

## **Impact de la diversité des communautés de nématodes phytoparasites sur la durabilité de systèmes de culture maraîchers visant spécifiquement le contrôle des nématodes à galles : de la pertinence d'une approche « diversité »**

Djian-Caporalino C.<sup>1</sup> et Mateille T.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> INRA, Université Côte d'Azur, CNRS, Institut Sophia Agrobiotech, 400 route des Chappes, F-06903 Sophia Antipolis Cedex.

<sup>2</sup> CBGP, IRD, CIRAD, INRA, Montpellier SupAgro, Univ. Montpellier, 755 Avenue du Campus Agropolis, F-34988 Montpellier-sur-Lez Cedex.

**Correspondance** : caroline.caporalino@inra.fr

### **Résumé**

La conception et l'évaluation expérimentale *in situ* de systèmes de culture prototypes (SCP) combinant des innovations techniques et variétales ont été mises en œuvre dans le cadre du projet INRA 'GEDUNEM' pour une gestion durable des nématodes à galles (NG) dans les systèmes maraîchers méditerranéens sous abris. Un SCP, alternant un engrais vert sorgho et des cultures partiellement résistantes (tomate et piment) en période estivale, a été testé sur deux sites différant par la diversité de leurs communautés de nématodes et leur richesse en matière organique (MO). Le SCP a permis une diminution significative des populations de NG dans les deux sites (70 et 99%). Cependant, son efficacité a été plus durable dans le site le plus riche en MO, où la nématofaune totale était la plus diversifiée et abondante, et où les nématodes non phytoparasites se sont multipliés tout au long de l'expérimentation. L'hypothèse est que la diversité des nématodes en communautés joue un rôle régulateur par compétition entre espèces phytoparasites et par contribution des espèces non-phytoparasites à la santé des sols. Ce SCP est actuellement répété dans le cadre du projet PEI 'GONem' où dix sites sont suivis sur quatre ans pour améliorer de nouveaux SCP et confirmer ces résultats.

**Mots-clés** : Communauté ; Compétition ; Engrais vert ; Expérimentation-système ; *Meloidogyne* spp. ; Pratiques culturales.

### **Abstract: Impact of the diversity of plant-parasitic nematode communities on the sustainability of vegetable cropping systems specifically targeting the control of root-knot nematodes: the relevance of a diversity approach**

Experimental field co-design and evaluation of prototype cropping systems (PCS) combining technical and varietal innovations were implemented within the framework of the INRA project 'GEDUNEM' for the sustainable management of root-knot nematodes (RKN) under Mediterranean sheltered vegetable systems. A PCS, alternating sorghum green manure and partially resistant crops (tomato and pepper) during the summer period, was tested at two sites differing in the diversity of their nematode communities and their richness in organic matter (OM). The PCS allowed a significant decrease in RKN populations in both sites (70 and 99%). However, its efficacy was more sustainable on the richest site in OM, where the global soil nematofauna was the most diversified and abundant, and where non-phytoparasitic nematodes multiplied throughout the experiment. The hypothesis is that the diversity of nematodes in communities plays a regulatory role by competition between phytoparasitic species and

through the contribution of non-phytoparasitic species to soil health. This PCS is currently being repeated within the framework of the PEI project 'GONem' where ten sites are monitored over four years to improve new PCS and confirm these results.

**Keywords:** Agronomical practices ; Community ; Green manure ; *Meloidogyne* spp. ; Species competition ; System experiment.

## Introduction

Les systèmes maraîchers méditerranéens sous abri s'appuient principalement sur des rotations culturales intensives et peu diversifiées qui les exposent spécialement aux bioagresseurs telluriques. Une enquête a souligné l'importance particulière des nématodes à galles (NG, *Meloidogyne* spp.), ravageurs d'importance mondiale (Jones et al., 2013), dans plus de 40% des exploitations conventionnelles et en agriculture biologique du Sud-Est de la France (Djian-Caporalino, 2012) et l'inquiétude accrue des producteurs vis-à-vis d'espèces de quarantaine qui les obligeraient à une jachère noire des parcelles touchées (Villeneuve et al., 2013). De plus, suite à l'évolution de la législation européenne en matière d'homologation et d'usage des pesticides, de nouveaux modes de production moins dépendants des nématicides doivent être recherchés et développés à large échelle, en s'appuyant sur les principes de la protection intégrée et en introduisant des méthodes de lutte alternatives. Ces méthodes, qu'elles soient physiques, biologiques, génétiques, ou culturales sont supposées mieux préserver les fonctions du sol impliquées dans la santé et la production végétale (Doran et Zeiss, 2000) et être plus exclusives vis-à-vis des NG, tout en préservant les nématodes libres (Timper, 2014). Or, prises individuellement, ces méthodes de lutte ont toutes montré leurs limites (Collange et al., 2011). Notre démarche soutenue par le projet INRA SMaCH 'GEDUNEM' a consisté dans un premier temps à concevoir des systèmes de culture prototypes (SCP) innovants combinant résistances génétiques et pratiques culturales (solarisation, engrais vert nématicide ou plante-piège en interculture) pour réduire les populations de NG dans le sol et augmenter la durabilité des résistances variétales à ces bioagresseurs (Djian-Caporalino et al., 2015). Dans un second temps, il s'agissait de les évaluer via l'expérimentation pluriannuelle et multi-site chez des agriculteurs candidats, d'étudier leur impact sur les communautés de nématodes rencontrées, et d'enquêter sur l'acceptabilité des nouveaux SCP par les agriculteurs. Les premiers résultats sont décrits par Navarrete et al. (2014), Goillon et al. (2017), Djian-Caporalino et al. a (sous presse) et b (soumis), et Mateille et al. (soumis). Les SCP les plus efficaces contre les NG semblent être ceux où la nématofaune globale du sol (parasites de plantes et non phytoparasites) était la plus diversifiée et abondante. Un exemple est décrit dans cette note brève.

## 1. Matériels et méthodes

Les SCP suivis dans le cadre du projet 'GEDUNEM' reposaient sur des cultures de tomate et piment portant des gènes de résistance aux NG. Les tomates résistantes-*Mi-1* étaient des variétés commerciales portant le gène de résistance *Mi-1* qui contrôle les principales espèces de *Meloidogyne* de la zone méditerranéenne (*M. incognita*, *M. arenaria*, *M. javanica*). Faute de disposer de variétés homologuées de piment avec des gènes de résistance aux NG, des piments (*Capsicum annuum*) résistants *Me3-DLL*, développés à l'INRA GAFL, ont été utilisés comme porte-greffes de variétés commerciales. Ces porte-greffes étaient issus d'un rétrocroisement de la lignée HD149 (portant le gène majeur *Me3* à large spectre qui contrôle les 3 espèces de NG) par la variété Doux Long des Landes (DLL, très sensible aux mêmes espèces de *Meloidogyne*). Ces 2 gènes peuvent être contournés par des populations virulentes de *Meloidogyne* (Castagnone-Sereno, 2002 ; Barbary et al, 2014), ce qui permettait de vérifier jusqu'à quel point les prototypes de SCP les protégeaient.

Un SCP, alternant en période estivale ces cultures partiellement résistantes et un engrais vert sorgho, a été testé sur 2 sites différant par la diversité de leurs communautés de nématodes et leur richesse en matière organique (MO). Le sorgho était un Sudan grass variété 'Piper' classiquement utilisé par les maraîchers, semé à 50 kg.ha<sup>-1</sup>, broyé et enfoui dans le sol un mois après semis. Le site de Lambesc (13) était sur une parcelle de 680 m<sup>2</sup> naturellement infestée par *M. incognita* (98%) et *M. arenaria* (2%) et le site de Six-Fours (83) était sur une parcelle de 250 m<sup>2</sup> naturellement infestée par *M. arenaria*. Les caractéristiques du sol sont données dans le Tableau 1.

**Tableau 1** : Caractéristiques des sols des 2 sites sur lesquels a été testée l'alternance d'un engrais vert sorgho et de Solanaceae partiellement résistantes aux NG.

Site	Composition texturale	pH	C/N	MO
Lambesc	37% sable, 11% argile, 22% limon	8,4	10,2	3,5%
Six-Fours	44% sable, 20% argile, 22% limon	pH=8,1	10,5	1,8%

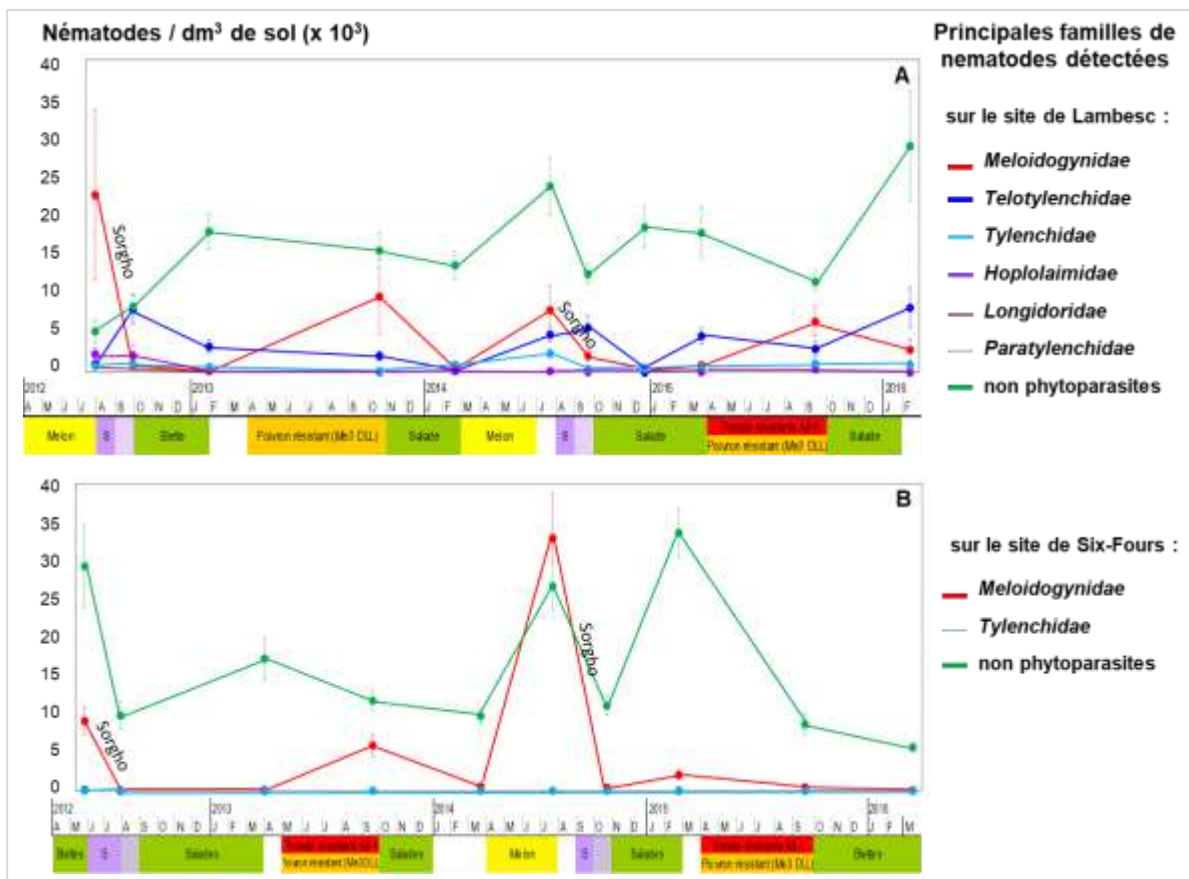
Des analyses nématologiques concernant les nématodes phytoparasites (NPP) et les espèces non phytoparasites (NNP), indicateurs de la santé des sols (Yeates et al., 1994), ont été réalisées après chaque culture dans chaque parcelle en 8 points fixes. Les nématodes ont été extraits de 200 ml de sol tamisé, par élutriation de Seinhorst (1962) (adaptée de ISO\_23611-4), puis identifiés et énumérés (nombre de nématodes/dm<sup>3</sup> de sol), à l'échelle de la famille et du genre pour les NPP, et sans caractérisation taxonomique pour les NNP. Ces notations permettaient d'évaluer les effets des SDC sur l'évolution spatio-temporelle des patrons de communautés et sur la santé des sols (espèces non parasites).

## 2. Résultats

Sur le site de Lambesc, le sorgho 'Piper' a diminué de plus de 70% l'abondance des NG dans le sol en 2012 et 2014 (Figure 1A). Par la suite, ces populations sont restées faibles, en dessous du taux initial, après les cultures d'hiver très sensibles (blette ou laitue). Les cultures de piment ou tomate à résistance contournable ont été protégées par cette réduction des NG (aucun contournement de résistance par d'éventuelles populations virulentes n'a été constaté). Les cultures d'été (melon sensible ou Solanaceae partiellement résistantes) ont légèrement remultiplié les NG. Néanmoins, au cours des quatre années d'expérimentation, l'alternance d'engrais vert sorgho et de cultures partiellement résistantes a permis une diminution de la population de NG de 87% par rapport au niveau initial. Sur ce site, une grande diversité des communautés de nématodes a été observée. Les NPP détectés étaient : Meloidogynidae (*Meloidogyne arenaria*, *M. incognita*), Telotylenchidae (*Histotylenchus* sp., *Merlinius microdorus*, *Tylenchorhynchus clarus*), Hoplolaimidae (*Helicotylenchus canadensis*), Tylenchidae (*Basiria tumida*, *Boleodorus thylactus*, *Filenchus hamatus*, *F. misellus*, *Ottolenchus facultativus*, *Psilenchus aestuarius*, *P. hilarulus*), Criconematidae (*Mesocriconema* spp.), Paratylenchidae (*Paratylenchus nanus*), Pratylenchidae (*Pratylenchus thornei*), Longidoridae (*Xiphinema pachtaicum*), et Anguinidae (*Ditylenchus acutus*, *Nothotylenchus acutus*, *N. thornei*). Les 4 premières familles citées étaient les plus abondantes (> 1%). Les Telotylenchidae se sont multipliés sur sorgho puis la population s'est maintenue quelle que soit la culture mise en place. Les populations des autres NPP se sont maintenues à des niveaux faibles et n'ont pas été impactées par la rotation engrais vert – Solanaceae résistantes. Les populations de NNP se sont multipliées tout au long de l'expérimentation et étaient 5,5 fois plus importantes en fin d'essai.

Sur le site de Six-Fours, les NG (*Meloidogyne arenaria*) étaient largement prédominants sur les autres NPP (95% de la nématofaune phytoparasite), mais deux fois moins abondants que sur le site de

Lambesc. Le sorgho 'Piper' a permis une réduction de plus de 99% des NG (Figure 1B). Les cultures d'été de tomate ou piment à résistance contournable étaient protégées par cette réduction du taux d'infestation du sol. Les cultures d'hiver (salade) étaient également très peu attaquées. Cependant, la culture sensible (melon) a remultiplié rapidement les NG dans le sol. Le SCP n'a eu aucune influence sur les autres espèces phytoparasites qui étaient rares et très peu abondantes : Tylenchidae (*Basiria tumida*, *Filenchus hamatus*, *Psilenchus hilarulus*), Hoplolaimidae (*Helicotylenchus canadensis*, *Rotylenchus* sp.), Criconematidae (*Mesocriconema* spp.), Pratylenchidae (*Pratylenchus thornei*), Telotylenchidae (*Merlinius* sp. et *Tylenchorhynchus clarus*) et Paratylenchidae (*Paratylenchus nanus*). Le sorgho a significativement diminué les populations de NNP, qui n'ont ensuite augmenté qu'au cours des cultures de melon et salades, leur abondance fluctuant avec la même ampleur que celle des *Meloidogyne*.



**Figure 1 :** Effet du SCP alternant en période estivale un engrais vert sorgho et des cultures partiellement résistantes sur la cinétique des populations de *Meloidogyne* et la nématofaune globale du sol de 2 sites expérimentaux (A : Lambesc et B : Six-Fours): moyennes de 8 répétitions  $\pm$  erreur standard. S = sorgho 'Piper' ; piment résistant (Me3 DLL) = différentes variétés de piments greffés sur un porte-greffe piment résistant portant le gène *Me3* dans le fond génétique sensible Doux Long des Landes ; tomates résistantes Mi = différentes variétés commerciales de tomates portant le gène *Mi-1* non actif au-delà de 30°C.

### 3. Discussion

Le site sur lequel le SDC a le mieux régulé les NG durant les 4 années d'expérimentation semble être celui où la nématofaune était la plus diversifiée et abondante. Sur ce site de Lambesc où la communauté de nématodes, phytoparasite et non phytoparasite, était très riche et le taux de MO élevé, on a observé que les NG n'ont plus jamais atteint leur niveau initial, même après une culture très

sensible de melon. Parmi les familles phytoparasites, seuls les Telotylenchidae se sont multipliés suite aux sorghos puis la population s'est réduite quelle que soit la culture mise en place, ce qui pourrait être dû à un effet de compétition comme suggéré par Ferris et al. (2001) et Nahar et al. (2006) montrant également l'influence très importante des caractéristiques biologiques du sol sur l'évolution des populations de nématodes et la variété de leurs ennemis naturels. Les populations de nématodes non phytoparasites se sont également multipliées tout au long de l'expérimentation, sans aucun effet négatif des engrais verts ou des cultures d'été résistantes. Comme ce sont des indicateurs de santé des sols (Yeates et al., 1994 ; Neher et al., 1995 ; Briar et al., 2007), leur augmentation est donc très encourageante. Sur le site de Six-Fours où les NG prédominaient largement et où le taux de MO était moitié moindre, malgré une très bonne efficacité du sorgho en engrais vert, les NG augmentaient fortement et très rapidement dès la culture de melon sensible, sans doute parce que les autres espèces phytoparasites étant rares, elles n'ont pu jouer un rôle régulateur contrairement à ce qui avait été observé sur le site de Lambesc, et les NNP n'ont pas réussi à se multiplier.

De plus, en modélisant la courbe de régression entre les populations de NG et les Telotylenchidae tout au long de l'expérience, il a été observé, à quelques exceptions près, que chaque fois que les populations de NG diminuaient, les populations de Telotylenchidae augmentaient et inversement (Mateille et al., soumis). En outre, il y avait une augmentation constante des Telotylenchidae au détriment des Meloidogynidae, probablement due au contrôle à long terme des Meloidogynidae, ce qui correspondrait à un modèle hiérarchique (Daly et al., 2015). De même, les populations de Paratylenchidae n'ont pas été capables de se développer lorsque les Meloidogynidae étaient présents, ce qui pourraient s'expliquer par le fait que l'intensité de la compétition interspécifique est directement liée au niveau de chevauchement des niches écologiques des espèces (Pianka, 1978), les juvéniles de ces nématodes occupant temporairement la même niche au niveau du parenchyme cortical. Ces observations rejoignent celles de Begon (2006) montrant la concurrence dans les communautés de nématodes phytoparasites. Néanmoins, davantage de recherches devraient être menées pour (i) observer les éventuels effets cumulatifs pluriannuels de ces combinaisons de pratiques avant de conclure sur leur efficacité, (ii) comprendre comment la compétition existe entre les espèces de nématodes phytoparasites et contribue à leur cinétique ascendante ou descendante, et (iii) prédire comment la modification des pratiques culturales régulerait par compétition la diversité de ces nématodes (Groselj et al., 2015). Les SCP sont actuellement répétés dans le cadre d'un projet des groupes opérationnels des PEI (Partenariat Européen d'Innovation) 'GONem : Groupe Opérationnel sur la gestion des NEMatodes à Galles en maraîchage en PACA', soutenu par la région PACA et l'Europe, où dix sites sont suivis sur quatre ans pour améliorer de nouveaux SCP et confirmer ces résultats.

D'un point de vue agronomique, ces interactions compétitives posent la question du risque lié à une communauté de nématodes phytoparasites résiduelle, une fois qu'une espèce cible telle que les NG est contrôlée (Ferris et al., 2004 ; De Araujo Filho et al., 2016). Même s'il a été démontré que certaines stratégies culturales contrôlent les populations de NG, on sait que les Telotylenchidae par exemple sont pathogènes pour les légumes (Khan et al., 1986). Dans cet essai, le remplacement des NG par les nématodes Telotylenchidae soulèvent des questions quant à la réduction durable de la pathogénicité globale de la communauté des nématodes phytoparasites. Il est donc nécessaire de reconsidérer les stratégies à long terme de sols suppressifs telles que la gestion de la diversité des communautés de nématodes, plutôt que de se concentrer sur le contrôle d'une espèce ciblée. Les données sur les effets ou contre-effets possibles des prototypes sur d'autres bioagresseurs n'ont pas encore été traitées, mais elles semblent très importantes à prendre en compte en protection des cultures. Il est en effet impossible de raisonner des moyens de protection des plantes sans prendre en considération le sol dans lequel se développent les racines et qui héberge un ensemble d'agents pathogènes. Cela nécessite une approche plus holistique associant plusieurs disciplines scientifiques telles que l'écologie du sol, la nématologie, l'amélioration des plantes et l'agronomie.

## Références bibliographiques

- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L., 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, London.
- Briar S.S., Grewal P.S., Somasekhar N., Stinner D., Miller S.A., 2007. Soil nematode community, organic matter, microbial biomass and nitrogen dynamics in field plots transitioning from conventional to organic management. *Applied Soil Ecology* 37, 256-266.
- Collange B., Navarrete M., Peyre G., Mateille T., Tchamitchian M., 2011. Root -knot nematode (*Meloidogyne*) management in vegetable crop production: The challenge of an agronomic system analysis. *Crop Protection* 30 (10), 1251-1262.
- Daly A.J., Baetens J.M., De Baets B., 2015. The impact of initial evenness on biodiversity maintenance for a four-species in silico bacterial community. *Journal of Theoretical Biology* 387, 189-205.
- De Araujo Filho J.V., Machado A.C.Z., Dallagnol L.J., Camargo L.E.A., 2016. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) parasitizing resistant tobacco cultivars in southern Brazil. *Plant Disease* 100, 1222-1231.
- Djian-Caporalino C., Navarrete M., Fazari A., Marteu N., Dufils A., Tchamitchian M., Lefèvre A., Pares L., Mateille T., Tavoillot J., Palloix A., Sage-Palloix A.M., Védie H., Goillon C., Castagnone-Sereno P. (a). Conception et évaluation de systèmes de culture maraîchers méditerranéens innovants pour gérer les nématodes à galles. *BASE* (sous presse)
- Djian-Caporalino C., 2012. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.), a growing problem in French vegetable crops. *EPPO Bulletin* 42 (1): 127-137.
- Djian-Caporalino C., Fazari A., Marteu N., Navarrete M., Dufils A., Tchamitchian M., Furnion C., Lefèvre A., Pares L., Mateille T., Tavoillot J., Palloix A., Sage-Palloix A-M., Védie H., Goillon C., Forest I., Castagnone-Sereno P., 2015. Le projet GEDUNEM : Innovations techniques et variétales pour une gestion durable et intégrée des nématodes à galles dans les systèmes maraîchers sous abris. CR de l'AFPP, 5<sup>ème</sup> conférence Internationale sur les méthodes alternatives de protection des plantes. Lille 11-13/03/2015.
- Djian-Caporalino C., Mateille T., Tavoillot J., Martiny B., Marteu N., Fazari A., Bautheac P., Raptopoulo A., Van Duong L., Goillon C., Castagnone-Sereno P. (b). Evaluation of forage sorghum green manure to enhance plant protection against root-knot nematodes in vegetable cropping systems. Submit to *Crop Protection*.
- Doran J.W., Zeiss M.R., 2000. Soil health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. *Applied Soil Ecology* 15, 3-11.
- Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M., 2001. A framework for soil food web diagnostics: Extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology* 18, 13-29.
- Ferris H., McKenry M.V., Jaffee B.A., Anderson C.E., Juurma A., 2004. Population characteristics and dosage trajectory analysis for *Mesocriconema xenoplax* in California Prunus orchards. *Journal of Nematology* 36, 505-516.
- Goillon C., Mateille T., Tavoillot J., Marteu N., Fazari A., Djian-Caporalino C., 2016. Utiliser le sorgho pour lutter contre les nématodes à galles. *Phytoma La défense des végétaux*, n° 698, Novembre 2016, 39-44.
- Groselj D., Jenko F., Frey E., 2015. How turbulence regulates biodiversity in systems with cyclic competition. *Physical Review E* 91, no033009.
- Jones J.T., Haegeman A., Danchin E.G.J., Gaur H.S., Helder J., Jones M.G.K., Kikuchi T., Manzanilla-López R., Palomares-Rius J.E., Wesemael W.M.L., Perry R.N., 2013. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathol* 14, 946-961.
- Khan R. M., Khan A.M., Khan M.W., 1986. Interaction between *Meloidogyne incognita*, *Rotylenchulus reniformis* and *Tylenchorhynchus brassicae* on tomato. *Revue de Nématologie* 9, 245–250.
- Mateille T., Tavoillot J., Goillon C., Parès L., Lefèvre A., Védie H., Navarrete M., Palloix A., Sage-Palloix A.M., Castagnone-Sereno P., Fazari A., Marteu N., Djian-Caporalino C. Interspecific competition in plant-parasitic nematode communities may question the sustainability of control strategies in complex cropping systems. Submit to *Pest Management Science*.

Nahar M.S., Grewal P.S., Miller S.A., Stinner D., Stinner B.R., Kleinhenz M.D., Wszelaki A., & Doohan D., 2006. Differential effects of raw and composted manure on nematode community, and its indicative value for soil microbial, physical and chemical properties. *Applied Soil Ecology* 34, 140-151.

Navarrete M., Djian-Caporalino C., Mateille T., Palloix A., Sage-Palloix A.M., Lefèvre A., Fazari A., Marteu N., Tavoillot J., Dufils A., Furnion C., Pares L., Forest I., 2016. A resistant pepper used as a trap cover crop in vegetable production strongly decreases root-knot nematode infestation in soil. *Agronomy and Sustainable Development*, 36:68, Online. DOI 10.1007/s13593-016-0401-y

Neher D.A.S.L., Peck J.O., Campbell C.L.R., 1995. Measures of nematode community structure and source of variability among and within fields. *Plant and Soil* 170, 167-181.

Pianka E.R., 1978. *Evolutionary ecology*. Harper and Row, New York.

Timper P., 2014. Conserving and enhancing biological control of nematodes. *Journal of Nematology* 46, 75-89.

Villeneuve F., Djian-Caporalino C., Szilvasi S., 2013. Les nématodes et les cultures légumières. *Biologie et contexte réglementaire (1ère partie)*. Infos CTIFL 289, 41-50.

Yeates G.W., 1987. How plants affect nematodes. *Adv Ecol Res* 17, 61-113.

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



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

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