodes publiées à ce jour (Constancias *et al.*, 2015 ; Matson *et al.*, 2024 ; Obriot *et al.*, 2016) en prenant en compte la distribution des données ainsi que les connaissances des experts sur les seuils à considérer.

Cette méthode de scoring a été appliquée à six paramètres de la nématofaune :

- Abondance des nématodes libres,
- Indice d'Enrichissement (EI),
- Indice de Structure (SI),
- NCR,
- Indice de Shannon,
- Abondance des nématodes phytoparasites majeurs.

Les cinq premiers scores permettent de calculer un score global classant le fonctionnement biologique du sol en trois catégories : altéré, à surveiller et satisfaisant. Les rapports générés pour chaque échantillon fournissent plusieurs niveaux de détail, notamment :

- Une évaluation globale (altéré, limité, satisfaisant).
- Des scores individuels pour les six paramètres.
- Des graphiques détaillés illustrant les valeurs des différents paramètres nématofauniques.

Ces rapports, particulièrement adaptés aux contextes agricoles, peuvent être adaptés à d'autres environnements.

Par exemple, dans le cas de sols construits, les utilisateurs souhaitent évaluer les fonctions assurées par la faune du sol et/ou suivre les effets de la réhabilitation des sols d'un site. À cet effet, des scores de fonction ont été développés sur la base de l'agrégation de divers paramètres nématofauniques (Tableau 3, Figure 4).

Automatisation des méthodes de caractérisation des communautés de nématodes du sol

Le déploiement à large échelle de l'indicateur nématodes reste aujourd'hui freiné par plusieurs limites. En premier lieu, cet outil demeure encore peu connu en dehors des cercles académiques et de la recherche. Une diffusion plus large de l'information, appuyée par des actions de formation et de vulgarisation ciblées, est nécessaire pour favoriser son appropriation par les acteurs de terrain (agriculteurs, conseillers, gestionnaires de territoire).

La contrainte majeure à une généralisation de l'analyse nématologique, tant à l'échelle nationale qu'europpéenne, réside cependant dans la pénurie de spécialistes capables d'identifier les nématodes. Cette rareté rend difficile la réalisation classique des identifications et des comptages, processus à la fois chronophages et techniquement exigeants.

Depuis une vingtaine d'année, des travaux explorent l'utilisation du Metabarcoding comme alternative pour la caractérisation des communautés de nématodes (Griffiths *et al.*, 2006). Bien que cette technique présente un fort potentiel de standardisation et d'automatisation, elle reste actuellement limitée par l'incomplétude des bases de données de référence et par la difficulté à relier quantitativement un nombre de

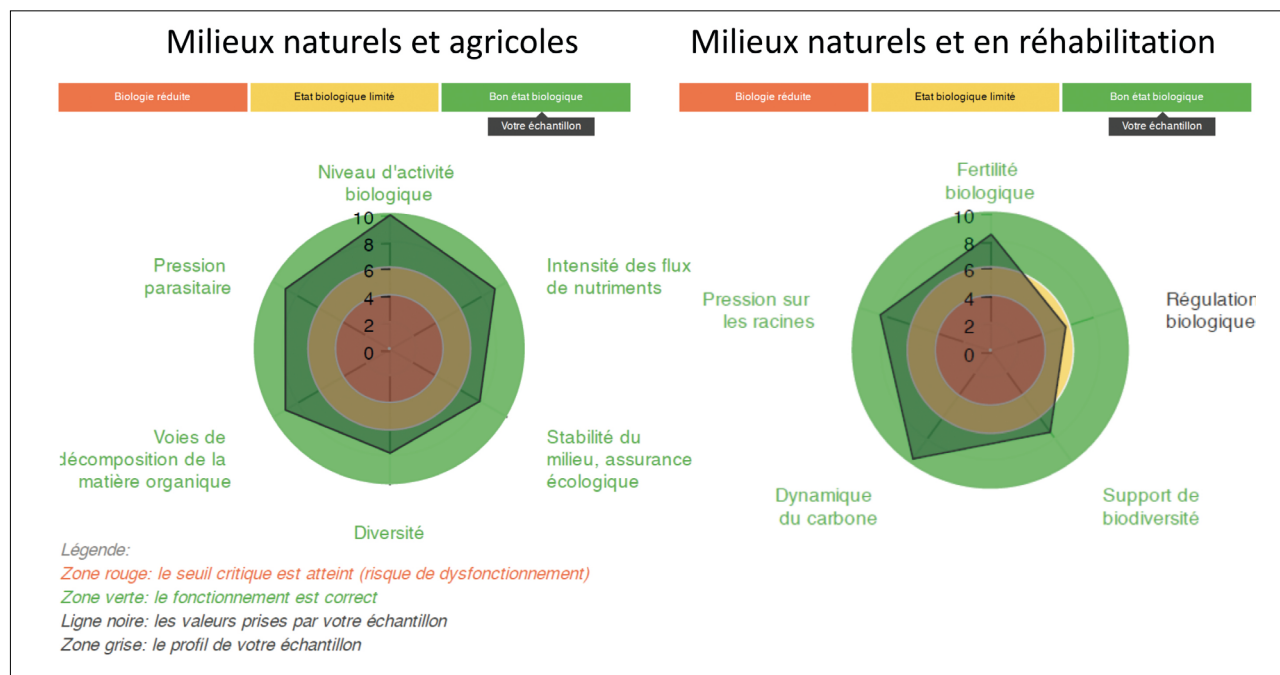
Tableau 3 : Définition des scores de fonctions développées pour les sites et sols pollués, les sites en réhabilitation et pour le génie pédologique.

Table 3: Definition function scores for polluted sites, rehabilitated site and for soil engineering

Fertilité biologique	Capacité du sol à fournir des éléments nutritifs. Elle est garante du développement et du maintien des couverts végétaux. Cette fonction dépend du niveau d'activité biologique du sol et de la présence d'organismes liés à la minéralisation des matières organiques.
Régulation biologique	Capacité du sol à réguler la présence d'organisme pouvant dominer les communautés d'organismes et induire un déséquilibre dans le fonctionnement biologique du sol. Il peut s'agir d'organismes opportunistes ou parasites. Cette fonction dépend de la présence d'organismes prédateurs et omnivores ainsi que de la diversité des organismes présents dans le sol.
Support de diversité	Capacité du sol à servir d'habitat viable pour les organismes du sol. Cette fonction dépend de la richesse et de la diversité taxonomique des communautés d'organismes du sol.
Dynamique de minéralisation du carbone	Capacité du sol à dégrader le carbone organique de manière régulée. Cette fonction permet de d'informer sur la consommation du carbone par le sol. Cette consommation peut être excessive (forte minéralisation), équilibrée ou faible (immobilisation). Cette fonction dépend de l'activité biologique et des voies de décomposition de la matière organique.
Pression parasitaire	Risque de dégâts occasionnés par la présence de nématodes parasites des plantes dans le sol. Cette fonction dépend de l'abondance de nématodes phytoparasites et des taxons présents dans le sol.

Figure 4 : Exemple de résultats pour un diagnostic du fonctionnement biologique par l'analyse de la nématofaune. Les résultats sont présentés dans un graphe radar. Chaque branche représente un paramètre dont le score est compris entre 0 et 10 ; pour une valeur entre 0 et 4, le score indique un dysfonctionnement biologique, entre 4 et 6, une valeur limitée, >6, le score indique une valeur satisfaisante, supérieur au référentiel d'interprétation de l'usage ciblé.

Figure 4: Example of results from a biological functioning assessment based on nematode community analysis. Results are displayed as a radar chart. Each axis represents a parameter scored on a scale from 0 to 10. Scores between 0 and 4 indicate biological dysfunction, scores between 4 and 6 indicate limited biological functioning, and scores above 6 indicate satisfactory biological functioning, exceeding the reference established for the targeted land use.



séquences d'ADN à des abondances réelles d'individus dans l'échantillon (Dell'Anno *et al.*, 2015 ; Geisen *et al.*, 2018 ; Griffiths *et al.*, 2018 ; Müller *et al.*, 2019 ; Schenk *et al.*, 2020).

Plus récemment, des méthodes basées sur l'utilisation de l'intelligence artificielle ont émergées (Abade *et al.*, 2022 ; Agarwal *et al.*, 2023 ; Thevenoux *et al.*, 2021 ; Qing *et al.*, 2022). La société ELISOL Environnement s'est investie dans le développement d'une méthode basée sur la reconnaissance automatique des nématodes sur photographies réalisées en microscopie. Nous avons développé une méthode de quantification et d'identification automatique (application nommée ELIA) basée sur le deep learning (intelligence artificielle), utilisant des réseaux neuronaux convolutionnels. Cette approche permet non seulement la détermination de la densité totale de nématodes dans l'échantillon mais également la détermination de sa composition en réduisant le temps d'acquisition et l'expertise nécessaire. En outre, elle supprime l'étape de fixation en solution formolée, l'un des rares produits chimiques utilisés dans la norme ISO 26-611.

Ces caractéristiques ouvrent la possibilité d'en faire une analyse haut-débit. On considère son niveau de développement

TRL (niveau de maturité technologique) à 7 : nous utilisons actuellement un prototype opérationnel du système en routine tout en améliorant ses caractéristiques pour atteindre un excellent niveau de fiabilité.

Ainsi cette nouvelle méthode basée sur l'intelligence artificielle ouvre des perspectives concrètes pour le déploiement généralisé de l'indicateur nématodes. Ces avancées peuvent contribuer au développement d'indicateurs de pilotage plus rapides à mettre en œuvre et plus facilement déployable à grande échelle.

4. CONCLUSION

Les nématodes constituent un bioindicateur pertinent et opérationnel pour évaluer de manière globale l'état et le fonctionnement biologique des sols, et ce pour de nombreux usages.

Les référentiels d'interprétation développés à partir de larges jeux de données, comme ceux de la base ELIPTO®, permettent aujourd'hui de structurer des résultats en scores

synthétiques. Les diagnostics peuvent alors être accessibles et intelligibles pour les acteurs de terrain, facilitant ainsi leur adoption dans les démarches de conseil, d'expérimentation ou de suivi agroécologique. Le potentiel de ces analyses est démontré, elles peuvent maintenant être adoptées par un public plus large. L'évolution des outils d'analyse, portée notamment par le recours à l'intelligence artificielle, va permettre à court terme de gagner en rapidité et en standardisation, ouvrant la voie à un déploiement à plus grande échelle. Ainsi, l'analyse de la nématofaune peut désormais être considérée comme un maillon essentiel de la qualité des sols au même titre que les analyses physico-chimiques ou la respiration du sol, et être pleinement intégrée aux outils de suivi de la santé des sols dans le cadre de la transition écologique. Comme tout indicateur biologique, l'indicateur nématodes n'a pas vocation à se substituer aux analyses pédoclimatiques, physico-chimiques ou aux observations de terrain. Il doit être considéré comme un outil complémentaire dans une approche intégrée d'évaluation de la santé des sols.

REMERCIEMENTS

Merci à l'ADEME, à la région Occitanie (Projet DANE), à BPI (Projet SANCIA- France 2030, Projet d'innovation) et à nos nombreux partenaires pour leur confiance et pour nous permettre de conduire des travaux de recherche scientifique avec des applications opérationnelles pour le plus grand nombre.

BIBLIOGRAPHIE

- Abade A., Porto L. F., Ferreira P. A., de Barros Vidal F. (2022). NemaNet: A convolutional neural network model for identification of soybean nematodes. *Biosystems Engineering*, 213, 39-62. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2021.11.016>
- Agarwal S., Curran Z., Yu G., Mishra S., Baniya A., Bogale M., Hughes K., Salichs O., Zare A., Jiang Z., Digennaro P. (2023). Plant Parasitic Nematode Identification in Complex Samples with Deep Learning. *Journal of Nematology*, 55(1). <https://doi.org/10.2478/jofnem-2023-0045>
- Archidona-Yuste A., Ciobanu M., Kardol P., Eisenhauer N. (2025). Divergent alpha and beta diversity trends of soil nematode fauna along gradients of environmental change in the Carpathian Ecoregion. *Communications biology*, 8(1), 587. <https://doi.org/10.1038/s42003-025-07994-0>
- Bakonyi G., Nagy P. (2000). Temperature- and moisture-induced changes in the structure of the nematode fauna of a semiarid grassland - patterns and mechanisms. *Global Change Biology*, 6(6), 697-707. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00354.x>
- Bender S.F., Wagg C., van der Heijden M.G. (2016). An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. *Trends in ecology & evolution*, 31(6), 440-452. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.016>
- Biederman L.A., Boutton T.W., Whisenant S.G. (2008). Nematode community development early in ecological restoration: The role of organic amendments. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(9), 2366-2374. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.05.017>
- Bongers T. (1990). The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83, 14-19. <https://doi.org/10.1007/BF00324627>
- Bongers T., Bongers M. (1998). Functional diversity of nematodes. *Appl Soil Ecol*, 239-251. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00123-1](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00123-1)
- Bongers T., Ferris H. (1999). Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends Ecol Evol*, 14(6), 224-228. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01583-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01583-3)
- Briar S.S., Fonte S.J., Park I., Six J., Scow K., Ferris H. (2011). The distribution of nematodes and soil microbial communities across soil aggregate fractions and farm management systems. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(5), 905-914. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.12.017>
- Bünemann E.K., Bongiorno G., Bai Z., Creamer R.E., De Deyn G., de Goede R., Flesskens L., Geissen V., Kuiper T.W., Mäder P., Pulleman M., Sukkel W., van Groenigen J.W., Brussaard L. (2018). Soil quality—A critical review. *Soil Biol. Biochem.*, 120, 105-125. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.01.030>
- Chauvin C., Trambolho M., Hedde M., Makowski D., Cérémonie H., Jimenez A., Villenave C. (2020). Soil Nematodes as Indicators of Heavy Metal Pollution: A Meta-Analysis. *Open Journal of Soil Science*, 10, 579-601. <https://doi.org/10.4236/ojss.2020.1012028>
- Cluzeau D., Guernion M., Chausson R., Martin-Laurent F., Villenave C., Cortet J., Ruiz-Camacho N., Pernin C., Maitelle T., Philippot L., Bellido A., Rougé L., Arrouays D., Bispo A., Pérès G. (2012). Integration of biodiversity in soil quality monitoring: Baselines for microbial and soil fauna parameters for different land-use types. *European Journal of soil Biology*, 49, 63-72. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.11.003>
- Coll P., Le Cadre E., Villenave C. (2012). How are nematode communities affected during a conversion from conventional to organic farming in southern French vineyards? *Nematology*, 14, 665-676.
- Coll P., Le Cadre E., Blanchart E., Hinsinger P., Villenave C. (2011). Organic viticulture and soil quality: A long-term study in Southern France. *Applied Soil Ecology*, 50, 37-44. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.07.013>
- Constancias F., Terrat S., Saby N.P.A., Horrigue W., Villerd J., Guillemain J.P., Biju-Duval L., Nowak V., Dequiedt S., Ranjard L., Chemidlin Prévost-Bouré N. (2015). Mapping and determinism of soil microbial community distribution across an agricultural landscape. *MicrobiologyOpen*, 4(3), 505-517. <https://doi.org/10.1002/mbo3.255>
- Cousin I., Desrousseaux M., Angers D., Augusto L., Ay J.-S., Baysse-Lainé A., Branchu P., Brauman A., Chemidlin Prévost-Bouré N., Compagnone C., Gros R., Hermon C., Keller C., Laroche B., Meulemans G., Montagne D., Pérès G., Saby N.P.A., Vaudour E., Villerd J., Violle C., Lelievre V., de Mareschal S., Brichler M.-C., Froger C., Itey J., Leenhardt S. (2025). Préserver la qualité des sols : vers un référentiel d'indicateurs (2025) Rapport d'étude. INRAE. 780 p. hal-04934694v2
- Cozim-Melges F., Ripoll-Bosch R., Oggiano P., van Zanten H.H., van der Putten W.H., Veen G.C. (2025). The effect of alternative agricultural practices on soil biodiversity of bacteria, fungi, nematodes and earthworms: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 379, 109329. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.109329>
- Delgado-Baquerizo M., Reich P.B., Trivedi C., Eldridge D.J., Abades S., Alfaro F.D., Bastida F., Berhe A.A., Cutler N.A., Gallardo A., Garcia-Velazquez L., Hart S.C., Hayes P.E., He J.-Z., Hseu Z.-Y., Hu H.-W., Kirchmair M., Neuhauser S., Perez C.A., Reed A.C., Santos F., Sullivan B.W., Trivedi P., Wang J.-T., Weber-Grullon L., Williams M.A., Singh B.K. (2020). Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature ecology & evolution*, 4(2), 210-220. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1084-y>
- Dell'Anno A., Carugati L., Corinaldesi C., Riccioni G., Danovaro R. (2015). Unveiling the biodiversity of deep-sea nematodes through metabarcoding: are we ready to bypass the classical taxonomy? *PLoS One*, 10(12), e0144928. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144928>
- Djigal D., Saj S., Rabary B., Blanchart E., Villenave C. (2012). Mulch type

- affects soil biological functioning and crop yield of conservation agriculture systems in a long-term experiment in Madagascar. *Soil and Tillage research*, 118, 11-21. <https://doi.org/10.1016/j.still.2011.10.008>
- Doran P.T., Priscu J.C., Lyons W.B., Walsh J.E., Fountain A.G., McKnight D.M., Moorhead D.L., Virginia R.A., Wall D.H., Clow G.D., Fritsen C.H., McKay C.P., Parsons A.N. (2002). Antarctic climate cooling and terrestrial ecosystem response. *Nature*, 415(6871), 517-520. <https://doi.org/10.1038/nature710>
- Du Preez G., Daneel M., De Goede R., Du Toit M.J., Ferris H., Fourie H., Geisen S., Kakouli-Duarte T., Korthals G., Sánchez-Moreno A., Schmidt J.H. (2022). Nematode-based indices in soil ecology: Application, utility, and future directions. *Soil Biol. Biochem.*(169), 108640. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108640>
- Ellis R.J., Best J.G., Fry J.C., Morgan P., Neish B., Trett M.W., Weightman A.J. (2002). Similarity of microbial and meiofaunal community analyses for mapping ecological effects of heavy-metal contamination in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 40(2), 113-122. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00943.x>
- Ferris H. (2010). Form and function: metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *Eur J Soil Biol*, 46, 97-104. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.01.003>
- Ferris H., Bongers T., de Goede R. (2001). A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Appl Soil Ecol*, 18(1), 13-29. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(01\)00152-4](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00152-4)
- Ferris H., Venette R.C., Scow K.M. (2004). Soil management to enhance bacterivore and fungivore nematode populations and their nitrogen mineralisation function. *Applied Soil Ecology*, 25(1), 19-35. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2003.07.001>
- Faber, J.H., Cousin, I., K.H.E. Meurer, C.M.J. Hendriks, A. Bispo, M. Viketoft, L. ten Damme, D. Montagne, M.C. Hanegraaf, A. Gillikin, P. Kuikman, G. Obiang-Ndong, J. Bengtsson, Astrid Taylor (2022). Stocktaking for Agricultural Soil Quality and Ecosystem Services Indicators and their Reference Values. EJP SOIL Internal Project SIREN Deliverable 2. Report, 153 pp.
- Forster S.J., Villenave C.P., Chauvin C., Calvo B., Trett M.W. (2025) Commercial Aspects of the Use of Nematodes as Bioindicators. In: « Nematodes as Environmental Indicators: From theory to practice ». Eds : Kakouli-Duarte, Korthals, Sánchez-Moreno, Preez, de Goede. pp. 312-342. <https://doi.org/10.1079/9781800624221.0018>
- Garcin A., Millan M., Jay M., Loquet B., Brachet M.-L., Mercier N., Villenave C., Masquelier S. (2014). L'abricotier en agriculture biologique : vers un verger écologiquement intensif et autonome en intrants ? *Info CTIFL*, 301, 38-49.
- Gebremikael M.T., Steel H., Buchan D., Bert W., De Neve S. (2016). Nematodes enhance plant growth and nutrient uptake under C and N-rich conditions. *Scientific reports*, 6(1), 32862. <https://doi.org/10.1038/srep32862>
- Geisen S., Snoek L.B., ten Hooen F.C., Duyts H., Kostenko O., Bloem J., Martens H., Quist C.W., Helder J.A., van Der Putten W.H. (2018). Integrating quantitative morphological and qualitative molecular methods to analyse soil nematode community responses to plant range expansion. *Methods Ecol. Evol.*, 9, 1366-1378. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12999>
- Griffiths B.S., de Groot G.A., Laros I., Stone D., Geisen S. (2018). The need for standardisation: Exemplified by a description of the diversity, community structure and ecological indices of soil nematodes. *Ecological Indicators*, 87, 43-46. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.002>
- Griffiths B.S., Donn S., Neilson R., Daniell T.J. (2006). Molecular sequencing and morphological analysis of a nematode community. *Applied Soil Ecology*, 32, 325-337. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.07.006>
- Griffiths B.S., Heckmann L.H., Caul S., Thompson J., Scrimgeour C., Krogh P.H. (2007). Varietal effects of eight paired lines of transgenic Bt maize and near-isogenic non-Bt maize on soil microbial and nematode community structure. *Plant Biotechnology Journal*, 5(1), 60-68. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2006.00215.x>
- Harris J.A., Evans D.L., Mooney S.J.. (2022). A new theory for soil health. *European Journal of Soil Science*, 73(4), e13292. <https://doi.org/10.1111/ejss.13292>
- Henneron L., Bernard L., Hedde M., Pélosi C., Villenave C., Chenu C., Bertrand M., Girardin C., Blanchart E. (2015). Fourteen years evidence for positive effects of conservation agriculture and organic farming on soil life. *Agronomy for sustainable development*, 35, 169-181. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0215-8>
- Höss S., Nguyen H. T., Menzel R., Pagel-Wieder S., Miethling-Graf R., Tebbe C.C., Jehle J.A., Traunspurger W. (2011). Assessing the risk posed to free-living soil nematodes by a genetically modified maize expressing the insecticidal Cry3Bb1 protein. *Science of the Total Environment*, 409(13), 2674-2684. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.03.041>
- Höss S., Reiff N., Traunspurger W., Helder J. (2021). On the balance between practical relevance and standardization-Testing the effects of zinc and pyrene on native nematode communities in soil microcosms. *Science of the Total Environment*, 788, 147742. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147742>
- ISO 23611-4 (2007). Soil quality—sampling of soil invertebrates—part 4: sampling, extraction and identification of soil-inhabiting nematodes.
- Kibblewhite M.G., Ritz K., Swift M.J. (2008). Soil health in agricultural systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 685-701. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2178>
- Kondratow F., Chauvin C., Villenave C., Andrieu E., Brin A. (2019). Nematode communities after the reintroduction of silver fir in beech-dominated forests. *European Journal of Forest Research*, 138, 957-965. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01216-z>
- Le Guedard M., Bessoule J.-J., Cérémonie H., Faure A., Fayolle G., Nau J.-F., Villenave C. (2016) Applicabilité à l'étude des sites pollués du biomarqueur lipidique des végétaux et du bioindicateur nématofaune. *Rapport ADEME*: 181 pages.
- Li X., Liu T., Li H., Geisen S., Hu F., Liu M. (2022). Management effects on soil nematode abundance differ among functional groups and land-use types at a global scale. *Journal of Animal Ecology*, 91(9), 1770-1780. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13744>
- Liu T., Chen X., Hu F., Ran W., Shen Q., Li H., Whalen J.K. (2016). Carbon-rich organic fertilizers to increase soil biodiversity: Evidence from a meta-analysis of nematode communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 199-207. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.07.015>
- Liu X., Liang S., Tian Y., Wang X., Liang W., Zhang X. (2024). Effect of land use on soil nematode community composition and co-occurrence network relationship. *Journal of Integrative Agriculture*, 23(8), 2807-2819. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2023.11.019>
- Martin T., Sprunger C.D. (2021). A meta-analysis of nematode community composition across soil aggregates: Implications for soil carbon dynamics. *Applied Soil Ecology*, 168, 104143. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104143>
- Matson A., Fantappiè M., Campbell G.A., Miranda-Vélez J.F., Faber J.H., Gomes L.C., Hessel R., Lana M., Mocali S., Smith P., Robinson D.A., Bispo A., van Egmond F., Keesstra S., Saby N.P.A., Smreczak B., Froger C., Suleymanov A., Chenu C. (2024). Four approaches to setting soil health targets and thresholds in agricultural soils. *Journal of Environmental Management*, 371, 123141. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.123141>
- Müller C.A., de Mattos Pereira L., Lopes C., Cares J., dos Anjos Borges L.G., Giongo A., Graeff-Teixeira C., Morassutti A.L. (2019). Meiofaunal diversity in the Atlantic Forest soil: A quest for nematodes in a native reserve using eukaryotic metabarcoding analysis. *Forest Ecology and Management*, 453. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117591>
- Neher D.A. (2001). Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *Journal of nematology*, 33(4), 161.
- Nielsen U.N., Ayres E., Wall D.H., Li G., Bardgett R.D., Wu T., Garey J.R. (2014). Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties. *Global Ecology and*

- Biogeography, 23(9), 968-978. <https://doi.org/10.1111/geb.12177>
- Obriot F., Stauffer M., Goubard Y., Cheviron N., Peres, G., Eden M., Revallier A., Vieublé-Gonod L., Houot S. (2016). Multi-criteria indices to evaluate the effects of repeated organic amendment applications on soil and crop quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 165-178. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.004>
- Puissant J., Villenave C., Chauvin C., Plassard C., Blanchart E., Trap J. (2021). Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: A meta-analysis. *Soil Biol. Biochem.*, 108383. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108383>
- Potapov A.M. (2022). Multifunctionality of belowground food webs: resource, size and spatial energy channels. *Biological Reviews*, 97(4), 1691-1711. <https://doi.org/10.1111/brv.12857>
- Qing X., Wang Y., Lu X., Li H., Wang X., Li H., Xie X. (2022). NemaRec: A deep learning-based web application for nematode image identification and ecological indices calculation. *European Journal of Soil Biology*, 110, 103408. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2022.103408>
- Renčo M., Čerevková A., Hlava J. (2022). Life in a contaminated environment: How soil nematodes can indicate long-term heavy-metal pollution. *Journal of Nematology*, 54(1), 20220053. <https://doi.org/10.2478/jofnem-2022-0053>
- Salomé C., Coll P., Lardo E., Metay A., Villenave C., Marsden C., Blanchart E., Hinsinger P., Le Cadre E. (2016). The soil quality concept as a framework to assess management practices in vulnerable agroecosystems: A case study in Mediterranean vineyards. *Ecologic indicators*, 61, 456-465. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.09.047>
- Salomé C., Coll P., Lardo E., Villenave C., Blanchart E., Hinsinger P., Marsden C., Le Cadre E. (2014). Relevance of use-invariant soil properties to assess soil quality of vulnerable ecosystems: The case of Mediterranean vineyards. *Ecological Indicators*, 43, 83-93. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.02.016>
- Sánchez-Moreno S., Minoshima H., Ferris H., Jackson L.E. (2006). Linking soil properties and nematode community composition: effects of soil management on soil food webs. *Nematology*, 8(5), 703-715. <https://doi.org/10.1163/156854106778877857>
- Sauvadet M., Chauvat M., Cluzeau D., Maron P.A., Villenave C., Bertrand I. (2016) The dynamics of soil micro-food web structure and functions vary according to litter quality. *Soil Biology & Biochemistry* 95, 262-274. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.01.003>
- Schenk J., Kleinbölting N., Traunspurger W. (2020). Comparison of morphological, DNA barcoding, and metabarcoding characterizations of freshwater nematode communities. *Ecology and evolution*, 10(6), 2885-2899. <https://doi.org/10.1002/ece3.6104>
- Schratzberger M., Holterman M., van Oevelen D., Helder J. (2019). A worm's world: Ecological flexibility pays off for free-living nematodes in sediments and soils. *BioScience*, 69(11), 867-876. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz086>
- Siddiqui Z. A., Aziz S. (2024). Plant parasitic nematode-fungus interactions: Recent concepts and mechanisms. *Plant Physiology Reports*, 29(1), 37-50. <https://doi.org/10.1007/s40502-023-00762-4>
- Steel H., Ferris H. (2016). Soil nematode assemblages indicate the potential for biological regulation of pest species. *Acta Oecologica*, 73, 87-96. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.03.004>
- Sun F., Coulibaly S.F.M., Cheviron N., Mougin C., Hedde M., Maron P.-A., Recous S., Trap J., Villenave C., Chauvat M. (2023). The multi-year effect of different agroecological practices on soil nematodes and soil respiration. *Plant and Soil*, 490(1), 109-124. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06062-y>
- Thevenoux R., Van Linh L. E., Villessèche H., Buisson A., Beurton-Aimar M., Grenier E., Folcher L., Parisey N. (2021). Image based species identification of Globodera quarantine nematodes using computer vision and deep learning. *Computers and Electronics in Agriculture*, 186, 106058. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2021.106058>
- Topalović O., Hussain M., Heuer H. (2020). Plants and associated soil microbiota cooperatively suppress plant-parasitic nematodes. *Frontiers in microbiology*, 11, 313. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00313>
- Trap J., Bonkowski M., Plassard C., Villenave C., Blanchart E. (2016). Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant & Soil*, 398:1-24. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2671-6>
- 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., Mauro Da Cunha Castro J., Dam M., Djigal D., Escuer M., Griffiths B.S., Gutiérrez C., Hohberg K., Kalinkina D., Kardol P., Kergunteuil A., Korthals G., Krashevskaya V., Kudrin A.A., Li Q., Liang W., Magilton M., Marais M., Martin J.A.R., Matveeva E., Mayad E.H., Mulder C., Mullin P., Neilson R., Nguyen T.A.D., Nielsen U.N., Okada H., Rius J.E.P., Pan K., Peneva V., Pellissier L., Carlos Pereira Da Silva J., Pitteloud C., Powers T.O., Powers K., Quist C.W., Rasmann S., Moreno S.S., Scheu S., Setälä H., Sushchuk A., Tiunov A.V., Trap J., Van Der Putten W., Vestergård M., Villenave C., Waeyenberge L., Wall D.H., Wilschut R., Wright D.G., Yang J., Crowther T.W. (2019) Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature* 572, 194-198. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6>
- van den Hoogen J., Geisen S., Wall D.H., Wardle D.A., Traunspurger W., de Goede R.G.M., Adams B.J., Ahmad W., Ferris H., Bardgett R.D., Bonkowski M., Campos-Herrera R., Cares J.E., Caruso T., Caixeta L.D., Chen X.Y., Costa S.R., Creamer R., Da Cunha E Castro J.M., Dam M., Djigal D., Escuer M., Griffiths B.S., Gutiérrez C., Hohberg K., Kalinkina D., Kardol P., Kergunteuil A., Korthals G., Krashevskaya V., Kudrin A.A., Li Q., Liang W., Magilton M., Marais M., Martin J.A.R., Matveeva E., Mayad E.H., Mzough E., Mulder C., Mullin P., Neilson R., Nguyen T.A.D., Nielsen U.N., Okada H., Rius J.E.P., Pan K., Peneva V., Pellissier L., Da Silva J.C.P., Pitteloud C., Powers T.O., Powers K., Quist C.W., Rasmann S., Moreno S.S., Scheu S., Setälä H., Sushchuk A., Tiunov A.V., Trap J., Vestergård M., Villenave C., Waeyenberge L., Wilschut R.A., Wright D.G., Keith A.M., Yang J., Schmidt O., Bouharroud R., Ferji Z., van Der Putten W.H., Routh D., Crowther T.W. (2020) A global database of soil nematode abundance and functional group composition [Data paper]. *Scientific Data* 7, 8. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0437-3>
- Villenave C. (2012). Analyse de la nématofaune comme bioindicateur de l'état du sol. Rapport final du Projet Bioindicateur ADEME.
- Villenave C., Chauvin C., Santune C., Cérémonie H., Schneider A. (2018). L'effet des légumineuses sur le fonctionnement biologique du sol : une méta-analyse sur la nématofaune du sol. *Innovations Agronomiques*, 68, 47-60.
- Villenave C., Jimenez A., Guernion M., Pérès G., Cluzeau D., Mateille T., Tavoillot J. (2013). Nematodes for soil quality monitoring: results from the RMQS BioDiv programme. *Open Journal of Soil Science*, 3, 30-45. <https://doi.org/10.4236/ojss.2013.31005>
- Villenave C., Saj S., Attard E., Klumpp K., Le Roux X. (2011). Grassland management history affects the response of nematode community to changes in aboveground grazing regime. *Nematology*(13), 995-1008. <https://doi.org/10.1163/138855411X574558>
- Villenave C., Séré G., Schwartz C., Watteau F., Jimenez A., Cortet J. (2018). Rapid changes in soil nematodes in the first years after technosol construction for the remediation of an industrial wasteland. *Eurasian Soil Science*, 51, 1266-1273. <https://doi.org/10.1134/S1064229318100149>
- Wan B., Liu T., Gong X., Zhang Y., Li C., Chen X., Hu F., Griffiths B.S., Liu M. (2022). Energy flux across multitrophic levels drives ecosystem multifunctionality: Evidence from nematode food webs. *Soil Biology and Biochemistry*, 169, 108656. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108656>
- 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. *J nematol*, 25, 315-331.