Rapport de stage

Caractérisation et modélisation de stratégies de gestion durable des populations de nématodes à galles *Meloidogyne incognita*

Florence Ghestem – M1 Ingénieur Agronome

Septembre 2020 à Janvier 2021

Enseignant tuteur : Frédéric Hamelin

Maître de stage : Ludovic Mailleret

Entreprise d'accueil : Inrae Sophia Antipolis, 400 route des Chappes 06510 BIOT

Établissement : Institut Agro, Centre de Rennes, 65 Rue de Saint-Brieuc, 35000 Rennes

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué au succès de mon stage et qui m'ont aidée lors de la rédaction de ce rapport.

Je voudrais dans un premier temps remercier mon maître de stage, Ludovic Mailleret, pour sa patience, sa disponibilité et surtout ses judicieux conseils, qui ont contribué à alimenter ma réflexion.

Je remercie également Vincent Calcagno, Suzanne Touzeau et Caroline Djian-Caporalino pour m'avoir guidée tout au long de mon stage, jusqu'à la relecture de mon mémoire. Leurs conseils m'ont été très précieux.

Ensuite, je tiens à remercier mon enseignant tuteur, Frédéric Hamelin, enseignant chercheur à l'Institut Agro. Pour avoir veillé au bon déroulement de mon stage.

Je tiens également à témoigner toute ma reconnaissance aux personnes suivantes, pour leur aide dans la réalisation de ce mémoire :

Nathalie Marteu et Japhet Dossou, pour m'avoir accompagnée lors de mes expérimentations dans la bonne humeur.

Je remercie également Mélina, pour son soutien constant et ses encouragements, mais aussi pour m'avoir acceptée comme collègue de bureau.

Enfin, je remercie tout les membres de l'équipe M2P2 pour leur chaleureux accueil et leur bienveillance.

Table des matières

Introduction 1
Synthèse bibliographique 3
I. Le nématode à galles : *Meloidogyne incognita* 3
II. Potentiels et limites des moyens de lutte contre le nématode à galles 4
III. La modélisation en épidémiologie 8
Matériel et méthode 10
I. Modèle étudié 10
II. Protocole expérimental 14
Résultats et interprétations 16
I. Aspect modélisation 16
II. Aspect expérimental 18
Discussion 20
I. Outils de modélisation 20
II. Résultats expérimentaux 21
Conclusion et perspectives 22
Annexes 28
Résumé 32
Abstract 32

Introduction

La croissance démographique entrainera une augmentation de la consommation de produits alimentaires d'au moins 50 % en 2050 (Tilman *et al.*, 2011). L'un des principaux défis pour assurer cet approvisionnement consiste à gérer la pression croissante des ravageurs des cultures. Avec la tendance à la réduction et à l'interdiction de l'utilisation de certains produits phytopharmaceutiques dans l'agriculture, il devient nécessaire de développer des solutions de gestion durable des ravageurs des cultures pour conserver un certain niveau de rendement.

Ainsi, mon stage s'inscrit dans le cadre du projet Ecophyto Interlude (INnovations TErritoriales pour la Réduction des produits phytopharmaceutiques en production LégUmière DurablE, 2020-2023) dont l'objectif principal est de favoriser les réorganisations des acteurs des filières agricoles pour permettre l'adoption de leviers agroécologiques dans le cadre de la protection des cultures. Le projet repose sur la conception et l'évaluation d'innovations territoriales, dans une démarche de dialogue avec les acteurs des filières (agriculteurs, conseillers agricoles, metteurs en marché…). L'un des cas d'étude de ce projet concerne la gestion agroécologique des sols en Provence, une problématique dans laquelle la question des nématodes phytoparasites est centrale (Djian-Caporalino, 2012).

Le nématode à galles (*Meloidogyne spp*., Kofold & White) est un phytopathogène présent dans le monde entier. Ce pathogène tellurique cible les racines de milliers d'espèces de plantes hôtes, il est donc particulièrement nuisible pour les cultures (Trudgill and Blok, 2001). De plus, le nématode à galles est l'un des ravageurs causant le plus de dommages sur le plan économique. En effet, son impact a été estimé à plus de 157 milliards de dollars de pertes de récoltes chaque année dans le monde (Abad *et al.*, 2008). Cette problématique est aussi très présente sur notre territoire. Une étude de Djian-Caporalino (2012) a montré que plus de 40% des exploitations maraîchères du sud-est de la France sont touchées par les nématodes à galles, parfois avec des conséquences financières insurmontables. Cette problématique est d'autant plus conséquente que les populations de nématodes à galles sont difficiles à contrôler une fois établies. En effet, les nématicides ont un impact néfaste sur l'environnement et la santé humaine, leur utilisation subit donc des restrictions de plus en plus drastiques. Ainsi, la lutte contre les nématodes à galles repose aujourd'hui sur une combinaison de solutions plus respectueuses de l'environnement.

La principale solution de lutte consiste en l'utilisation de variétés porteuses de gènes de résistance (Djian-Caporalino, 2014). La résistance qualitative repose sur la reconnaissance des agents pathogènes par la plante grâce à des gènes de résistance entraînant l'impossibilité pour un pathogène avirulent d'infecter une plante résistante (Lefebvre *et al.*, 2020). Cependant, les agriculteurs utilisent souvent les mêmes gènes de résistance sur plusieurs années et à grande échelle. Une telle utilisation intensive des gènes de résistance génère de fortes pressions de sélection sur les populations de pathogènes avirulents. Le gène d'avirulence peut être perdu par mutation et entraîner l'émergence et l'établissement de populations virulentes, à même d'infecter les plantes résistantes comme s'il s'agissait de plantes sensibles. Ce phénomène représente un contournement de résistance.

Plusieurs approches visant à conserver l'efficacité des gènes de résistance dans la lutte contre les phytopathogènes ont été proposées (Fabre *et al.*, 2012, 2015, Lof *et al*., 2017, Lefebvre *et al.*, 2020). Ces stratégies se basent sur le fait que la virulence d'un pathogène est souvent associée à un coût de fitness : les pathogènes virulents sélectionnés dans les cultures résistantes sont alors contre-

sélectionnés dans les cultures sensibles, où les pathogènes avirulents se développent plus rapidement (Castagnone-Sereno *et al.*, 2007).

Alterner les cultures résistantes et sensibles dans le temps ou l'espace permet alors de limiter le contournement et préserver l'efficacité de la résistance. Or, les nématodes à galles ont une faible mobilité dans le sol. C'est pourquoi, les rotations culturales entre variétés sensibles et résistantes sont une des solutions des plus efficace dans la gestion durable des populations de nématodes à galles (Rimbaud *et al.*, 2018 ; Nilusmas *et al.*, 2020).

Par ailleurs, plusieurs études ont relevé l'importance de l'apport d'un amendement organique dans le contrôle des populations de nématodes (Castillo, 1985 ; Ahktar and Malik, 2000 ; McSorley, 2011). Cette question a aussi été soulevée de nombreuses fois de la part des agriculteurs et des conseillers agricoles dans le cadre du projet Ecophyto Interlude. Ce sont alors sur ces deux méthodes de lutte que se focalise ce travail.

Les expérimentations *in situ* pour tester ces stratégies de lutte sont difficiles à mettre en place. En effet, ces expérimentations représentent un coût sur de larges surfaces et de nombreuses saisons. C'est pourquoi, les approches de modélisation constituent une alternative efficace afin d'étudier l'impact de ces stratégies sur les dynamiques de populations de nématodes à galles (Brown and Tellier, 2015).

La mission principale de mon stage est la création d'outils permettant de faciliter le dialogue entre les différents acteurs concernés. Ce qui rendrait ainsi accessibles à des non spécialistes des outils de modélisation, récents et en cours construction, dédiés à l'étude des moyens agro-écologiques de lutte contre les nématodes à galles.

La base de ce travail repose sur le modèle de Nilusmas *et al.* (2020). Ce modèle permet d'identifier les stratégies de rotations des cultures optimales entre les variétés sensibles et les variétés résistantes pour lutter contre les nématodes à galles et ainsi maximiser le rendement des cultures. Ce modèle épidémiologique décrit la dynamique de nématodes à galles avirulents et virulents sur des systèmes racinaires de plantes sensibles ou résistantes sur plusieurs saisons de culture.

Ce travail répond à quatre objectifs. Premièrement, à l'aide du modèle de Nilusmas *et al.* (2020), les stratégies optimales de rotation des cultures sont évaluées en fonction de variables correspondant aux réalités du terrain, comme la viabilité économique au niveau de l'exploitation. Deuxièmement, ce modèle est adapté à la question de l'effet de l'apport de matière organique végétale ou animale comme amendement en vue de réduire l'impact des nématodes sur les cultures, une problématique importante identifiée dans le cadre des premiers échanges entre les acteurs de la filière et les chercheurs impliqués dans le projet Interlude. Troisièmement, ces questions scientifiques s'inscrivent dans le cadre général du stage via le développement d'un outil permettant de manipuler simplement les modèles par l'intermédiaire d'une interface web conviviale (développement d'une application R Shiny). Enfin, le quatrième objectif est de compléter le manque de connaissance sur la dynamique de la population de nématode en automne – hiver. En effet, le modèle de Nilusmas *et al.* (2020) décrit avec précision la dynamique d'interactions entre plantes et nématodes lors d'une saison de culture principales (la tomate en saison estivale) mais les aspects inter-saisonniers restent à compléter. Ainsi, une démarche expérimentale permettant d'évaluer l'impact de la culture d'hiver sur le potentiel inoculum primaire de nématodes à la saison suivante est mise en place. Ces données permettront de compléter le modèle sur la zone d'ombre que représente l'inter-saison dans une perspective dépassant le cadre du stage.

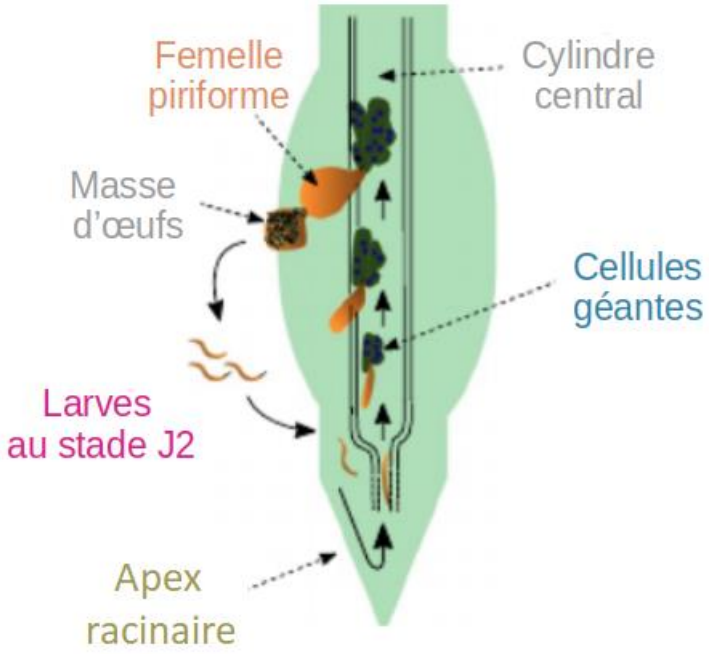


Figure 1 | Schéma du cycle de vie du nématode à galles (Nilusmas et al. 2020)

Synthèse bibliographique

I. Le nématode à galles : *Meloidogyne incognita*

1. Biologie et cycle de vie

Tous les nématodes phytoparasites sont des bioagresseurs telluriques, parasites obligatoires (i.e endophytes). Ces vers sont transparents et microscopiques, ils mesurent entre 300 à 1500 µm de longueur et 15 à 35 µm de diamètre (Bélair, 2005). Les nématodes à galles se nourrissent exclusivement du cytoplasme des cellules végétales vivantes, ce qui provoque l'apparition de galles au niveau des tissus conducteurs de la plante induisant le dépérissement de la plante entière. Avec l'interdiction de l'usage des nématicides chimiques, le genre *Meloidogyne* (ou nématodes à galles) cause de plus en plus de dégâts en Europe. En effet, sur les 90 espèces du genre *Meloidogyne* décrites à ce jour, 23 sont présentes en Europe (Wesemael *et al.*, 2011). Les espèces que l'on retrouve le plus communément dans le sud de la France sont *M. hapla* et *M. incognita* (Djian-Caporalino, 2012).

Le cycle de vie des nématodes à galles est en deux étapes, représentées sur la Figure 1. La première étape se déroule de la ponte au stade de larve libre dans le sol. Elle prend fin lorsque le nématode atteint la racine et débute l'infection. La seconde étape se déroule au sein de la plante. Tout d'abord, la larve se déplace entre les cellules du bout de la racine jusqu'à atteindre le cylindre central. Ensuite, la larve va former un site d'alimentation permanent à l'aide de sécrétions salivaires. Ce processus donne naissance à de grandes cellules hypertrophiées et multinucléées, appelées cellules géantes. Les cellules végétales autour de ce site d'alimentation se divisent et gonflent, entraînant la formation de galles ou nodosités. Le nématode ingère le cytoplasme des cellules géantes grâce à son stylet. Après trois mues, le nématode se transforme en femelle mature. La reproduction de cette espèce est parthénogénétique. Ainsi, les femelles continuent de s'alimenter à partir des cellules géantes pendant plusieurs semaines et pondent à l'extérieur de la racine. Enfin, la femelle meurt et les cellules géantes dégénèrent (Williamson and Gleason, 2003). Un cycle de développement pour l'espèce *Meloidogyne incognita* est complété au bout de 400 °C.jour (Ploeg and Maris, 1999).

2. Impacts agronomiques et économiques du nématode à galles

Les nématodes à galles causent d'important dégâts sur les cultures. En effet, lors de forts épisodes infectieux, les galles peuvent envahir la totalité du chevelu racinaire, empêchant l'absorption d'eau et de nutriments par la plante. La réduction des capacités d'absorption de la biomasse racinaire peut induire une diminution de la croissance aérienne (Djian-Caporalino, 2018). Les dégâts peuvent être tels qu'ils peuvent rendre les produits non commercialisables.

Ainsi, les nématodes à galles ont une incidence économique mondiale très importante car ils ont une gamme d'hôtes particulièrement étendue, allant des grandes cultures aux cultures maraîchères, fruitières et florales (Trudgill and Blok, 2001). Les dommages causés par ces nématodes sont estimés à 157 milliards de dollars par an (Abad *et al.*, 2008). Ces dégâts restent cependant difficiles à chiffrer. En effet, ce pathogène induit souvent un parasitisme secondaire, c'est à dire l'entrée d'agents pathogènes d'espèces différentes au sein de la plante hôte à cause des lésions qu'il lui inflige (Cetintas and Yarba, 2010).

Une étude de Djian-Caporalino (2012) a montré que plus de 40% des exploitations maraîchères du sud-est de la France sont touchées par les nématodes à galles, parfois avec des conséquences financières importantes. Jusque dernièrement, l'utilisation systématique des nématicides chimiques

permettait de contrôler l'impact des nématodes sur les cultures. Toutefois, leur utilisation est limitée depuis la révision des substances actives dans le cadre de l'Annexe 1 du règlement européen n°1107/2009 du 21/10/09 (concernant la mise en marché des produits phytopharmaceutiques avec effet au 14 juin 2011). De plus, les quelques produits encore autorisés sont soumis depuis 2008 à une taxe phytosanitaire pour « produits polluants » de l'Agence de l'eau (Djian-Caporalino, 2018). Ces restrictions poussent donc à effectuer des recherches sur les méthodes de lutte intégrées.

II. Potentiels et limites des moyens de lutte contre le nématode à galles

1. Les moyens de lutte

Même si la lutte chimique n'est plus autorisée, il existe plusieurs moyens de limiter l'impact des nématodes à galles.

Tout d'abord, les premières mesures pouvant être envisagées sont les mesures prophylactiques. Ces mesures ont deux objectifs : prévenir la venue des nématodes sur les parcelles saines et réduire l'inoculum primaire. Les nématodes ne peuvent se déplacer sur de longues distances par eux-mêmes. De ce fait, le contrôle du matériel utilisé d'une parcelle à l'autre ainsi que des techniques d'irrigation de précision permettent déjà d'éviter la dissémination du pathogène d'une parcelle infectée vers une parcelle saine (Djian-Caporalino, 2018).

De plus, la culture de plantes sensibles serait à favoriser aux périodes où les températures sont les plus froides mais tolérables pour la culture. En effet, les basses températures augmentent la durée du cycle de reproduction, ce qui réduit la taille de la population par rapport aux périodes plus chaudes. Cependant, le changement climatique risque de mettre en péril cette technique car les nématodes seront peut-être capables de se reproduire même en hiver en zone tempérée (Collange *et al.*, 2011).

Ensuite, des méthodes de lutte physique comme la solarisation ou la désinfection à la vapeur peuvent être mises en place. Toutefois, ces méthodes sont potentiellement coûteuses et n'ont un impact que sur les couches superficielles du sol (Djian-Caporalino, 2018).

Des recherches ont aussi été menées au niveau des méthodes de lutte biologique. Mais les produits de biocontrôle ont une efficacité très variable et sont encore en phase de test (Djian-Caporalino, 2018 ; Collange *et al.*, 2011).

En outre, certaines espèces de plantes peuvent permettre de protéger les cultures sensibles en les incluant dans des rotations et en culture associées ou en interculture pour réduire l'inoculum primaire à la saison suivante. Ces plantes peuvent être qualifiées de mauvais-hôte, qui sont peu attaquées par l'espèce de nématode à galles considérée (Djian-Caporalino, 2018).

Enfin, l'utilisation d'amendements organiques aurait aussi un effet limitant l'impact des nématodes sur le rendement, mais cette partie sera développée plus en détail dans la partie II-3.

2. Lutte génétique et contournement des résistances

Les variétés résistantes sont quasiment l'unique outil fiable sur lequel peuvent se reposer les agriculteurs concernant la gestion des nématodes à galles.

Le type de résistance utilisée contre le nématode à galles est principalement de la résistance qualitative. La résistance qualitative repose sur des interactions gène pour gène (Flor, 1971). Ainsi, à un gène d'avirulence du pathogène correspond un gène de résistance majeur de la plante, entraînant l'impossibilité pour un pathogène avirulent d'infecter une plante résistante par le déclenchement d'une réaction d'hypersensibilité de la plante (Djian-Caporalino, 2018).

Plusieurs gènes de résistance ont été identifiés chez les solanacées. Ces gènes permettent de contrôler les trois espèces principales de nématodes à galles (*M. arenaria, M. incognita* et *M. javanica*) et sont actuellement utilisés dans les programmes de sélection. Toutefois, la diversité de ces gènes R est limitée. En effet, le gène dominant Mi-1 a été la seule source de résistance aux nématodes à galles dans tous les cultivars de tomate disponible sur le marché depuis plus de 60 ans. Et pour cause ; il peut être considéré comme un gène de résistance très stable en termes de durabilité et a permis de réduire efficacement le besoin de l'application de pesticides. Cependant, une telle utilisation intensive des gènes de résistance génère de fortes pressions de sélection sur les populations de pathogènes avirulents. Le gène d'avirulence peut être perdu par mutation et entraîner l'émergence et l'établissement de populations virulentes. Ce phénomène représente un contournement de résistance. Il y a donc contournement de la résistance lorsque tout ou partie de la population d'agents pathogènes s'est adaptée à la résistance et peut dès lors se développer comme s'il s'agissait de plantes sensibles. Cette population est alors appelée « virulente » vis-à-vis du gène de résistance concerné (Nilusmas, 2020). Ainsi, le gène Mi-1 a ainsi été contourné sur de nombreuses exploitations, le rendant inefficace dans la lutte contre le nématode à galles (Castagnone-Sereno, 2002).

3. Pistes sur le rôle de la matière organique dans la gestion de populations de nématodes

Un des objectifs de ce travail est de développer un modèle sur l'impact de la matière organique sur la dynamique d'une population de *M. incognita* ainsi que sur le rendement de la culture. Pour se faire, un travail bibliographique plus approfondi est effectué sur ce point.

Hoitink and Boehm (1999) ont avancé que l'apport en matière organique (engrais vert, matière organique animale ou végétale et compost) pourrait être efficace pour la gestion de divers pathogènes telluriques. Cette hypothèse a aussi été creusée dans le cas des nématodes phytophages (Nico *et al.*, 2004). Cette problématique a un fort intérêt agronomique car la lutte contre les nématodes phytophages par l'apport de matière organique serait un moyen de lutte à la fois respectueux de l'environnement et très rentable (faible coût de la matière première et augmentation du rendement constatée lors de cette pratique) (Castillo 1985).

3.1 Une pratique pouvant faire ses preuves…

Le choix du type de matière organique utilisée a un impact différent sur les populations de nématodes (Akhtar and Malik, 2000). De plus, la réduction de la taille de la population de nématodes liée à un amendement organique peut être due à plusieurs facteurs.

D'une part, dans le cas des amendements d'origine végétale, la décomposition de la matière organique (Djian-Caporalino *et al.*, 2019) peut engendrer la libération de composés nématicides. Ce phénomène a un effet à moyen terme tout au long de la saison et augmente la mortalité de la population de nématodes dans le sol (McSorley, 2011). Ainsi, le relargage des composés nématicides s'effectue par volatilisation, exsudations racinaires et lessivage lors de la décomposition des résidus. Les principaux composés toxiques pour les nématodes issus de la matière végétale sont la ricine et les limonoïdes (Akhtar and Malik, 2000). Des phénols et tanins pouvant aussi être dégagés sont par ailleurs supposés augmenter la résistance des racines face aux attaques de nématodes. La population de nématodes n'ayant plus de site d'alimentation et de reproduction finit ainsi par décroître (McSorley, 2011).

D'autre part, la présence d'azote dans la matière organique (majoritairement dans les matières organiques animales) stimule l'activité microbienne dans le sol. Ainsi, des substances nématicides

peuvent aussi provenir de métabolites issus de cette activité microbienne. Par exemple, le dégagement d'ammoniac et de nitrites (par réactions d'ammonification et nitrification) a un effet létal sur la population de nématodes libres dans le sol. Par ailleurs, l'activité microbienne est aussi responsable de la libération d'une multitude d'acides organiques volatiles ayant un impact sur les œufs et les larves de nématodes (Akhtar and Malik, 2000). La composition en acides organiques dépend de la matière organique considérée (Badra *et al.,* 1979). Les acides organiques ayant un effet sur le taux de survie ou de reproduction des nématodes sont les acides fulvique, humique, acétique, N-butyrique, formique et lactique. La nature des groupements fonctionnels de ces acides permet d'avoir un effet différent sur les nématodes, et toutes les espèces de nématodes ne réagissent pas de la même façon aux acides gras volatils. Par exemple, les acides humiques et fulviques n'ont pas un effet létal direct mais un effet sur leur taux de reproduction (Elmiligy and Norton, 1972). En outre, l'utilisation de matière organique animale stimule la croissance et la vigueur de la plante, ce qui amoindrit l'impact des attaques de nématodes sur le rendement (Akhtar and Malik, 2000).

Enfin, dans ces deux sources de matière organique, le dégagement de chaleur lié à l'activité biologique de décomposition a aussi un effet nématicide modéré. Ce dégagement de chaleur est donc directement lié au temps de décomposition de la matière organique utilisée, c'est pourquoi la matière fraîche et les matières organiques à décomposition lente sont plus efficace que celles compostées ou à décomposition rapide (Castillo, 1985).

Les autres effets de l'apport de matière organique peuvent apparaitre à plus long-terme. D'une part, la matière organique va induire l'altération de l'impact de l'interaction plante-nématodes (Castillo 1985). En effet, la matière organique va améliorer la structure et la fertilité du sol. Le changement de la structure du sol a un impact sur la rétention, la transformation et le transport de composés chimiques dans le sol (Akhtar and Malik, 2000). De plus, l'amélioration de la structure du sol (taille des pores, balance entre couches d'air et humidité) permet de favoriser le développement de la plante. Ainsi, les cultures auront une plus forte tolérance face aux attaques de nématodes (Castillo, 1985 ; Akhtar and Malik, 2000). D'autre part, la matière organique peut stimuler des ennemis naturels présents dans le sol, comme par exemple, des champignons parasites, des nématodes prédateurs, des arthropodes et divers invertébrés (Akhtar and Malik, 2000).

Certains facteurs sont à considérer pour une bonne utilisation de la matière organique à des fins de gestion des populations de nématodes.

Tout d'abord, le ratio carbone-azote de la matière organique est à prendre en compte. Un ratio C/N élevé (supérieur à 20) peut induire des carences en azote pour la plante, et la rendre ainsi plus vulnérable aux attaques de nématodes. En revanche, un ratio C/N plus faible (inférieur à 20) permet une augmentation de la biodisponibilité de l'azote pour les plantes, favorisant leur croissance même en présence de nématodes. Ainsi, la gestion des nématodes est directement liée à la concentration en azote dans la matière organique amendée et inversement proportionnelle au ratio C/N (Akhtar and Malik, 2000). Toutefois, un rapport C/N très faible (inférieur à 10) peut avoir un effet phytotoxique (McSorley, 2011).

De plus, la quantité d'amendement apportée a son importance. En effet, il a été constaté que le nombre de galles (ou la taille de la population de nématodes) évolue suivant une exponentielle négative avec la quantité de matière organique apportée à la culture (Nico *et al.,* 2004).

Néanmoins, l'utilisation de la matière organique comme moyen de lutte contre les nématodes phytophage est encore controversée.

3.2 … mais qui présente des limites

La revue de McSorley (2011) remet en question l'utilisation de la matière organique comme moyen de lutte contre les nématodes à galles. En effet, ce qui est observable lors de l'ajout de matière organique sur un sol est une augmentation globale des populations de nématodes libres dans le sol (notamment les bactérivores) et pas vraiment la suppression des phytoparasites. Il a aussi été constaté que les amendements organiques ne sont pas aussi efficaces que la fumigation avec des pesticides (McSorley, 2011 ; Oduor-Owino, 2003). De plus, aucune différence n'est réellement observée au niveau du taux de mortalité des nématodes dans le sol des parcelles amendées ou non (McSorley, 2011). Ensuite, l'effet de la matière organique sur la stimulation des ennemis naturels des nématodes phytoparasites n'est pas évidente. D'une part, bien qu'il existe de nombreuses preuves que l'ajout de matière organique au sol stimule une variété d'organismes, il est difficile de prouver que l'un d'entre eux ait une action spécifique sur les nématodes, il n'y a donc pas forcément une relation de cause à effet (McSorley, 2011). D'autre part, les champignons prédateurs de nématodes peuvent être aussi bien saprotrophes que parasites des nématodes. Ainsi, la relation entre le nombre de champignons et le nombre de proies nématodes potentielles ne suit pas une relation prédateur-proie classique (Jaffee, 2006).

Le type de matière organique utilisée est par ailleurs très variable en fonction des publications considérées (tant au niveau de la source mais aussi de sa préparation et de son application). Or, la matière organique peut différer au niveau des nutriments qui la composent, du nombre et des espèces de champignons nématophages et du type et de la quantité d'acides gras volatils émis. Chaque matière organique a aussi son propre ratio C/N, ce qui peut grandement faire varier les résultats au vu de ce qui a été dit précédemment (Akhtar and Malik, 2000).

La période d'incubation de l'amendement (temps entre le moment de l'application et le moment ou un potentiel effet est observé) est aussi variable selon les études, ce qui peut être un biais car les amendements organiques ont un effet à plus ou moins long terme. Les rotations culturales ainsi que les pratiques culturales effectuée sur la parcelle ont un impact sur les résultats car elles ont une influence directe sur les propriétés du sol et donc sur la dynamique de la population de nématodes présente (Castillo 1985). Enfin, le climat et d'autres facteurs environnementaux peuvent encore moduler l'impact de l'amendement sur les populations de nématodes phytophages.

En somme, les résultats obtenus dans les études sont très variables et dépendent de multiples facteurs (McSorley, 2011). Le modèle décrivant l'impact de la matière organique sur la dynamique de population de nématodes à galles qui a été développé ne peut donc représenter un effet quantitatif précis de la matière organique mais seulement un impact qualitatif. Ces deux parties ont permis d'avoir des connaissances biologiques nécessaires à l'élaboration des modèles envisagés. L'aspect théorique des modèles en épidémiologique vont à présent être abordés.

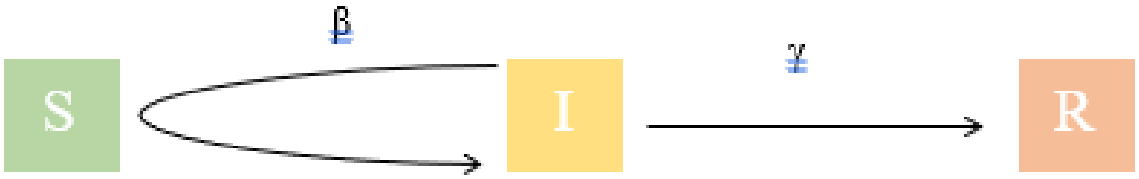


Figure 2 | Schéma représentatif du modèle SIR d'après Murray (2007)

III. La modélisation en épidémiologie

1. Objectifs et applications

L'une des applications des mathématiques en science du vivant est la modélisation des populations. Il existe de nombreux modèles décrivant des populations dans leur écosystème (Malthus, 1798; Volterra, 1928; Fussmann and Blasius, 2005; Phillips *et al.*, 2006), notamment à des fins de gestion et de préservation de la biodiversité.

Les modèles mathématiques appliqués à l'agronomie doivent combiner deux rôles : descriptif (modèles analytiques) et prédictif (simulations) (Plant and Mangel, 1987). Ainsi, les modèles analytiques permettent de comprendre les dynamiques des populations observées. Les modèles prédictifs apportent des solutions concernant la gestion de la problématique étudiée et permettent de prendre des décisions pratiques (Murray, 2007). Certains modèles portent sur un domaine lié à l'agronomie : l'épidémiologie végétale.

L'épidémiologie est l'étude des épidémies, soit l'étude du changement d'intensité d'une maladie dans une population hôte au cours du temps et dans l'espace (Madden *et al.*, 2007). Une maladie chez un hôte correspond à l'observation de symptômes liés à une infection par un agent pathogène. Enfin, un agent pathogène est un parasite qui induit une maladie chez un hôte (Rousseau, 2016). Ainsi, les modèles épidémiologiques étudient les dynamiques de transmissions de parasites d'hôtes en hôtes (Rousseau, 2016).

La problématique principale qui incombe à la modélisation en épidémiologie végétale est la gestion de la pression en pathogènes. En effet, jusqu'à 40 % des récoltes sont perdues chaque année en raison des maladies dans les cultures (Cerda, 2020).

Toutefois, ces modèles permettent de représenter la réalité mais n'en sont pas une copie conforme. En effet, il est nécessaire de faire des choix et de formuler certaines hypothèses afin de simplifier une réalité complexe (Murray, 2007).

2. Les modèles à compartiments

Les modèles à compartiments consistent à séparer la population en groupes en posant des hypothèses sur la nature et le taux de transfert d'un compartiment à l'autre.

Un des premiers modèles à compartiments a été développé par Kermack and McKendrick (1927) ; le modèle SIR. La population est divisée en trois compartiments : les individus sensibles (S) pouvant attraper la maladie, les infectés (I) ayant attrapé la maladie et pouvant la transmettre et les retirés (R) s'étant remis de la maladie (et immunisés) ou en ayant succombé. Le nombre d'individus dans chacun de ces compartiments correspond aux variables d'état du système notées respectivement S, I et R. La taille totale de la population s'écrit $N = S+I+R$. Les individus S sont infectés à un taux β (*per capita*) lors d'un contact avec un individu I. Les I deviennent R à un taux γ. La période moyenne de séjour dans le compartiment I, *i.e.* la période d'infectiosité moyenne, vaut donc $1/\gamma$. Ce modèle est schématisé sur la Figure 2 (Murray, 2007).

Ces modèles à compartiments, à la base conçus pour représenter des épidémies dans les populations humaines et animales, ont été adaptés aux maladies des cultures. En effet, les agrosystèmes présentent des particularités affectant certains aspects des modèles. Par exemple, les cultures sont souvent exposées à une saisonnalité dans les climats tempérés. Cette composante a été intégrée à la modélisation par des modèles semi-discrets (Madden and Van Den Bosch, 2002). Ainsi,

les systèmes suivent des dynamiques continues la plupart du temps, mais passent régulièrement par des changements discrets, comme la disparition des cultures en hivers. De ce fait, les agents pathogènes subissent des goulots d'étranglement à une fréquence définie (Rousseau, 2016). Les survivants peuvent être alors considérés comme une source d'inoculum primaire car ils vont générer des infections primaires à la saison de culture à venir puis des infections secondaires d'hôte à hôte. Ce cycle se reproduit ensuite à la saison suivante (Rousseau, 2016).

3. La modélisation au service des stratégies de déploiement des gènes de résistance

Plusieurs modèles étudient la durabilité des résistances aux pathogènes. Fabre *et al.* (2009) ont décrit le contournement des résistances qualitatives par une population virale. Ils ont ainsi pu déterminer que les paramètres de dynamique génétique de la population de virus (nombre et nature des mutations impliquées dans le contournement, la fitness des individus contournants) a une influence sur le risque moyen de contournement, alors que les paramètres épidémiologiques influencent l'écart-type de ce risque. Ce modèle considère que les souches virulentes ne sont pas déjà présentes sur la parcelle. Ceci permet d'évaluer la durabilité d'un ou plusieurs gènes de résistance en prenant en compte le temps nécessaire pour le génotype virulent d'apparaître dans la population, ce qui est utile pour les sélectionneurs.

D'autres modèles considèrent que des individus virulents sont déjà dans la population (Van den Bosch and Gilligan, 2003). Ce type de modèle répond à une autre question : comment optimiser l'utilisation des variétés afin de prolonger la durabilité des résistances existantes ?

Lof *et al.* (2017) proposent un modèle de gestion des résistances face à un pathogène aéroporté. Ce modèle compare trois stratégies de gestion : le pyramidage de gènes, une utilisation successive, ou encore simultanée, de plants résistants. Il considère alors deux situations :

- Tous les gènes de virulence sont déjà présents dans la population d'agents pathogènes bien que dans une fraction très faible de la population.
- La virulence n'est pas présente dès le départ et doit émerger par mutation avant que la sélection pour la virulence ne commence.

Ils ont ainsi pu constater que lorsque la virulence était déjà présente dans la population d'agents pathogènes, la durabilité des gènes de résistance utilisés était faible et aucune des stratégies d'utilisation de ces ressources n'avait d'effet.

L'évaluation de l'efficacité des déploiements des résistances dépend fortement du type d'épidémie considérée et donc des caractéristiques biologiques des pathogènes qui en sont responsables (Fabre *et al.*, 2012). Ainsi, ces modèles ne prennent pas en compte certaines spécificités de la biologie des nématodes. En effet, la dispersion spatiale de ce pathogène tellurique diffère de celle d'un pathogène aéroporté ou transporté par un vecteur. D'une part, l'inoculum tellurique subsiste mieux à l'inter-saison et nécessite uniquement la présence d'un hôte sain afin d'être activé. D'autre part, ces pathogènes ont une faible dispersion spatiale. Toutes les stratégies basées sur des mélanges spatiaux de plantes sont à priori peu efficaces. En effet, contrairement aux pathogènes aéroportés ou vectés d'une plante à l'autre, une population de nématodes et ses descendants ne rencontreront qu'une seule et même localisation. C'est pourquoi, la lutte par rotations culturales est la plus adaptée contre ce pathogène (Nilusmas, 2020).

Matériel et méthode

I. Modèle étudié

1. Définition du modèle

Le modèle sur lequel repose ce travail a été développé par Nilusmas (2020). Il se focalise sur l'interaction plante-nématode pendant une saison de culture. Cela a été modélisé par un modèle mécaniste comme une épidémie de parasites libres, infestant et se propageant ensuite dans le système racinaire d'une plante.

La Figure 3 (a) correspond à la description schématique du modèle. Les œufs de nématodes à galles éclosent sous forme de larves J2 (nématodes libres *P*) et entrent en contact avec les parties saines des racines des plantes (racines saines *H*). Ensuite, la larve descend jusqu'à l'apex racinaire, pénètre dans le cylindre vasculaire et migre vers le haut de la racine pour se fixer et établir un site d'alimentation sur les cellules hôtes (cellules géantes, racines *E* à infection latente), avec ε correspondant à un facteur de conversion entre les densités de nématodes et de racines et β au taux d'infection. Après une période de temps $1/\lambda$, le nématode ingère le cytoplasme des cellules géantes pour se transformer en une femelle mature piriforme qui libère ses œufs à la surface de la racine (racines infectieuses *I*) dans une matrice protectrice (masse d'œufs) à un taux *r*. Lorsque les conditions sont favorables, les œufs éclosent et le cycle recommence. Les nématodes libres dans le sol et infectieux dans les racines meurent à des taux η et α, respectivement. Les racines sont supposées croître à vitesse constante avec un taux de croissance de base μx.

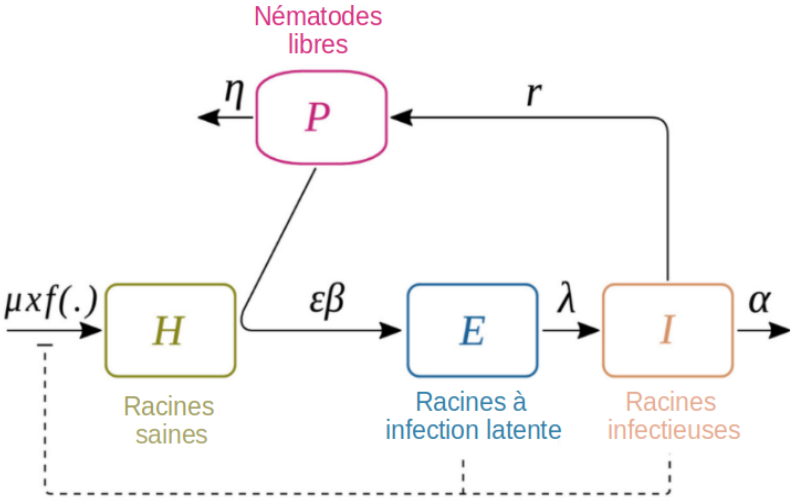
Ce schéma peut être transposé au système d'équations différentielles de la Figure 3 (b) décrivant en temps continu les changements de 4 variables (Nilusmas *et al*., 2020). Tout d'abord, la densité de formes libres dans le sol $\dot{P}_a$ correspond au nombre de nématodes produits par les racines infectieuses soit le produit du nombre de racines infectieuses I_a et du taux de reproduction r. À ce nombre de forme libre est soustrait le nombre de de nématodes ayant infectés une racine ($-\beta P_a H^S$) et le nombre de formes libres mortes dans le sol (ηP_a). Les trois équations suivantes permettent de décrire le système racinaire du plant. La densité en racines saines $\dot{H}^S$ est égale à la différence entre la croissance racinaire ($\mu f\left(H^x, E_y, I_y\right)$ avec : $f\left(H^x, E_y, I_y\right) = e^{\left(\frac{E_y + I_y}{H^x + E_y + I_y}\right)}$) et la densité de racines nouvellement infectées ($\varepsilon_a^S \beta P_a H^s$). La densité en racines infectées non infectieuses est la différence entre le nombre de racines nouvellement infectées ($\varepsilon_a^S \beta P_a H^s$) et le taux de racines devenant infectieuses (λE_a).

Enfin, la densité de racines infectieuses $\dot{I}_a$ équivaut à la différence de la densité de racines devenant infectieuse (λE_a) et au nombre de nématodes morts dans les racines (αI_a).

Ce système d'équation permet de décrire la dynamique des nématodes à galles sur une saison de culture. Or, pour étudier l'impact des rotations culturales, le modèle doit aussi présenter un aspect multi-saisonnier. Ainsi, pour la saison suivante, les densités de nématodes P_a et P_v finale de la saison précédente sont multipliée par une probabilité de survie à l'inter-saison φ.

La performance de chaque stratégie a été quantifiée à partir de la densité de racines saines (Healthy Root Density ou HRD), qui correspond à la moyenne de l'intégrale des densités de racines de plantes saines sur les n saisons de culture.

Ce premier modèle peut être étendu à la prise en compte des plantes sensibles et résistantes, ainsi que la co-occurrence de nématodes avirulents et virulents, voir Annexe I (Nilusmas *et al*., 2020). Les



(a)

$$
\begin{cases}
\dot{P}_a = -\beta P_a H^S - \eta P_a + rIa, \\
\dot{H}^S = \mu f\left(H^S, E_a, I_a\right) - \varepsilon_a^S \beta P_a H^S \\
\dot{E}_a = \varepsilon_a^S \beta P_a H^S - \lambda E_a \\
\dot{I}_a = \lambda E_a - \alpha I_a
\end{cases}
$$

(b)

Figure 3 | Description schématique (a) et équationnelle (b) du modèle utilisé, d'après Nilusmas et al. *(2020)*

paramètres utilisés dans cette partie correspondent à ceux du modèle de Nilusmas *et al*. (2020) et sont répertoriés dans l'Annexe II.

2. Modèle sur la matière organique

L'évaluation de l'impact de l'apport en matières organiques sur la dynamique d'une population de nématodes se base également sur le modèle de Nilusmas *et al*. (2020). Les modèles mécanistes sont caractérisés par des paramètres dépendant de résultats expérimentaux. Il est donc nécessaire de trouver les paramètres pouvant être influencés par la matière organique. D'après les travaux de Castillo (1985) et Djian-Caporalino *et al.* (2019) deux cas se distinguent. D'une part, l'effet de la matière organique animale sur le rendement. Néanmoins, il faut prendre en compte que la matière organique animale n'a pas un impact linéaire sur le rendement mais peut atteindre un seuil de toxicité nuisant à la culture Ewulo *et al.* (2008). De plus, le rendement n'est pas un paramètre mais une variable du modèle. La démarche mise en place pour représenter cet effet est caractérisée par la recherche d'une relation entre la matière organique et un paramètre existant du modèle. D'autre part, l'impact de la matière organique végétale sur le taux de mortalité des formes libres dans le sol. Ce paramètre est déjà directement implémenté dans le modèle de Nilusmas *et al*. (2020). C'est pourquoi cet impact est représenté par un encadrement ce paramètre cohérent avec les données expérimentales.

2.1 Matière organique animale et rendement

Un modèle simulant le rendement en fonction de la quantité de matière organique animale apportée en présence de nématodes à galles est développé. Ce modèle se base sur les données expérimentales de Ewulo *et al.* (2008). Leurs données permettent d'exprimer le rendement final de la culture en fonction de la quantité de matière organique apportée. Toutefois, ces données correspondent à une saison de culture en absence de nématodes. Ainsi, il convient de transformer cette relation expérimentale entre la matière organique et le rendement en une relation se basant sur les paramètres mécanistes du modèle de Nilusmas *et al*. (2020).

Dans le modèle de Nilusmas *et al*. (2020), l'intégrale de la densité de racine, elle-même dépendante de la croissance racinaire (µx), est un proxy du rendement. La première variable à exprimer est la croissance racinaire du plant en fonction du rendement finale en l'absence de matière organique.

Est considéré d'abord le taille racinaire H tel que :

$$\dot{H} = \mu x \quad (1)$$

D'où

$$\mathrm{H}(\pi) = H_0 + \int_0^{\pi} \mu x \, d\tau,$$

avec π le temps de la saison culturale avec $\pi \in [0,\mathrm{T}]$

$$\mathrm{H}(\pi) = \mu x \pi + H_0 \quad (2)$$

Ensuite, on considère le rendement $\mathrm{Y_T}$ tel que :

$$Y_T = \gamma \int_0^T H(\tau)\, d\tau$$

Avec γ le taux de conversion entre l'expression du rendement par Nilusmas et al. (2020) ; sans unité et l'expression du rendement dans les données expérimentales d'Ewulo et al. (2008) en $t.ha^{-1}$.

$$\frac{Y_T}{\gamma} = H_0 \mathrm{T} + \mu x \frac{T^2}{2} \qquad (3)$$

La croissance racinaire en fonction du rendement final sans matière organique Y_T est donc :

$$\mu x = \frac{2\,(Y_T - H_0 T)}{T^2} \qquad (4)$$

Il est supposé qu'un apport en matière organique animale engendre un gain de croissance racinaire (Castillo, 1985 ; Djian-Caporalino *et al.*, 2019) tel que :

$$\mu x_{MO} = \mu x(1 + g_{MO}) \qquad (5)$$

Avec g_{MO} sans dimension.

Soit Y_{MO} le rendement à la fin d'une saison (Y_T avec apport en matière organique), donné par Ewulo *et al.* (2008).

Donc :

$$\mu x(1 + g_{MO}) = \frac{2\left(\frac{Y_{MO}}{\gamma} - H_0 T\right)}{T^2} = \frac{2\left(\frac{Y_{MO}}{\gamma} - \frac{Y_T}{\gamma} + \frac{Y_T}{\gamma} + H_0 T\right)}{T^2}$$

En réexploitant l'équation 4, il vient :

$$\mu x(1 + g_{MO}) = \frac{2(Y_{MO} - Y_T)}{\gamma T^2} + \frac{2\left(\frac{Y_T}{\gamma} - H_0 T\right)}{T^2}$$

$$g_{MO} = \frac{2(Y_{MO} - Y_T)}{\gamma \mu x\, T^2} = \frac{2(Y_{MO} - Y_T)}{\gamma T^2} \times \frac{T^2}{2\left(\frac{Y_T}{\gamma} - H_0 T\right)} = \frac{Y_{MO} - Y_T}{Y_T - H_0 T\gamma}$$

Enfin, les équations 1 et 5 sont utilisées pour exprimer le rendement en fonction de la matière organique dans le modèle de Nilusmas *et al*. (2020) :

$$\dot{H}_{MO} = \mu x_{MO} = \mu x(1 + g_{MO})$$

Donc,

$$\dot{H}_{MO} = \mu x \left(1 + \frac{Y_{MO} - Y_T}{Y_T - H_0 T\gamma}\right) \qquad (6)$$

Or, le rendement obtenu avec une plante à T_0 est petit donc H_0 est petit. Ainsi, le terme $H_0 T\gamma$ de l'équation 6 est négligeable.

On a alors :

$$\dot{H}_{MO} = \mu x \left(1 + \frac{Y_{MO} - Y_T}{Y_T}\right) \qquad (7)$$

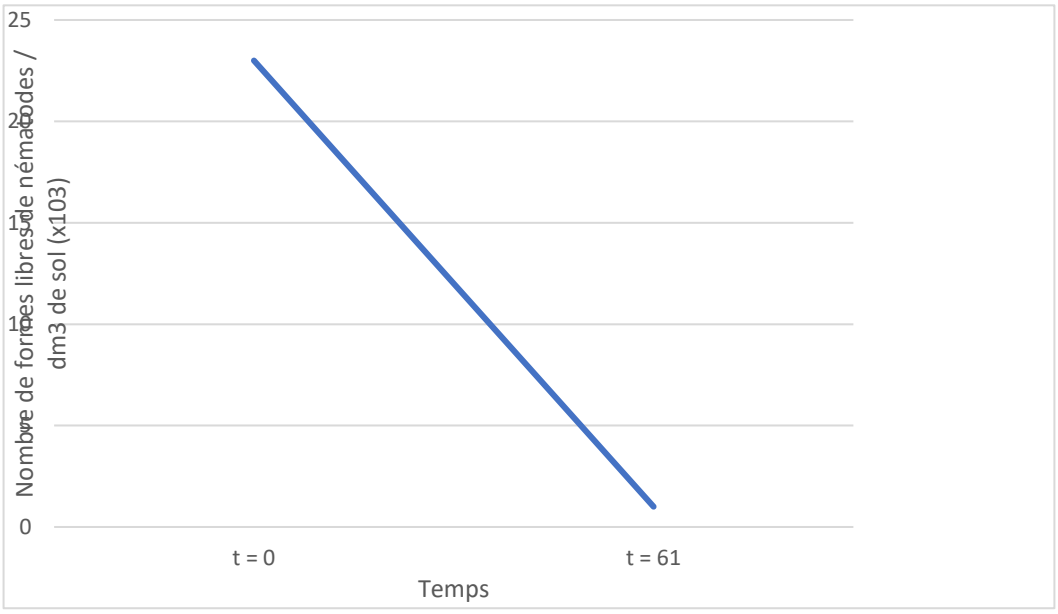


Figure 4 | Quantité de formes libres de nématodes dans le sol le long d'une saison de culture avec culture de sorgho comme engrais vert à la suite d'une culture sans traitement (d'après les données de Djian-Caporalino et al. *(2019))*

Enfin, ce sont les travaux d'Ewulo *et al.* (2008) qui permettent de réaliser l'application numérique :
$Y_{MO} = -0{,}02MO^2 + 1{,}12MO + 18{,}41$
$Y_T =$ 18,41 t.ha^{-1}, T = 42 jours et MO la quantité de matière organique animale en t.ha^{-1}.

2.2 Matière organique végétale et effet nématicide

Il est supposé que la matière organique végétale agît principalement sur la mortalité des formes libres des nématodes dans le sol (Djian-Caporalino *et al.*, 2019). Cet effet est représenté dans le modèle par une gamme de valeurs du taux de mortalité des nématodes dans le sol (η).

La borne inférieure η_{min} est fixé à 0,04, soit le paramètre défini en Annexe II. Il reste à définir une borne maximale η_{max} cohérente aux données expérimentales (Figure 4).

La quantité de formes libres de nématodes dans le sol au cours du temps est :

$$\dot{P} = -\eta P$$
$$\Rightarrow P(\pi) = e^{-\eta\pi} P_0$$

avec π le temps de la saison culturale avec $\pi \in [0,T]$

$$e^{-\eta\pi} = \frac{P(\pi)}{P_0} = s$$

Avec s le taux de survie des nématodes entre le début et la fin de la saison.

D'où :

$$-\eta\pi = ln(s)$$

$$\eta = -\frac{ln(s)}{\pi}$$

Application numérique se fait à partir des données de Djian-Caporalino *et al.* (2019) qui permettent d'obtenir un taux de survie minimal pour de la matière organique végétale :

$$\eta_{max} = -\frac{ln\left(\frac{1}{23}\right)}{61} = 0{,}051$$

Ainsi, le taux de mortalité des nématodes dans le sol dans ce modèle peut varier entre 0,04 s'il n'y a pas d'apport en matière organique végétale et 0,06 s'il y a un apport en matière organique végétale très nématicide.

3. Optimisation moyenne-variance des rotations culturales

Les travaux de Nilusmas *et al.* (2020) ont permis de distinguer une stratégie de rotation optimale sur le critère du rendement moyen sur un horizon de temps de 15 saisons. Toutefois, la variance du rendement entre deux saisons est un critère tout aussi important pour les agriculteurs afin de pouvoir s'assurer un revenu stable au cours du temps. Afin d'évaluer la ou les stratégies optimales sur ces deux critères, une optimisation bi-critère moyenne-variance est réalisée sur toutes les stratégies de rotations possibles sur 15 saisons de cultures. Cette optimisation est réalisée par le paquet R rPref permettant de réaliser un calcul efficace des frontières de Pareto. Le paquet dplyr est aussi utilisé afin

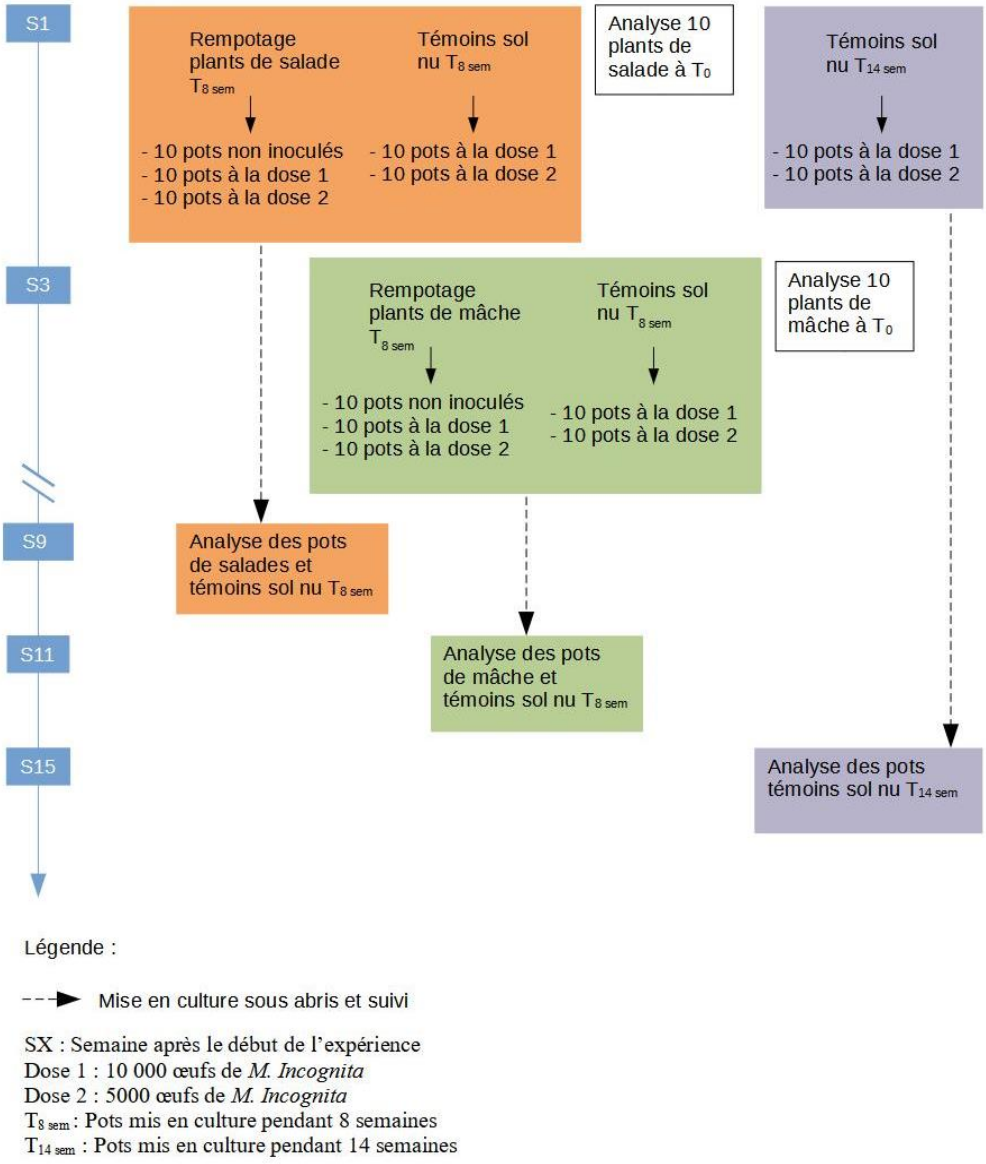


Figure 5 | Schéma expérimental

Figure 6 | Photographie des plants lors de l'inoculation des œufs

d'organiser les données en amont de l'optimisation. La même analyse a été menée dans le cas d'une asynchronisation des rotations entre deux parcelles sur une exploitation.

4. Développement d'une application de vulgarisation du modèle

Shiny est un paquet R qui permet de créer facilement des applications web interactives directement à partir de R. Ainsi, une des missions du stage était le développement d'une application Shiny afin de permettre à des non-modélisateurs de pouvoir interagir avec les modèles. L'application est hébergée via le serveur serveur shinyapps.io et accessible au lien suivant : https://f-ghestem.shinyapps.io/MO-et-rotation-serveur/

II. Protocole expérimental

Pour répondre à l'objectif de de compléter les connaissances sur le développement de *M. incognita* lors de la saison hivernale, une démarche expérimentale a été mise en place.

1. Matériel végétal

L'expérience a pour but de se rapprocher au plus près des conditions de cultures effectuées dans les exploitations maraîchères du sud-est de la France. Sur la période d'hiver, les deux espèces végétales cultivées sont la laitue (*Lactuca sativa*) et la mâche (*Valerianella locusta*). C'est pourquoi ces deux espèces sont celles étudiées dans cet essai.

La laitue est une plante sensible aux nématodes (Tsay *et al.*, 2004). En revanche, la mâche est considérée comme une plante mauvais-hôte (Védie *et al.*, 2014). Ainsi, 30 plants de mâche (variété : Trophy) et 30 plants de laitue (variété : Olmetie) sont plantés dans des pots selon trois modalités. Les modalités et leur nombre de réplicas sont décrits dans la Figure 5. Ces plants sont fournis par la S.A.R.L du Tilleul, Châteaurenard. Les plants sont mis en pots lorsque leur diamètre atteint respectivement environs 10 cm et 6 cm, soit le 21 septembre pour les salades et le 5 octobre pour les mâches, ce qui correspond aux dates de plantation sur le terrain (Figure 6).

2. Préparation des inocula de nématodes

Une des principales espèces de nématode à galles présente en France est *Meloidogyne incognita* (Djian-Caporalino and Villeneuve, 2018). Les nématodes utilisés proviennent de la collection de l'Institut Sophia Agrobiotech INRAE.

Les inoculations sont effectuées à partir d'œufs de nématodes. Afin d'obtenir cet inoculum, les nématodes sont multipliés sur des plants de tomates (*Solanum lycopersicum*). Pour ce faire, des graines de tomates sensibles (variété Saint-Pierre) sont mises à germer dans des godets de terre stérile puis sont cultivées dans des pots de 1,5 kg de terre stérile. Après 35 jours de culture, de la terre infestée de nématodes est ajoutée aux pots. Les plants de tomates sont cultivés le temps que les nématodes puissent accomplir au moins un cycle de reproduction, soit environs 8 semaines en serre maintenue à 20°C.

Une fois la multiplication effectuée, les œufs de nématodes sont extraits des racines. Les racines sont nettoyées et rincées à l'eau. Puis, les racines sont coupées et mixées avec une solution d'eau de javel à 1 % pendant 1 minute. La solution obtenue est filtrée sur tamis de taille décroissante (1mm, 100 µm, 40µm et 5 µm). Les œufs sont ainsi collectés sur le dernier tamis. Une estimation du nombre d'œufs dans la solution est effectuée à partir d'un comptage à la loupe binoculaire sur un

échantillon de 1 µl puis extrapolé à la quantité totale de la solution. À titre indicatif, un pot de 2 kg produit environ 250 000 œufs et 4 pots de 2 kg sont utilisés pour couvrir les besoins des expériences. Les pots destinés à l'étude sont remplis avec 1 kg de terre inoculée avec 5 ml ou 2,5 ml de la solution soit respectivement 10 000 (dose 1) et 5 000 œufs (dose 2). Les modalités et leur nombre de réplicas sont décrits dans la Figure 5.

3. Conditions de culture

Les pots sont placés et randomisés dans une serre non chauffée juste maintenue en hors gel. La température moyenne journalière enregistrée est comprise entre 14 et 27°C. Les plants sont exposés à une luminosité comprise entre 600 W/m² et 800 W/m². Chaque pot contenant une plante reçoit 170 ml d'eau tous les 4 jours les 40 premiers jours de cultures (soit 42,5 ml / jour / pot). Ensuite, pour répondre aux besoins de croissance des salades, l'irrigation est augmentée à 340 ml tous les 4 jours dans ces pots jusqu'à la fin de l'expérience (soit 85 ml / jour / pot). L'irrigation est restée constante pour les mâches sur toute la durée de l'expérience. Une fertigation minérale est aussi apportée, les concentrations en nutriments sont présentés dans le Tableau 1.

4. Mesures et critères d'analyse

D'une part, les mesures effectuées concernent le développement des plants. Des photographies des plants sont réalisées tout au long de l'étude afin d'évaluer le développement des plants (mesure du diamètre des parties aériennes). Ensuite, une mesure des poids frais et secs des parties aériennes et racinaires est effectuée sur 10 plants au début de l'expérience (T_0). Le poids frais des parties aériennes et racinaires de tous les plants est relevé en fin d'expérience. Pour ce faire, les parties aériennes sont séparées des racines, les racines sont rincées à l'eau puis séchées. À la suite de la pesée des poids frais, les feuilles et les racines sont placées dans un four à 110°C pendant 8h afin de relever leur poids sec. Enfin, chaque racine reçoit un indice de taille compris entre 1 (petit chevelu racinaire) et 3 (chevelu racinaire très développé).

D'autre part, le reste des mesures permet d'observer le développement de la population de nématodes dans les pots. Tout d'abord, un indice de galle est attribué au système racinaire chaque plant. L'échelle de l'indice de galle est décrite par Zeck (1971) dont sont adaptés la Figure 7.

Ensuite, le dénombrement des pontes sur les racines est effectué. Pour se faire, le chevelu racinaire de chaque plant est complètement immergé dans une solution d'éosine à 5 $g.l^{-1}$ pendant 30 secondes. Les racines sont rincées dans un bécher d'eau pendant cinq minutes jusqu'à ce que seules les pontes ne restent colorées en rouge. Ces masses d'œufs sont comptées à l'aide d'une loupe.

Enfin, une extraction et un dénombrement des nématodes sont effectués pour les pots inoculés. La méthode usuelle d'extraction des nématodes repose sur le procédé d'élutriation d'Oostenbrinck (1960). Néanmoins, cette méthode est chronophage et peu adaptée à l'espèce étudiée. En effet, la petite taille des *Meloidogyne incognita* engendre des pertes non négligeables et donne ainsi des résultats de comptages peu fiables. Ainsi, la méthode utilisée pour l'extraction est une méthode par passage actif de nématodes au travers de tamis munis de mouchoirs en cellulose sans étape d'élutriation. Le sol est d'abord extrait des pots puis homogénéisé afin d'en prélever 200 g. Puis, deux mouchoirs sont disposés en quinconce sur un tamis de 25 cm de diamètre et de 2 mm de maillage. Ce système de tamis est placé dans une assiette. L'échantillon de terre est versé sur ce tamis et recouvert

Tableau 1 | Concentrations en éléments nutritifs dans la solution d'irrigation

Eléments	Concentration ($g.l^{-1}$)
Azote (N)	38,125
Potassium (K)	37,5
Oxyde de calcium (CaO)	33,125
Acide nitrique (HNO_3)	14,257
Phosphore (P)	12,5
Fer (Fe) DTPA	1,136
Manganèse (Mn)	0,116
Bore (B)	0,059
Zinc (Zn)	0,047
Cuivre (Cu)	0,013
Molybdène (Mo)	0,007

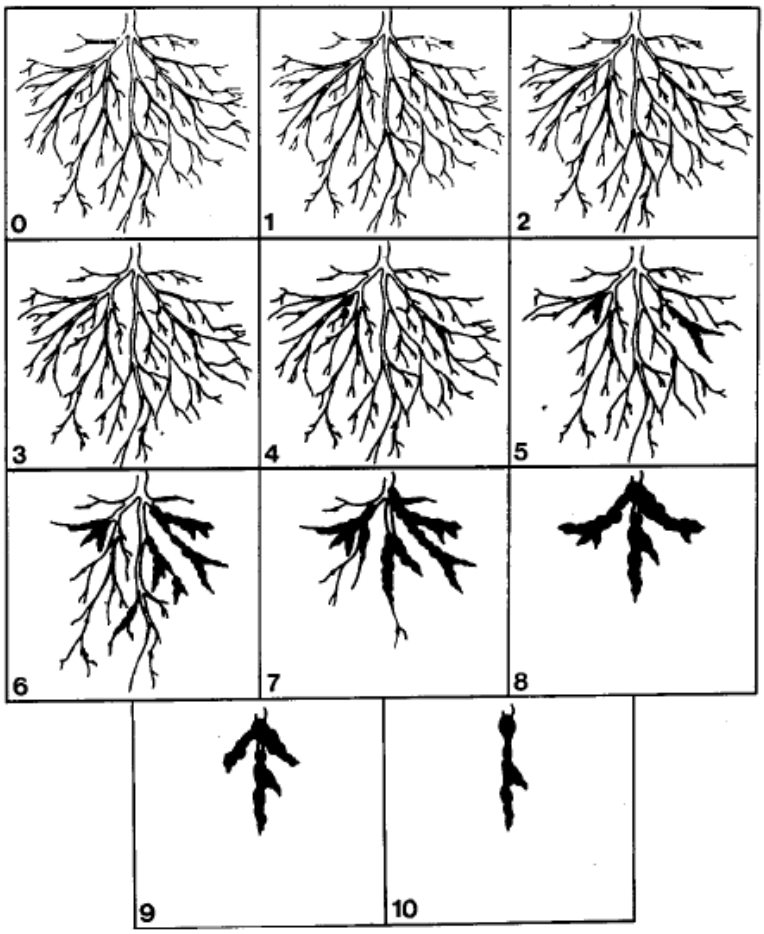


Figure 7 | Schémas des chevelus racinaires en fonction de l'indice de galle adapté de (Zeck, 1971)

d'eau et d'une seconde assiette. Les échantillons sont laissés pendant deux jours à température ambiante pour laisser le temps aux larves vivantes de passer à travers les mailles. Une fois ces deux jours écoulés, la solution contenue dans l'assiette est récupérée dans un tube à essai de 50 ml. La solution est laissée à décanter une heure. Le surnageant de la phase supérieure est éliminé afin d'obtenir un volume final de 25 ml. Cinq millilitres sont prélevés après homogénéisation de la solution et déposés sur une lame de comptage. Les nématodes sont identifiés (larves de *Meloidogyne* et nématodes saprophages non phytoparasites) et dénombrés à la loupe binoculaire.

5. Analyses statistiques

Les données de la partie expérimentale sont analysées grâce au logiciel R. Tout d'abord, des tests préliminaires permettent de déterminer si des tests paramétriques sont applicable ou non. Comme la taille de l'échantillon est inférieure à 40 données, le test de la normalité des résidus est réalisé avec un test de Shapiro-Wilks. Lorsque les résidus sont normaux, un test de Bartlett est fait afin de vérifier l'homogénéité des variances.

Pour les analyses qualitatives (estimation de l'effet dose à 3 modalités), une ANOVA à 1 facteur est effectuée lorsque les données le permettent, un test de Kruskal-Wallis dans le cas contraire. Pour les tests de post-hoc, un test de Tukey est effectué à la suite de l'ANOVA et un test de Wilcoxon après un test de Kruskal-Wallis. En outre, un test de χ^2 est effectué pour la variable à expliquer discrète qu'est l'indice de galle.

Des analyses quantitatives sont aussi réalisées dans le cas des salades. En effet, une corrélation de Spearman entre la masse des racines et la taille ou la biomasse de la partie aérienne est effectuée. Cette corrélation de Speaman est exécutée par le package Hmisc. De plus, une régression linéaire est appliquée sur le nombre de feuilles en fonction de la dose d'œufs appliquée.

Une comparaison entre le poids frais des feuilles et des racines est effectuée et la variance de chacune de ces variables est réalisée par le test asymptotique pour l'égalité des coefficients de variation de k populations par le package cvequality.

Enfin, la détermination de l'avancée du cycle de développement des nématodes du nombre de degrés jours est effectué sur le logiciel Excel.

Résultats et interprétations

I. Aspect modélisation

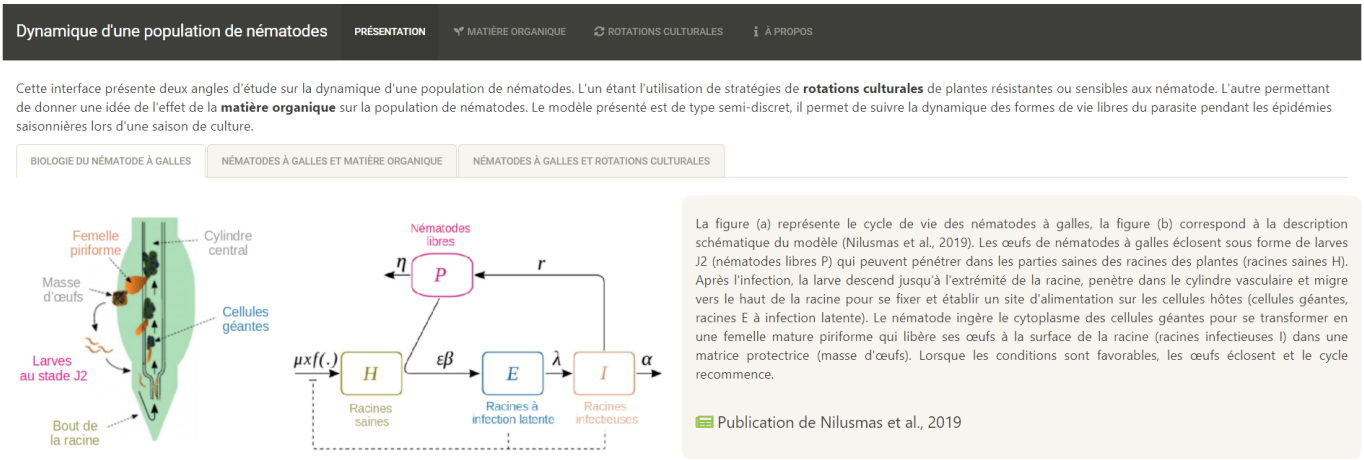
1. Application Shiny

L'un des objectifs de ce stage est le développement d'une interface graphique permettant à des non-modélisateurs de pouvoir interagir aisément avec les modèles. Elle est ainsi destinée à des agriculteurs, des ingénieurs ou des chercheurs voire aussi à des étudiants. L'interface de l'application est présentée en Figure 8. Elle présente quatre onglets principaux.

Le premier onglet ouvert par défaut donne sur une page de présentation. Cette page permet de présenter l'objectif de l'application. Elle est aussi subdivisée en sous-onglets présentant le cycle biologique du nématode à galle, puis modèle adapté à l'apport de matière organique et enfin le modèle développé par Nilusmas *et al*. (2020).

Les deux onglets suivants constituent l'interface interactive avec les modèles et ont une disposition similaire. Le deuxième onglet présente le modèle adapté à l'application de matière organique. Le troisième onglet permet d'interagir avec le modèle de rotations culturales. La partie

a



b

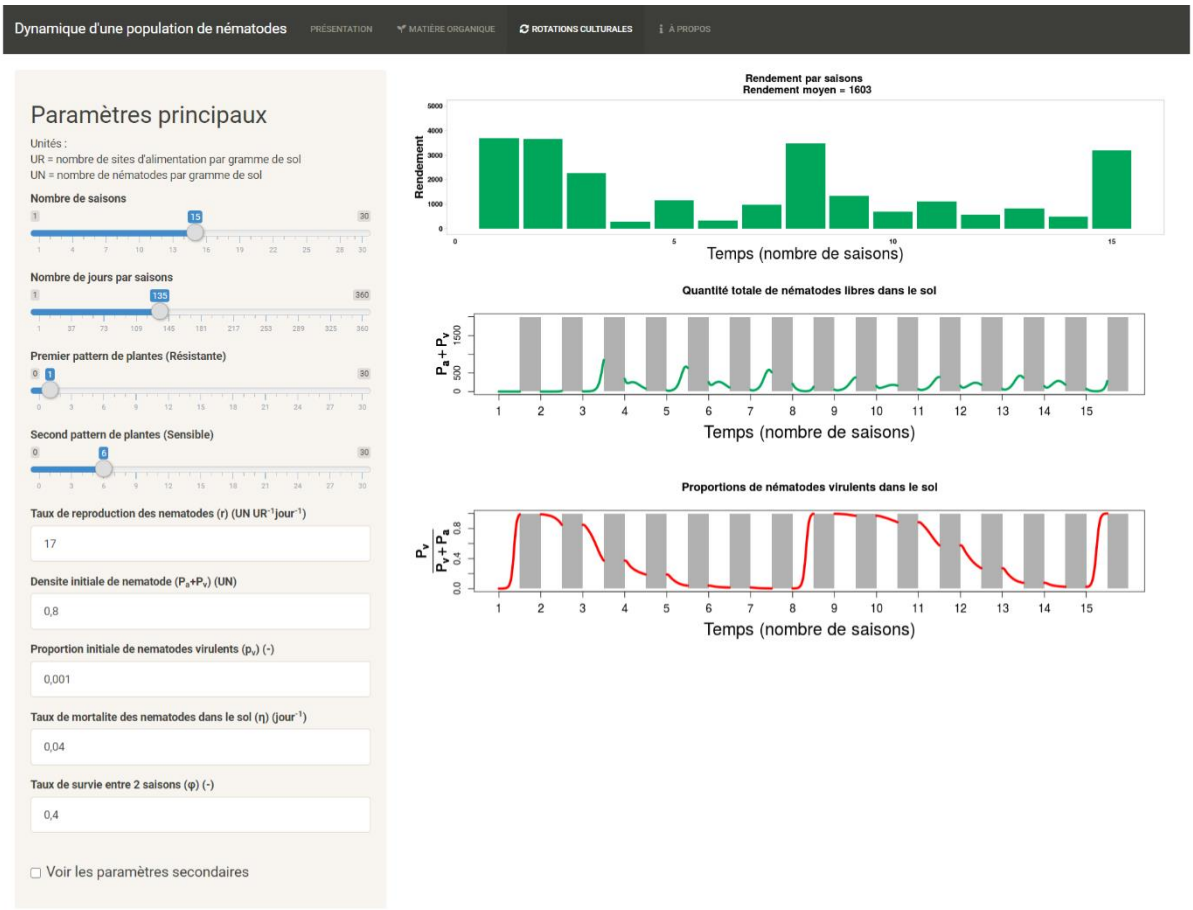


Figure 8 | Captures d'écrans de l'application Shiny développée

(a : page d'accueil, b : page interactive avec modèle rotation culturale)

gauche de la page est constituée de réglettes et de boîtes d'entrées numérique afin de faire varier les paramètres des modèles. Cette zone est subdivisée en deux : les paramètres principaux sont affichés par défaut et les paramètres secondaires (qui influent peu sur les graphiques) dans un panneau s'affichant en cochant la case correspondante. Le changement des paramètres change automatiquement l'allure des graphiques situés sur la droite de la page. Trois graphiques sont présentés : le rendement saisonnier (issus du HRD), la quantité totale de nématodes dans le sol et la part de nématodes virulents dans sur l'horizon de temps considéré.

Enfin, le dernier onglet présente des informations complémentaires (présentation du projet Ecophyto Interlude dans lequel s'inscrit l'application et les sources utilisées).

Un dernier aspect n'a pas pu être inclus dans cette application dans le cadre du stage ; la spatialisation intra-champs de la dynamique des nématodes. Un outil permettant d'observer le déplacement des nématodes au sein d'une parcelle en fonction de densités initiales en nématodes ou des conditions pédologiques hétérogènes est présenté en Annexe III.

Cette application HTML peut être utilisée sur tout systèmes d'exploitation doté d'un navigateur internet. Une des pistes d'amélioration en cours est de l'adapter à une utilisation sur smartphones et tablettes.

1. Rotations culturales

Tout d'abord, la Figure 9 montre l'évolution d'une population de nématodes au cours de 15 saisons de culture en fonction de la stratégie de rotation culturale appliquée sur une parcelle. Les travaux de Nilusmas *et al.* (2020) permettent de mettre en lumière une stratégie de rotation culturale optimisant le rendement. Cette stratégie consiste à mettre en culture des plants résistants aux nématodes sur une saison puis des plants sensibles sur six saisons, cette stratégie est aussi appelée 1R6S. Cette stratégie est représentée en bleu sur les Figure 9-a à Figure 9-c. Cette stratégie est comparée à la stratégie de gestion des nématodes à galles classiquement utilisée, c'est-à-dire l'utilisation de plants uniquement résistants, ou stratégie tout R (en jaune sur la Figure 9-a et Figure 9-b). Ainsi, la Figure 9-a montre que ces deux stratégies se distinguent peu en termes de quantité totale de nématodes par gramme de sol. En revanche, la Figure 9-b révèle que la composition de la population de nématodes dans le sol diffère entre les deux stratégies. En effet, les nématodes virulents sont extrêmement présents lors de la stratégie tout R. En revanche, leur proportion oscille au cours de la stratégie 1R6S avec un pic lors des saisons où des plants résistants sont utilisés. La Figure 9-c représente l'évolution du rendement obtenu lors de l'application de la stratégie 1R6S. Le rendement calculé est plus élevé lors des saisons de cultures de plants résistants et déclinent au fur et à mesure de l'utilisation de plants sensibles. La Figure 9-d présente la différence relative de rendement entre la stratégie 1R6S et la stratégie tout R. D'après cette figure, il y a plus de saisons où le rendement de la stratégie 1R6S est inférieur ou égale à celui de la stratégie tout R. Toutefois, les rendements de la 8ème et 15ème saison (correspondant à l'utilisation de plantes résistantes) sont respectivement 3,5 et 2 fois supérieurs à ceux obtenus avec la stratégie tout R. Ces figures soulignent donc la forte variabilité de rendement qu'occasionne l'utilisation d'une stratégie de rotation culturale.

La Figure 10 représente ainsi la variance interannuelle du HRD en fonction de son HRD moyen de chaque stratégie de rotation possible sur 15 saisons de culture. Les stratégies tout R (15R0S) et tout S (0R15S, utilisation de plants sensibles sur les 15 saisons) sont aussi représentées. Ce graphique représente aussi une optimisation multicritère à savoir : fort HRD moyen pour une faible variance

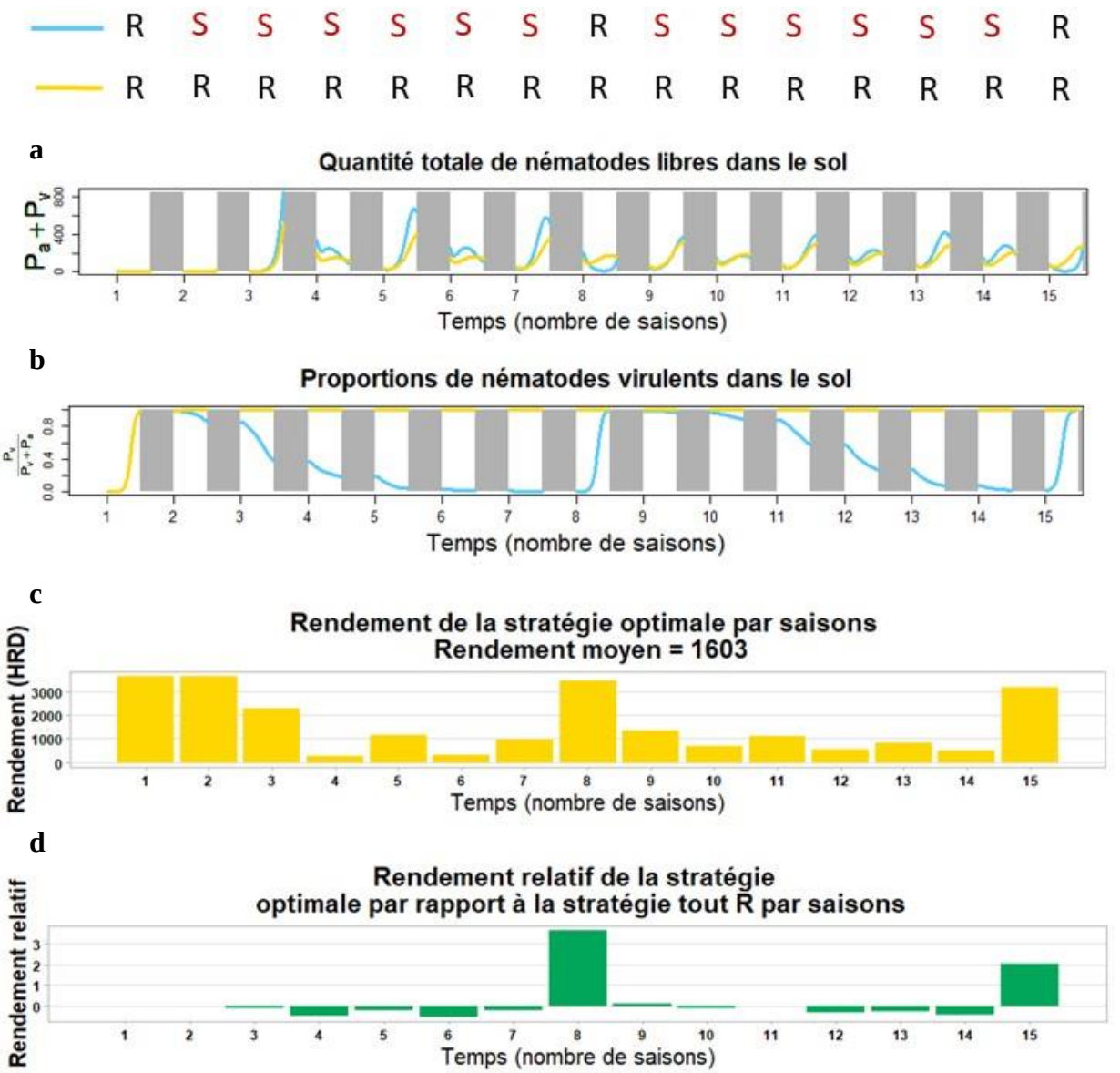


Figure 9 | Dynamique d'une population de nématodes et du rendement sur une parcelle sur deux rotations culturales

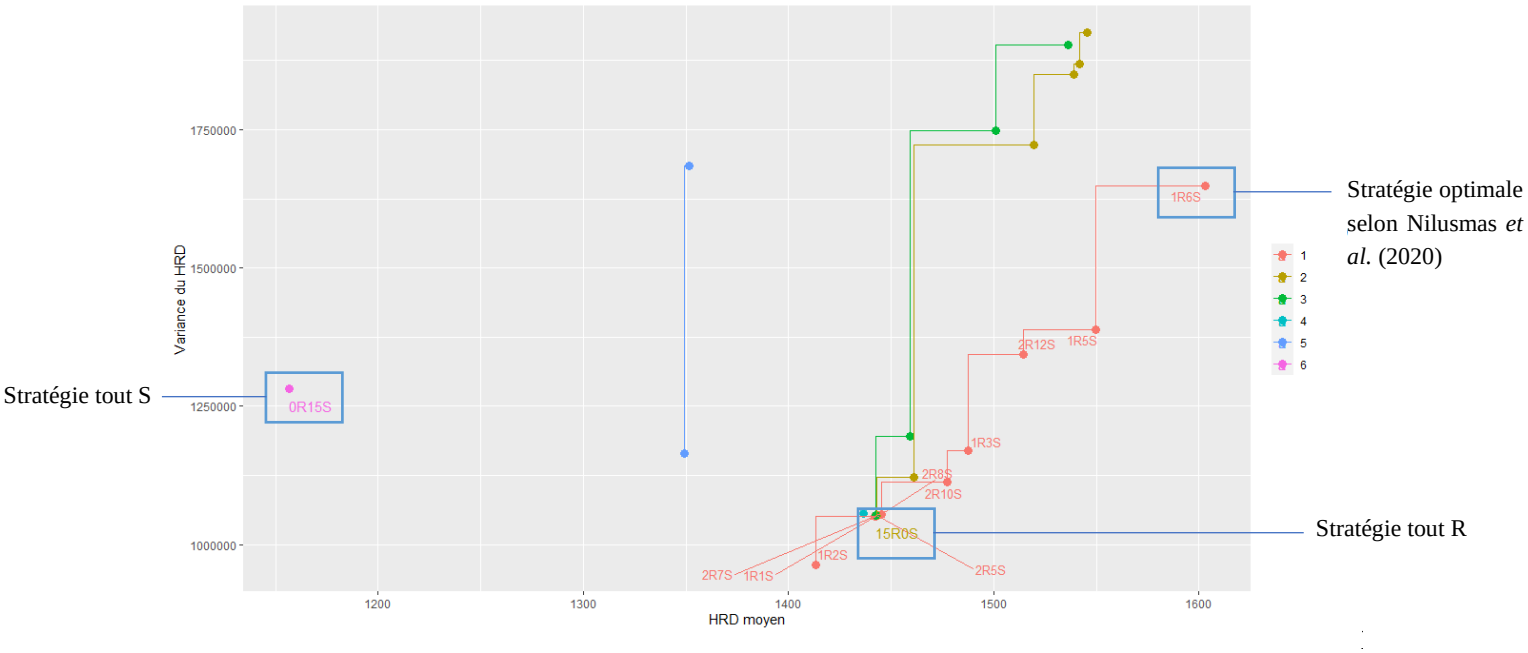


Figure 10 | Variance du HRD en fonction du HRD moyen de chaque rotation possibles, re-groupées en front de pareto

interannuelle du HRD. Cette optimisation multicritère est représentée par des fronts de Pareto reliant chaque stratégie. Chaque front correspond à l''impossibilité d'augmenter le HRD moyen sans augmenter la variance interannuelle du HRD. Le front de niveau 1 représente les solutions optimales au niveau de ces deux critères. Les stratégies tout S et tout R se situent respectivement sur les fronts de niveau 6 et 2. De plus, 10 stratégies se situent sur le front de niveau 1. Il est alors difficile de distinguer une solution optimale pour ces deux critères car ces 10 stratégies sont toutes optimales sur les deux critères considérés.

2. Matière organique

La Figure 11 représente d'une part (à gauche) la quantité de nématodes libres par gramme de sol en fonction du temps et d'autre part (à droite) le rendement (ou HRD) en fonction du temps. L'horizon de temps considéré est de 15 saisons. Cette figure représente les résultats obtenus pour une population de nématodes avirulents sur des plantes sensibles pour des conditions contrastées d'application de matière organique.

Tout d'abord, la Figure 11-a représente les conditions témoins, c'est-à-dire en l'absence de matière organique. Ce qui peut être observé est qu'il y a une dynamique bisannuelle de la population de nématodes. En effet, des pics de développement sont observés une saison sur deux. Ces pics de développement ont visiblement un impact direct sur le HRD, qui présente de fortes oscillations qui correspondent à la dynamique de développement des nématodes. Ces oscillations de HRD ont tendance à diminuer au fur et à mesure des saisons.

Ensuite, la Figure 11-b présente ces résultats dans le cas d'un apport de matière organique végétale très nématicide ($\eta = 0.06$). La quantité de nématodes dans le sol est très inférieure par rapport aux autres scénarios culturaux. De plus, le HRD est nettement supérieur qu'en absence de matière organique et beaucoup moins variable entre les saisons.

Enfin, les Figure 11-c et Figure 11-d se concentrent respectivement sur un apport en matière organique animale en quantité optimale et en excès. Un apport en matière organique animale optimal permet d'obtenir un HRD moyen supérieur que sans matière organique mais inférieur à une conduite en présence de matière organique végétale nématicide (949 contre 782 et 1341). En revanche, cet apport augmente la variabilité inter saisonnière de la quantité de nématodes dans le sol et du HRD. En outre, la quantité de nématodes dans le sol est pratiquement multipliée par trois sur la première saison de culture par rapport à la conduite sans matière organique. En revanche, un apport excédentaire de matière organique animale induit un faible HRD moyen (690) ainsi qu'une faible variance inter saisonnière de la quantité de nématodes dans le sol et du HRD.

II. Aspect expérimental

Le développement de la population de nématodes à galles inoculée dans les pots est évalué selon plusieurs critère pouvant être répartis en deux catégories : les marques d'infestations et les impacts physiologiques.

Les marques d'infestations sont représentées par deux critères : l'indice de galle (Zeck, 1971) et le nombre de pontes. Concernant l'indice de galles, aucun effet dose significatif n'est observé entre les deux variétés étudiées. En effet, la différence significative est entre les plants inoculés ou non. Les mêmes observations peuvent être faites sur le nombre de pontes. En outre, l'indice de galle et le nombre de pontes observés sur les deux variétés sont nettement inférieurs à ceux pouvant être observés sur tomates. De plus, ces deux critères sont plus faibles chez les mâches

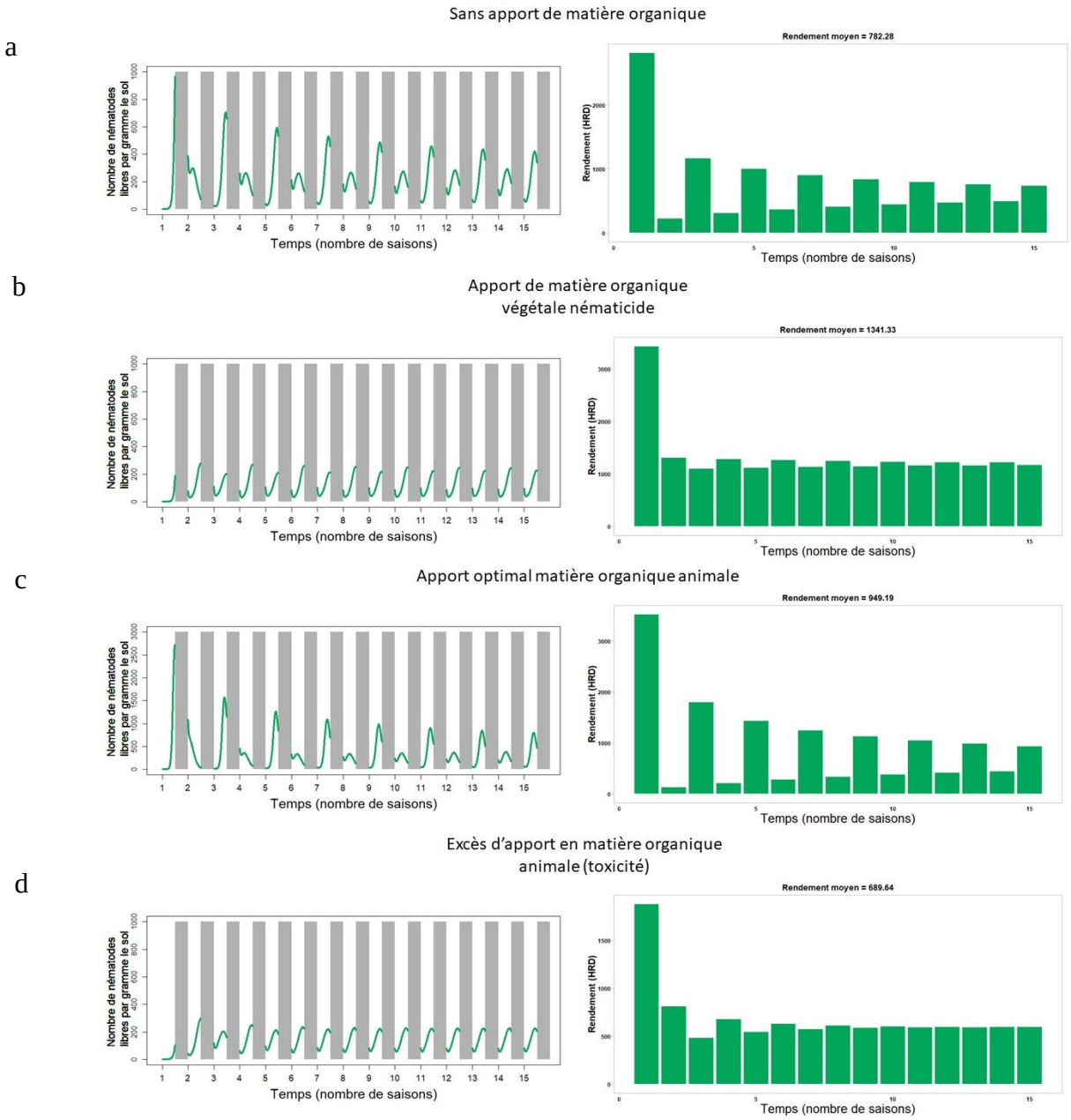


Figure 11 | Dynamique d'une population de nématodes avirulents et du rendement sur une parcelle en fonction de différents apports en matière organique

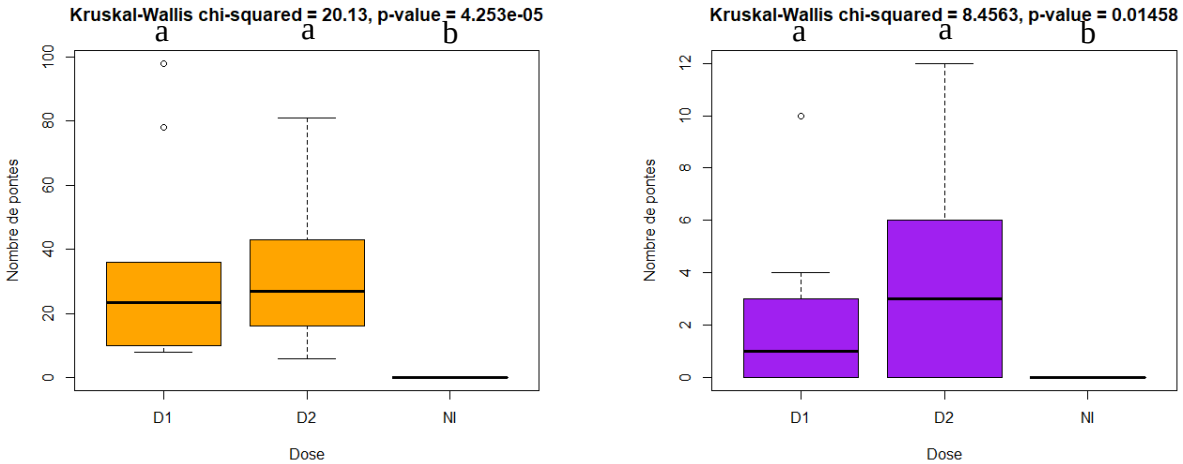


Figure 12 | Boxplots du nombre de pontes en fonction de la dose d'inoculum appliquée (D1 = 10 000 œufs par kg de sol, D2 = 5 000 œufs par kg de sol, NI = non inoculé)

que chez les salades (Figure 12). Bien que des galles ainsi que de jeunes pontes sont observées, aucune larve vivante de nématode à galles n'a pu être observée dans le sol quelle que soit la modalité.

Les résultats physiologiques se basent sur les caractéristiques racinaires et végétatives des plants en fonction des différents inoculum appliqués.

Tout d'abord, les salades sont caractérisées par une corrélation de Spearman négative de l'indice racinaire en fonction de la dose. En effet, au plus la dose d'inoculum est importante, au plus l'indice de taille racinaire est bas (Figure 13). Cet effet est équivalent sur le poids frais et sec des racines où les racines des plants non inoculés sont significativement plus lourdes que celles des racines des plants inoculés, mais la dose de l'inoculum ne donne pas un effet significatif. En revanche, ces observations diffèrent pour les mâches. En effet, aucune différence significative n'est observée entre les modalités concernant, l'indice de taille, le poids frais et le poids sec des racines.

Concernant l'analyse de la partie végétative, le nombre de feuilles des salades est impacté par la présence et la dose de nématode inoculée car elle peut être représentée par une relation linéaire. Toutefois, aucune autre différence significative n'est observée au niveau de la partie végétative des plants.

Les scatter plots de la Figure 14 ont pour but de représenter un potentiel lien entre le poids frais des parties racinaires et végétatives des plants. Les points sont regroupés en fonction de l'indice de galles car la présence de galles peut influer sur le poids racinaire. Dans le cas des salades, l'effet galles n'est pas observable contrairement à l'effet présence ou absence d'inoculum. De plus, plus de groupes sont observables dans le cas des mâches que dans celui des salades. Enfin, d'après le test asymptotique pour l'égalité des coefficients de variation de k populations, il y a plus de variabilité en fonction du poids racinaire que du poids des feuilles pour les modalités mâches et salades.

Pour finir, le nombre de degré jours accumulés tout au long de l'expérience est de 685°C.j.

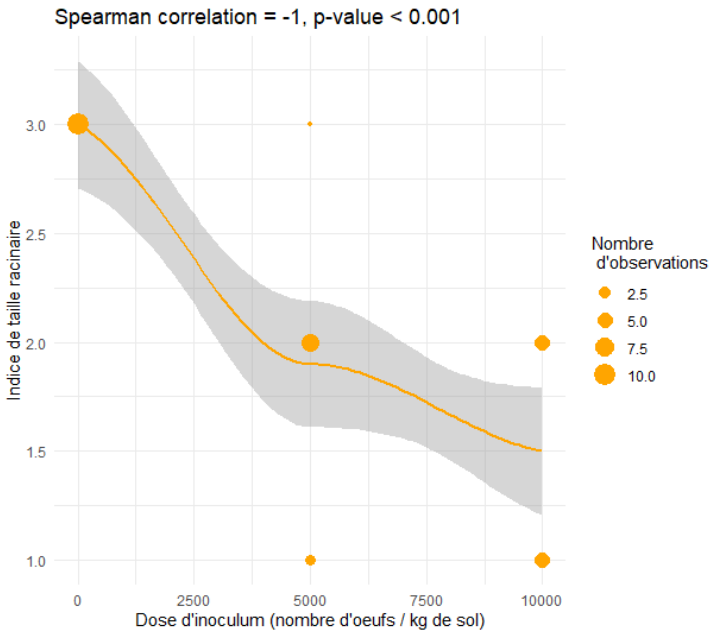


Figure 13 | Corrélation de Spearman entre l'indice de galles et la dose d'inoculum (nombre d'oeufs / kg de sol) pour les plants de salades

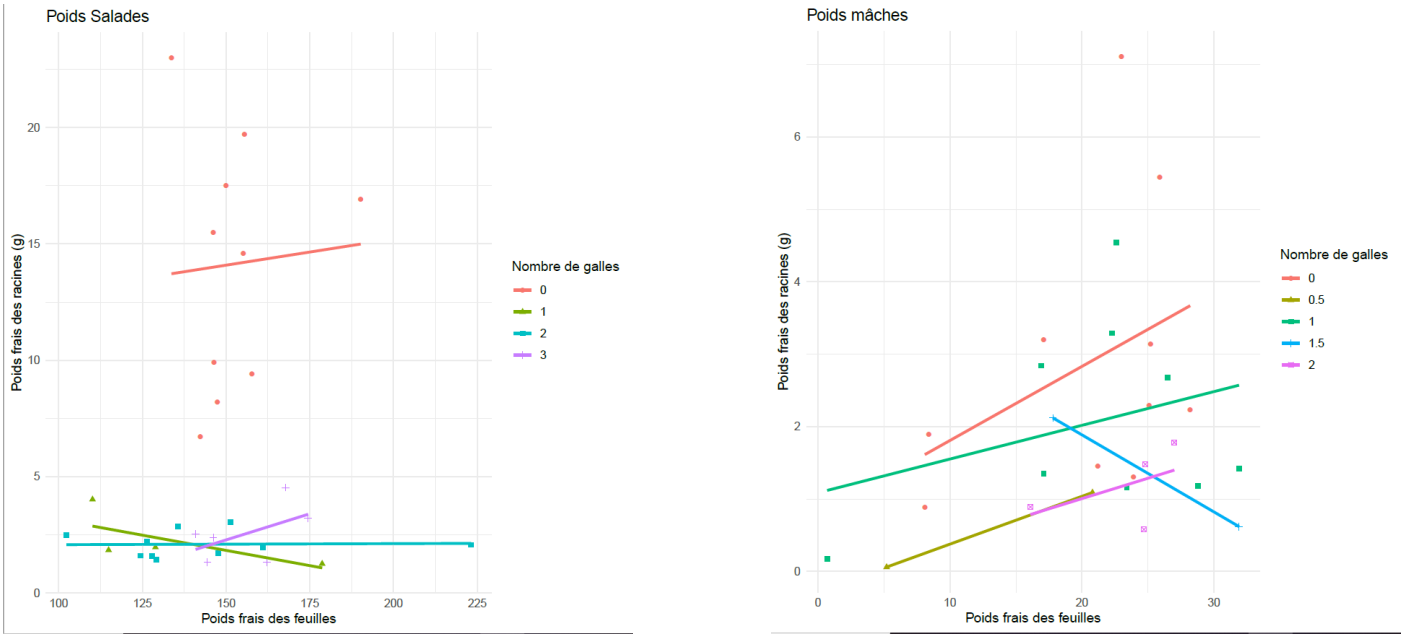


Figure 14 | Scatter plots du poids frais des racines en fonction du poids frais des feuilles (en grammes, salades à gauche, mâches à droite), pondération par le nombre de galles

Discussion

I. Outils de modélisation

1. Application Shiny

Tout d'abord, l'un des objectifs de ce stage a été le développement d'une interface graphique permettant à des non-modélisateurs de pouvoir interagir aisément avec les modèles. Cette interface représentait une attente forte de la part du projet Interlude. Elle a déjà été présente en tant qu'outil de modélisation dans le cadre de la préparation des ateliers de co-conception entre professionnels du secteur agricole et scientifiques autour des problématiques de gestions agroécologique de la santé des sols au cœur de ce projet. Dans ce cadre, elle permet de montrer facilement et rapidement l'impact des différentes conduites de culture (stratégies de rotations culturales et apports en matière organique) sur la population de nématodes à galles dans le sol.

Une des pistes d'amélioration de cet outil serait d'y implémenter d'autres approches de modélisation sur cette thématique, comme par exemple des visualisations de la dispersion de la population de nématodes au sein d'une parcelle. Un travail a déjà été effectué sur un modèle de simulation lié à cette question (voir Annexe III). Néanmoins, faute de temps suffisant, le module n'est pas inclus dans l'application à ce stade. En outre, il serait aussi intéressant de rendre cette application accessible sur smartphone et tablettes afin de faciliter son usage dans les ateliers de co-conception, ce type de matériel étant plus accessible que des ordinateurs. Ceci devrait être relativement facile du fait de l'existence d'outils dédiés comme par exemple https://rinterface.github.io/shinyMobile/. Une évolution à court terme sera d'héberger cette application sur un serveur de l'INRAE via une plateforme Open Source Shiny Server. De telles plateformes sont en cours de développement au sein de l'équipe d'appui informatique de proximité et serveurs scientifiques département MathNum de l'INRAE.

2. Optimisation moyenne – variance du rendement

Le deuxième objectif de ce stage est de discerner les stratégies de rotations minimisant la variabilité inter-saisonnière du rendement tout en maximisant le rendement moyen saisonnier. Plusieurs solutions optimales se dégagent de cette optimisation bi-critère. De plus, la stratégie tout R se trouve très proche du front de Pareto optimal. De ce fait, les rotations culturales entre plantes sensibles et résistantes n'est peut-être pas la meilleure solution sur le plan économique. En effet, elle induit une certaine variabilité de rendement et par conséquent de revenus. Néanmoins, il est connu que cette stratégie limite le contournement des résistances et est à privilégier (Djian-Caporalino *et al*., 2014 ; Créte *et al*., 2020 ; Bousset and Chèvre, 2013). La prise en compte d'un critère de durabilité lié à apparition de virulents dans un aspect multi critère serait une piste permettant d'affiner la sélection de stratégies optimales (Fabre *et al.* 2015). De plus, ne stratégie prometteuse pour compenser la variabilité temporelle du rendement et à la fois profiter d'un rendement moyen important, serait de désynchroniser les différentes parcelles d'une exploitation, chacune suivant la rotation optimale avec un décalage restant à définir.

3. Matière organique

Il a été délicat de modéliser l'impact d'un apport de matière organique. En effet, il est très dépendant du type de matière organique appliqué mais aussi de sa composition précise. Ainsi, les résultats obtenus par ce modèle représentent l'impact qualitatif de l'apport en matière organique de

façon satisfaisante. Toutefois, ce modèle ne prend pas du tout en compte le temps de minéralisation de la matière organique et son évolution au cours du temps. Par exemple, le modèle de Parton *et al.*, (1993) est bien plus complet à ce niveau en prenant en compte le climat, la gestion liée à l'activité humaine, les propriétés du sol, la productivité des plantes, et leur décomposition.

II. Résultats expérimentaux

Un des intérêts principaux de cette étude était la proximité de sa mise en place avec les conditions appliquées sur le terrain. Ces résultats renforcent les observations empiriques au champ (dire d'agriculteurs et conseillers agricoles). En effet, ces résultats désignent la mâche comme plante mauvais-hôte pour les nématodes à galles, et permettent de quantifier leur influence sur les dynamiques des nématodes. En outre, un faible effet de l'inoculation de nématodes a été observé sur les salades bien que les salades soient considérées comme des plantes sensibles aux nématodes à galles. Il est possible que cela soit dû au fait que cet essai ait été mené sur la période d'automne – hiver. En effet, Starr and Jeger (1985) ont montré que le potentiel infectieux des nématodes est réduit en hiver. Ainsi, à température basse, l'impact sur l'aspect physiologique de la plante est plus faible. Donc le conseil donné aux agriculteurs de décaler les dates de repiquage des salades sur des périodes plus froides semble également être pertinent à la suite de cette étude.

Toutefois, les résultats expérimentaux ont été assez inattendus dans l'ensemble. Tout d'abord, les formes libres vivantes de nématodes étaient absentes du sol. Ce résultat est d'autant plus surprenant que des galles et des pontes ont été observées sur les racines. Cela témoigne d'une infection et d'une survie de l'inoculum pendant un certain temps. Il ne faut donc pas conclure que l'absence de formes libres vivantes de *Meloidogyne incognita* constatée correspond à un effet nématicide des cultures de salades ou de mâches. Une première hypothèse pour expliquer ce résultat repose sur la suspension du cycle en fin d'expérience, ce qui aurait empêché sa réalisation complète. Vrain *et al*., 1978 montrent que la température minimale journalière arrêtant le développement de *Meloidogyne incognita* 10,8°C. Or, seul le dernier jour de culture a enregistré une température moyenne journalière inférieure à 10,8°C. Il est donc peu probable que l'absence de larves vivantes dans le sol ne vienne de cela. Une seconde hypothèse envisagée est que le premier cycle de développement des nématodes a été dépassé lors des extractions de sol. Cette hypothèse est la plus plausible. En effet, la somme des degrés jours entre la mise en culture et l'extraction de sol obtenue est de 685 °C.jour. Or, un cycle de développement pour l'espèce *Meloidogyne incognita* est complété au bout de 400 °C.jour (Ploeg and Maris, 1999). Ainsi, le premier cycle de reproduction a été dépassé. De ce fait, les larves ont soit péri soit pénétré dans les racines, la méthode d'extraction ne permet donc pas de les observer. De plus, en fin d'essai, des tomates sensibles ont été repiquées dans le sol d'un pot de sol nu et d'un pot de mâche. Après 6 semaines à 24°C en pièce climatisées, les racines de ces plantes ont été analysées : l'absence de galles sur les racines de tomates sensibles va dans le sens de cette hypothèse. En effet, s'il restait des œufs dans le sol, ils auraient éclos et les larves auraient pénétré les racines et des galles auraient été observées sur ces tomates sensibles. Il semble donc qu'il y ait eu une forte éclosion en début d'essai en serre, favorisée par la forte humidité dans les pots et de hautes températures entre la fin du

mois de septembre et le début du mois d'octobre, souvent supérieure à 25°C. Ploeg and Maris (1999) ont montré qu'il suffit d'une vingtaine de jours pour compléter un cycle à cette température. L'absence de plante (sol nu), ou la présence d'une plante mauvais-hôte (mâche) ont eu raison des larves à peine sorties des œufs inoculés. Il manque toutefois le résultat de la culture d'une tomate sensible sur un sol de culture de salade qui n'a pas pu être effectué pendant mon stage afin de pourvoir confirmer cette supposition.

Par ailleurs, un nombre de pontes très faibles a été compté sur les racines des salades et des mâches. En effet, Dias-Arieira *et al.,* 2011 ont observé une centaine de ponte de *Meloidogyne incognita* par plant de salades cultivé dans un sol moins infesté que dans cette étude, contre 26 en moyenne pour cet essai. Ce résultat peut aussi être expliqué par l'hypothèse supposant que le premier cycle a été dépassé. En effet, les pontes du premier cycle étant vieilles (comptées 3 semaines après la fin du 1er cycle), se seraient décrochées et n'ont donc pas été comptées. Ainsi, seul un décompte des pontes jeunes du milieu du second cycle a été effectué, ce qui pourrait expliquer le faible nombre trouvé. De plus, le faible nombre de galles observé à d'autant plus accentué ce résultat.

En enfin, il faudrait introgresser ces résultats dans le modèle afin de pouvoir les exploiter complêtement. Ainsi, il peut être envisagé de déduire un taux de mortalité lié à la culture mise en place à partir du nombre de pontes observées sur les racines (une ponte correspondant à une femelle vivante). Toutefois, comme ces résultats correspondent à un milieu de cycle, cela n'a pas pu être effectué. De plus, comme les pots ont été inoculés à partir d'œufs, l'estimation du nombre de larves initial serait très approximative (le taux d'éclosion ayant été très variable).

Conclusion et perspectives

Pour conclure, il existe divers moyens de gérer la pression en nématodes à galles dans les cultures. Avec la réduction drastique de l'usage des nématicides en France, il est nécessaire de trouver des moyens de lutte durables contre ce phytopathogène. En outre, ces moyens de lutte doivent aussi prendre en compte les avis et les besoins concrets des agriculteurs.

Tout d'abord, certaines stratégies de rotations culturales peuvent effectivement permettre d'obtenir un rendement moyen sur plusieurs saisons supérieur à celui obtenu lors de l'utilisation successive de plantes résistantes. Toutefois, la majorité des rotations culturales testées induisent aussi une certaine variabilité inter-saisonnière, ce qui peut être désavantageux pour les exploitants agricoles. Néanmoins, il est important d'insister sur le fait que même si les rotations culturales induisent unes variabilité inter-saisonnière, elles sont nécessaires pour la conservation et la durabilité des résistances et sont à favoriser. Ainsi, une des stratégies optimales moyenne-variance pourrait être testée sur le terrain afin d'observer concrètement les résultats de son application.

En outre, un aspect du modèle pourrait être développé. En effet, Djian-Caporalino *et al*. (2014) ont testé expérimentalement l'effet de rotations culturales entre trois cultivars aux gènes de résistance différents. Il serait alors intéressant d'ajouter au modèle le choix de la variété résistante cultivée et ainsi suivre la dynamique d'une population de diverses souches de nématodes virulents.

Ensuite, l'application de matière organique peut apparemment réduire l'impact des nématodes à condition d'être correctement utilisée (notamment vis-à-vis de la problématique la phytotoxicité de la matière organique animale). L'application développée permet de montrer convenablement les différentes dynamiques obtenues en fonction du type de et de la quantité de matière organique

apportée. Elle constitue ainsi un bon outil de dialogue avec les agriculteurs et conseillers agricoles sur ce point.

Enfin, les résultats expérimentaux ont permis de confirmer les conseils empiriques donnés aux agriculteurs sur la gestion de leur culture d'hiver, notamment au niveau de l'utilisation des mâches comme plantes mauvaise hôte. Ces résultats sont ainsi à valoriser afin de perpétuer ces conduites culturales à l'avenir.

Aujourd'hui, l'objectif de l'agronomie est de produire durablement tout en maintenant des rendements corrects, répondant aux besoins actuels. Une des solutions pour parvenir à un tel objectif réside en l'agroécologie. Cette dernière repose sur cinq piliers : réduire les pertes d'intrants dans l'environnement, favoriser les cycles des différents minéraux, favoriser les interactions biologiques, protéger et conserver les sols, et enfin diversifier les cultures dans l'espace et dans le temps (Tomich et al., 2011). Les deux derniers piliers peuvent être aisément combinés afin de développer des stratégies de lutte intégrée et ainsi apporter des solutions de gestion durable à différents problèmes identifiés en production agricole, comme la gestion des populations de nématodes à galles. Cependant, pour parvenir à l'identification de plans de gestion efficaces, il est nécessaire de concevoir et d'évaluer a priori les différents systèmes de culture possibles. Ainsi, l'application développée permettant d'évaluer les dynamiques intra-saisonnière des populations de nématodes à galles en fonction des rotations envisagées et des modalités d'application de matière organique, représente un outil d'aide à la décision très intéressant. Il permet d'implémenter de façon active ce processus long et continu qu'est la transition agroécologique.

Bibliographie :

Abad P, Gouzy J, Aury J-M, Castagnone-Sereno P, Danchin EGJ, Deleury E, Perfus-Barbeoch L, Anthouard V, Artiguenave F, Blok VC, et al (2008) Genome sequence of the metazoan plant-parasitic nematode Meloidogyne incognita. Nat Biotechnol **26**: 909–915

Akhtar M, Malik A (2000) Roles of organic soil amendments and soil organisms in the biological control of plant-parasitic nematodes: a review. Bioresource Technology **74**: 35–47

Badra T, Saleh MA, Oteifa BA (1979) Nematicidial activity and composition of some organic fertilizers and amendments. Revue Nématol **2**: 29–36

Bélair G (2005) Les nématodes, ces anguillules qui font suer les plantes... par la racine. Phytoprotection **86**: 65–69

van den Bosch F, Gilligan CA (2003) Measures of Durability of Resistance. Phytopathology® **93**: 616–625

Bousset L, Chèvre A-M (2013) Stable epidemic control in crops based on evolutionary principles: Adjusting the metapopulation concept to agro-ecosystems. Agriculture, Ecosystems & Environment **165**: 118–129

Castagnone-Sereno P (2002) Genetic variability in parthenogenetic root-knot nematodes, Meloidogyne spp., and their ability to overcome plant resistance genes. Nematology **4**: 605–608

Castagnone-Sereno P, Bongiovanni M, Wajnberg E (2007) Selection and parasite evolution: a reproductive fitness cost associated with virulence in the parthenogenetic nematode Meloidogyne incognita. Evol Ecol **21**: 259–270

Castillo MB (1985) Some studies on the use of organic soil amendments for nematode control. Phil. Agr. **68**: 76–93

Cerda R (2020) Assessment of yield and economic losses caused by pests and diseases in a range of management strategies and production situations in coffee agroecosystems. Institut National d'Etudes Supérieures Agronomiques de Montpellier

Cetintas R, Yarba MM (2010) Nematicidal Effects of Five Plant Essential Oils on the Southern Root-Knot Nematode, Meloidogyne incognita Race 2. J Anim Vet Adv **9**: 222–225

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 Prot **30**: 1251–1262

Crété R, Pires RN, Barbetti MJ, Renton M (2020) Rotating and stacking genes can improve crop resistance durability while potentially selecting highly virulent pathogen strains. Scientific Reports **10**: 19752

Dias-Arieira C, Santana S, Freitas L, Cunha-Chiamolera T, Biela F, Puerari H, Chiamolera F (2011) Efficiency of Pochonia chlamydosporia in Meloidogyne incognita control in lettuce crop (Lactuca sativa L.). Journal of Food Agriculture and Environment **9**: 561–563

Djian-Caporalino C (2012) Root-knot nematodes (Meloidogyne spp.), a growing problem in French vegetable crops. EPPO Bull **42**: 127–137

Djian-Caporalino C (2018) Innovations techniques et variétales pour la gestion des nématodes à galles. Univ Européenne

Djian-Caporalino C, Mateille T, Bailly-Bechet M, Marteu N, Fazari A, Bautheac P, Raptopoulo A, Van Duong L, Tavoillot J, Martiny B, et al (2019) Evaluating sorghums as green manure against root-knot nematodes. Crop Protection **122**: 142–150

Djian-Caporalino C, Palloix A, Fazari A, Marteu N, Barbary A, Abad P, Sage-Palloix A-M, Mateille T, Risso S, Lanza R, et al (2014) Pyramiding, alternating or mixing: comparative performances of deployment strategies of nematode resistance genes to promote plant resistance efficiency and durability. BMC Plant Biol **14**: 53

Djian-Caporalino C, Villeneuve F (2018) Les nématodes à galles Meloidogyne spp. Infos Ctifl 1–24

Elmiligy IA, Norton DC (1973) Survival and Reproduction of Some Nematodes as Affected by Muck and Organic Acids. J Nematol **5**: 50–54

Fabre F, Bruchou C, Palloix A, Moury B (2009) Key determinants of resistance durability to plant viruses: Insights from a model linking within- and between-host dynamics. Virus Res **141**: 140–149

Fabre F, Rousseau E, Mailleret L, Moury B (2012) Durable strategies to deploy plant resistance in agricultural landscapes. New Phytologist **193**: 1064–1075

Fabre F, Rousseau E, Mailleret L, Moury B (2015) Epidemiological and evolutionary management of plant resistance: optimizing the deployment of cultivar mixtures in time and space in agricultural landscapes. Evolutionary Applications **8**: 919–932

Flor HH (1971) Current Status of the Gene-For-Gene Concept. Annual Review of Phytopathology **9**: 275–296

Fussmann G, Blasius B (2005) Community response to enrichment is highly sensitive to model structure. Biology letters **1**: 9–12

Harrell FE (2020) Package 'Hmisc'

Hoitink H, Boehm M (1999) Biocontrol Within The Context Of Soil Microbial Communities: A Substrate-Dependent Phenomenon. Annual Review of Phytopathology **37**: 427–446

Jaffee BA (2006) Interactions Among a Soil Organic Amendment, Nematodes, and the Nematode-Trapping Fungus *Dactylellina candidum*. Phytopathology® **96**: 1388–1396

Kermack WO, McKendrick AG (1927) A contribution to the mathematical theory of epidemics. 22

Lof ME, de Vallavieille-Pope C, van der Werf W (2017) Achieving Durable Resistance Against Plant Diseases: Scenario Analyses with a National-Scale Spatially Explicit Model for a Wind-Dispersed Plant Pathogen. Phytopathology® **107**: 580–589

Nicol JM, Turner SJ, Coyne DL, Nijs L den, Hockland S, Maafi ZT (2011) Current Nematode Threats to World Agriculture. *In* J Jones, G Gheysen, C Fenoll, eds, Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 21–43

Nilusmas S (2020) Gestion durable des nématodes à galles en culture maraîchère par la modélisation et l'optimisation du déploiement de variétés résistantes. Thèse de doctorat. Nice, Université Côte d'Azur

Nilusmas S, Mercat M, Perrot T, Djian-Caporalino C, Castagnone-Sereno P, Touzeau S, Calcagno V, Mailleret L (2020) Multi-seasonal modelling of plant-nematode interactions reveals efficient plant resistance deployment strategies. Evolutionary Applications **13**: 2206–2221

Madden LV, Van Den Bosch F (2002) A Population-Dynamics Approach to Assess the Threat of Plant Pathogens as Biological Weapons against Annual Crops. BioScience **52**: 65

Madden LV, Hughes G, van den Bosch F (2007) The study of plant disease epidemics. American Phytopathological Society, St. Paul

Malthus T (1798) An Essay on the Principle of Population. St. Paul's Chaurch-Yard, Londres

Marwick B, Krishnamoorthy K (2019) cvequality: Tests for the Equality of Coefficients of Variation from Multiple Groups. R software package version 0.1.3. Retrieved from https://github.com/benmarwick/cvequality, on 07/01/2019

McSorley R (2011) Overview of Organic Amendments for Management of Plant-Parasitic Nematodes, with Case Studies from Florida. Journal of nematology **43**: 69–81

Murray JD (2007) Mathematical Biology / J.D. Murray. Second, corrected edition. Springer-Verlag, Berlin, New York

Oduor-Owino P (2003) Integrated management of root-knot nematodes using agrochemicals, organic matter and the antogonistic fungus, Paecilomyces lilacinus in natural field soil. Nematol. Medit. **31**: 121–123

Oostenbrink M (1960) Estimating nematode populations by some selected methods. Nematology, Sasser, J.N. & Jenkins, W.R. Eds. Univ. North Carolina Press, Chapel Hill, pp 85–102

Parlement européen, Conseil de l'union Européenne (2009) Règlement (CE) n° 1107/2009 du Parlement européen et du Conseil du 21 octobre 2009 concernant la mise sur le marché des produits phytopharmaceutiques et abrogeant les directives 79/117/CEE et 91/414/CEE du Conseil. Journal officiel de l'Union européenne **309:** 1–50

Parton WJ, Scurlock JMO, Ojima DS, Gilmanov TG, Scholes RJ, Schimel DS, Kirchner T, Menaut J-C, Seastedt T, Moya EG, et al (1993) Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. Global Biogeochemical Cycles **7**: 785–809

Phillips BL, Brown GP, Webb JK, Shine R (2006) Invasion and the evolution of speed in toads. Nature **439**: 803

Plant RE, Mangel M (1987) Modeling and Simulation in Agricultural Pest Management. SIAM Rev **29**: 235–261

Ploeg A, Maris P (1999) Effects of temperature on the duration of the life cycle of a Meloidogyne incognita population. Nematology **1**: 389–393

Rimbaud L, Papaïx J, Barrett LG, Burdon JJ, Thrall PH (2018) Mosaics, mixtures, rotations or pyramiding: What is the optimal strategy to deploy major gene resistance? Evolutionary Applications **11**: 1791–1810

Roocks P (2019) Package 'rPref'

Rousseau E (2016) Effet de la dérive génétique et de la sélection sur la durabilité de la résistance des plantes aux virus. These de doctorat. Université de Nice-Sophia Antipolis

Starr JL, Jeger MJ (1985) Dynamics of Winter Survival of Eggs and Juveniles of Meloidogyne incognita and M. arenaria. J Nematol **17**: 252–256

Tilman D, Balzer C, Hill J, Befort BL (2011) Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. Proceedings of the National Academy of Sciences **108**: 20260–20264

Tomich TP, Brodt S, Ferris H, Galt R, Horwath WR, Kebreab E, Leveau JHJ, Liptzin D, Lubell M, Merel P, et al (2011) Agroecology: A Review from a Global-Change Perspective. Annual Review of Environment and Resources **36**: 193–222

Trudgill DL, Blok VC (2001) Apomictic, Polyphagous Root-Knot Nematodes: Exceptionally Successful and Damaging Biotrophic Root Pathogens. Annu Rev Phytopathol **39**: 53–77

Tsay TT, Wu ST, Lin YY (2004) Evaluation of Asteraceae Plants for Control of Meloidogyne incognita. J Nematol **36**: 36–41

Vedie H, Mateille T, Tavoillot J (2014) Soil solarization and crop rotation to manage root-knot nematodes in organic greenhouses. Acta Horticulturae. doi: 10.17660/ActaHortic.2014.1041.8

Volterra V (1928) Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species living together. ICES Journal of Marine Science **3**: 3–51

Vrain TC, Barker KR, Holtzman GI (1978) Influence of Low Temperature on Rate of Development of Meloidogyne incognita and M. hapla Larvae. J Nematol **10**: 166–171

Wesemael W, Viaene N, Moens M (2011) Root-knot nematodes (Meloidogyne spp.) in Europe. Nematology **13**: 3–16

Widmer TL, Ludwig JW, Abawi GS (1999) The Northern Root-Knot Nematode on. New Yorks Food Life Sci. Bull. **156**

Williamson VM, Gleason CA (2003) Plant–nematode interactions. Curr Opin Plant Biol **6**: 327–333

Zeck WM (1971) A rating scheme for field evaluation of root-knot nematode infestations. Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer **24**: 141–144

Annexes

Annexe I : Modèle de dynamique d'une population de nématodes avec souches virulentes et avirulentes prenant en compte les rotations culturales

$$
\begin{cases}
\dot{P}_a = -\beta P_a H^X - \eta P_a + (1-\delta) r I a, \\
\dot{P}_v = -\beta P_v H^X - \eta P_a + \delta r I_a + (1-w_r) r I_v \\
\dot{H}^X = \mu f\left(H^X, E_a + E_v, I_a + I_v\right) - \varepsilon_a^X \beta P_a H^X - (1-w_\beta)\varepsilon_v^X \beta P_v H^X \\
\dot{E}_a = \varepsilon_a^X \beta P_a H^X - \lambda E_a \\
\dot{E}_v = (1-w_\beta)\varepsilon_v^X \beta P_v H^X - \lambda E_v \\
\dot{I}_a = \lambda E_a - \alpha I_a \\
\dot{I}_v = \lambda E_v - \alpha I_v
\end{cases}
$$

La compétition entre les nématodes avirulents et virulents pour les racines saines des plantes H^X s'effectue de la manière suivante : les nématodes avirulents P_a peuvent infecter les plantes sensibles H^S mais sont incapables d'infecter les plantes résistantes H^R, tandis que les nématodes virulents P_v sont capables d'infecter à la fois les plantes résistantes et sensibles. De plus, les nématodes virulents se développent plus lentement que les nématodes avirulents car ils souffrent de coûts d'adaptation à deux niveaux : une reproduction réduite (w_r) et une infectiosité réduite (w_b). En outre, une fraction des descendants de nématodes avirulents sont virulents par mutation et/ou mécanismes épigénétiques, c'est le paramètre δ.

Annexe II : Variables et paramètres du modèle (Nilusmas *et al.,* 2020)

Notation	Description	Valeur	Unités	Références
H^x	Densité en racines saines		UR	
p	Densité de nématodes libres dans le sol		UN	
E	Densité de racines à infection latente		UR	
I	Densité de racines infectieuses		UR	
H_0	Densité initiale de racines	6	UR	[1]
P_0	Densité initiale de nématodes dans le sol	0,8	UN	[2]
p_v	Proportion initiale de nématodes virulents dans le sol	10^{-3}	-	[3]
β	Taux d'infection	$1.11*10^{-4}$	$UR^{-1}jour^{-1}$	[*]
w_β	Coûts de fitness sur l'infectiosité	0,09	-	[4]
$\boldsymbol{\lambda}$	Taux de transition entre racines latentes et infectieuses	0,06	$jour^{-1}$	[4,5]
r	Taux de reproduction des nématodes	17	$UN\ UR^{-1}\ jour^{-1}$	[4]
w_r	Coût de fitness sur la reproduction	0,31	-	[4]
δ	Part de descendance virulente	10^{-6}	-	[3]
α	Taux de mortalité des nématodes dans les racines	0,125	$jour^{-1}$	[4,5]
η	Taux de mortalité des nématodes dans le sol	0,04	$jour^{-1}$	[6]
φ	Probabilité de survie inter-saisonnier	0,4	-	[7]
$\boldsymbol{\varepsilon_{yx}}$	Succès de l'infection par les nématodes	0 si X = R et y = a Sinon 1	$UR\ UN^{-1}$	
μx	Taux de croissance des racines	0,315	$UR\ jour^{-1}$	[1*]
k	Impact des nématodes sur la croissance racinaire	10,33	-	[*]
τ	Temps d'une saison de culture	135	jours	[8]

Références : [1] Leskovar *et al.* (1990) ; [2] Ehwaeti *et al.* (1998) ; [3] Ploeg and Maris (1999) ; [4] Castagnone-Sereno *et al.* (2007) ; [5] Nilusmas *et al.*, (2020) ; [6] Tsai (2008) ; [7] Castagnone-Sereno P., données non publiées ; [8] Djian-Caporalino C., données non publiées ; [*] Données estimées lors de la thèse

Unités : UR, nombre de sites d'alimentation par gramme de sol ; UN, nombre de nématodes par gramme de sol

Annexe III : Spatialisation et hétérogénéité parcellaire

Une spatialisation du modèle de Nilusmas *et al.* (2020) est effectué sur une grille en deux dimensions représentant une parcelle cultivée. La densité initiale en nématodes ainsi que les paramètres liés aux conditions pédologiques varient sur cette parcelle.

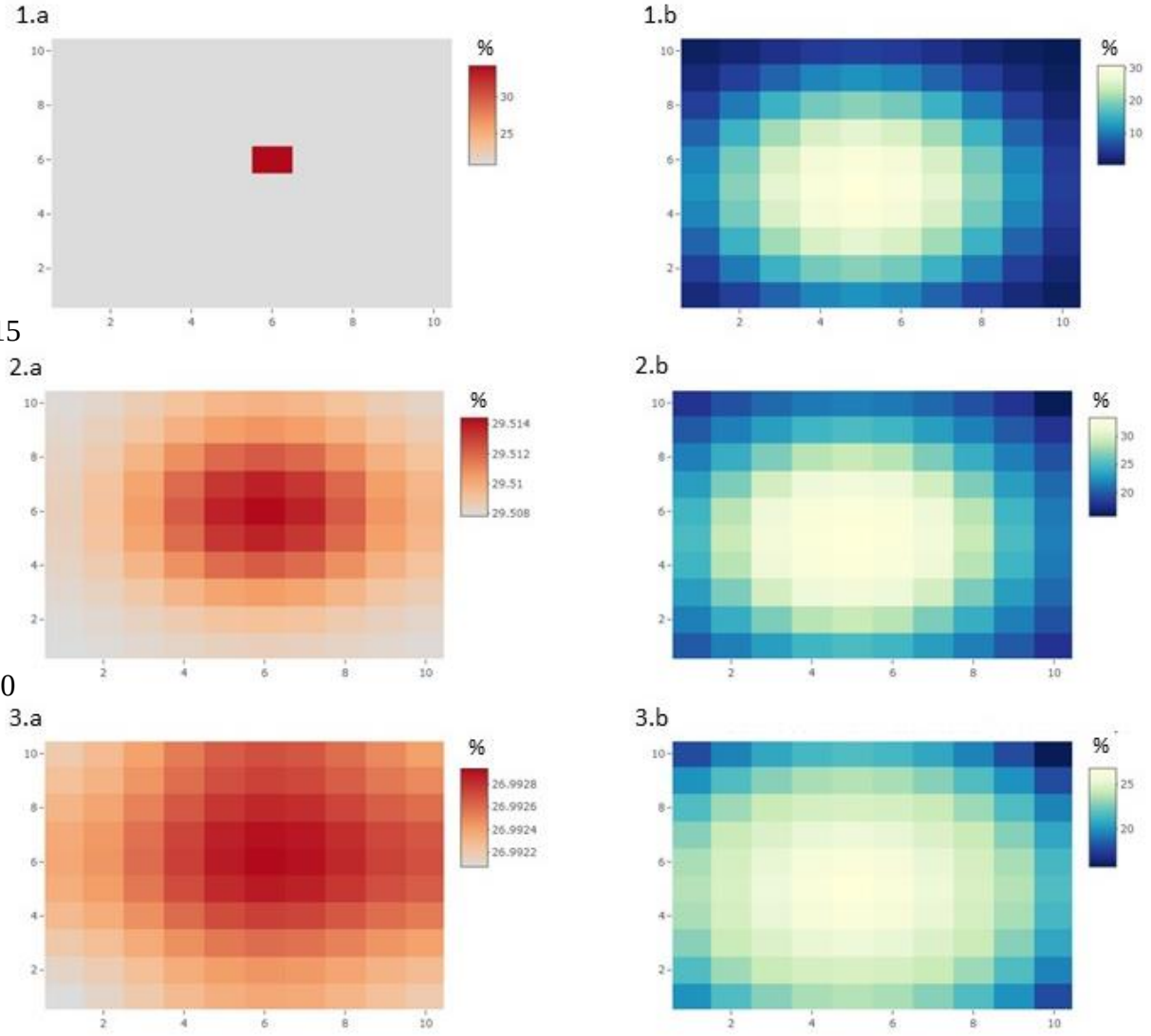
D'une part, l'espace est discrétisé et permet de simuler une dispersion locale des nématodes (i.e., limitée aux cases voisines de leur point d'émission). Cette dispersion est simulée par un automate cellulaire à huit voisins. Un paramètre décrivant le taux de migration des nématodes d'une case à l'autre est ajouté au modèle et fixé à 50%. D'autre part, les conditions pédologiques peuvent varier en fonction de deux paramètres : le taux de mortalité des nématodes dans le sol ainsi que le taux d'infection (au plus le taux de mortalité dans le sol est faible et au plus le taux d'infection est élevé, au plus l'infection est intense). Différents scénarios infectieux faisant varier ces paramètres sont inspirés de Nilusmas *et al*. (2020) et présenté dans le tableau ci-dessous. Ces scénarios sont utilisés pour faire varier les conditions pédologiques de la parcelle selon une répartition gaussienne.

Définition des scénarios épidémiques au niveau des conditions pédologiques (Nilusmas et al., *2020)*

Scenarios	**β**	**η**
Faible	-30%	+30%
Moyen	-	-
Fort	+30%	-
Extrême	+30%	-30%

Remarque : Paramètres par défaut (-) ou valeur par défaut ±30% ont été utilisé dans le modèle (voir Annexe II)

Saison 1



Densité des racines infectées (%) au cours du temps sur une parcelle hétérogène.

La parcelle de gauche est caractérisée par un point chaud en nématodes avirulents aux coordonnées (6,6). Afin de développer l'outil et de s'assurer de son bon fonctionnement, la densité au point chaud est six fois supérieure au reste de la parcelle. La parcelle de droite correspond à au scénario épidémiologique extrême du tableau.

Résumé

L'interdiction de l'usage des nématicides en France implique de trouver et d'inciter à appliquer des moyens de lutte durables contre *Meloidogyne incognita*.

Un modèle permettant de décrire les dynamiques intra-saisonnières des populations de nématodes à galles en fonction des rotations culturales a été développé par Nilusmas *et al*. (2020). Sur la base de ce modèle, plusieurs outils de modélisation ont été développés. D'une part, le modèle sur les rotations culturales a été utilisé afin de dégager des solutions optimales sur les critères de la moyenne et de la variance du rendement. D'autre part, l'impact de la matière organique a été intégré à ce modèle. Ces deux aspects ont été implémentés dans une application Shiny permettant d'interagir aisément avec les modèles. En parallèle, pour compléter le déficit de connaissances sur les dynamiques inter-saisonnières, une démarche expérimentale étudiant la dynamique d'une population de nématodes lors d'une culture d'hiver (salades et mâches) a été menée.

Ainsi, l'optimisation moyenne-variance du rendement de met en évidence plusieurs rotations meilleures que l'utilisation de plants résistants à chaque saison. Le modèle sur la matière organique souligne qu'une application raisonnée de la matière organique animale permet d'augmenter le rendement et que l'utilisation de matière organique végétale est la solution la plus efficace car elle permet une augmentation du rendement et une diminution de la taille de la population de nématodes. Enfin, l'application développée représente un outil d'aide à la décision très intéressant et permet d'implémenter de façon active ce processus long et continu qu'est la transition agroécologique.

Abstract

Since using nematicides is prohibited in France, it is necessary to find and to enhance sustainable management strategies against *Meloidogyne incognita*.

A model describing intra-seasonal dynamics of root-knot nematode populations as a function of crop rotations has been developed by Nilusmas *et al.* (2020). Several modelling tools have been developed based on this model. On the one hand, the crop rotation model has been used in order to identify optimal solutions on yield mean and variance criterias. On the other hand, the impact of organic matter was integrated into this model. These two aspects have been implemented in a Shiny application allowing easy interaction with these models. At the same time, to complete the knowledge gap on inter-seasonal dynamics, an experimental approach studying the dynamics of a nematode population during a winter crop (lettuce and lamb's lettuce) was conducted.

Thus, the mean-variance optimization of the yield allowed to highlight several rotations that are better than using resistant plants each season. The organic matter model highlighted the fact that a reasoned application of animal organic matter increases yield and that using vegetal organic matter is the most efficient solution because it allows an increase in yield and a decrease in size of nematode population. Finally, the developed application represents a very interesting decision support tool and allows the active implementation of this long and continuous process that is agro-ecological transition.