



HAL
open science

**Ingénierie agroécologique et santé des cultures.
Conception innovante de systèmes de cultures recourant
aux plantes mycorhizotrophes pour la bioprotection de
la tomate contre le flétrissement bactérien**

Marie Chave

► **To cite this version:**

Marie Chave. Ingénierie agroécologique et santé des cultures. Conception innovante de systèmes de cultures recourant aux plantes mycorhizotrophes pour la bioprotection de la tomate contre le flétrissement bactérien : Conception innovante de systèmes de cultures recourant aux plantes mycorhizotrophes pour la bioprotection de la tomate contre le flétrissement bactérien. Sciences agricoles. Université des Antilles et de la Guyane, 2015. Français. NNT : . tel-02800846

HAL Id: tel-02800846

<https://hal.inrae.fr/tel-02800846>

Submitted on 5 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DES ANTILLES ET DE LA GUYANE

Ecole doctorale 260 : Santé, Environnement et sociétés dans les Amériques

UR 1321 INRA ASTRO AgroSystèmes TROPicaux

THESE

présentée par

Marie OFFROY CHAVE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

L'Université des Antilles et de la Guyane

Spécialité : Sciences agronomiques et biotechnologies alimentaires

Ingénierie agroécologique et santé des cultures

**Conception innovante de systèmes de cultures recourant aux plantes
mycorhizotrophes pour la bioprotection de la tomate contre le flétrissement
bactérien**

Thèse dirigée par Harry OZIER-LAFONTAINE

Soutenue le 6 Février 2015

Jury :

Stéphane DE TOURDONNET, maître de conférence HDR, SupAgro IRC

Patrick LAVELLE, professeur émérite, UPMC

Amadou BA, professeur, Université des Antilles, UMR LSTM

Stéphane DECLERCK, professeur, UC Louvain, CESAMM

Xavier REBOUD, directeur de recherche, INRA

Harry OZIER-LAFONTAINE, directeur de recherche, INRA

Rapporteur

Rapporteur

Président du jury

Examineur

Examineur

Directeur de thèse

*A mon mari et à mes enfants
François, Hugo, Fanny et Mailys*

A nos prochains «Iles et Ailes»!

REMERCIEMENTS

Je tiens à adresser mes plus profonds remerciements à Harry Ozier-Lafonfaine, mon directeur de thèse, pour sa confiance, son soutien, ses précieux conseils et sa réactivité tout au long de ces trois années de thèse et ce, malgré un agenda extrêmement contraint.

Mes remerciements s'adressent également à tous les membres de mon comité de pilotage: Cathy Clermont-Dauphin, Péninna Deberdt, Stéphane Declerck, Gladys Loranger-Merciris, Jean-Marc Meynard et Marc Tchamitchian pour les multiples interactions que nous avons eues au cours de ces trois années. Plus particulièrement merci : à Péninna pour m'avoir permis de mettre en place certaines expérimentations; à Stéphane pour toutes les connaissances qu'il m'a transmises (merci également au personnel de son laboratoire pour son accueil); à Gladys pour sa bienveillance et la construction des projets à venir ; à Jean-Marc pour son invitation à la mise en œuvre d'une démarche de conception innovante et à Marc pour nos multiples échanges toujours très constructifs.

J'adresse un remerciement tout particulier à Valérie Angeon pour son soutien quotidien, pour la qualité de nos échanges scientifiques et pour son amitié, qui ont été vraiment déterminants pour la réalisation de cette thèse.

Je remercie tous les stagiaires qui m'ont accompagnée au cours de ces trois années et que j'ai pris beaucoup de plaisir à encadrer: Rebecca Bilon, Patrice Crozilnac, Charlotte Moisy, Camille Munoz, Sébastien Pierre, Nathan Pigeon, Sophie Quinquenel, Dianatta Samson, Estelle Schneider et Florine Wildschutz.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance aux membres du jury qui me font l'honneur d'évaluer ce travail de thèse, en particulier les rapporteurs Stéphane de Tourdonnet et Patrick Lavelle et les examinateurs Amadou Bâ, Stéphane Declerck et Xavier Reboud.

Je remercie le département Environnement et Agronomie de l'INRA et plus particulièrement Françoise Lescourret, Nathalie Munier-Jolain, Guy Richard et son prédécesseur Laurent Bruckler qui m'ont accordé leur confiance et ont soutenu mon initiative d'inscription en thèse.

Un merci particulier pour Teddy Ovarbury, directeur technique de la FREDON en Martinique
Un grand merci à tous les agriculteurs pour leur disponibilité et leur participation très active et stimulante au cours des enquêtes et des ateliers.

Je tiens à remercier mon directeur d'unité, François Bussière pour sa confiance ainsi que l'ensemble des agents de l'unité AgroSystèmes TROPICAUX. Une pensée toute particulière pour Yves-Marie Cabidoche.

Je tiens également à exprimer ma gratitude au président et au directeur du Campus Agro-Environnemental Caraïbes, Patrick Quénéhervé et Christian Chabrier, ainsi qu'à l'ensemble de son personnel scientifique, technique et administratif pour leur accueil et en particulier à Régine Coranson-Beaudu et Cathy Mieville.

J'exprime ma reconnaissance à de nombreux chercheurs avec qui j'ai eu l'occasion d'échanger ponctuellement, parmi eux : Christian Planchette, Daniel Wipf, Amadou Bâ, avant mon inscription en thèse alors que je n'avais aucune connaissance sur les mycorhizes, et au cours des derniers mois : Elsa Berthet, Eduardo Chia, Michel Duru et Arnaud Larade.

Je suis reconnaissante à de très nombreuses autres personnes que je n'ai pu citer, qu'elles reçoivent toute ma gratitude.

Je remercie Christine Poncet et l'ex-laboratoire de phytopathologie appliquée du cap d'Antibes : Dédé, Delphine, Séverine, Patrice et Jean-Marie, une pensée pour Jean-Paul aussi, pour ces belles années passées parmi vous !

Plus personnellement, j'adresse un grand merci à mon père pour m'avoir permis de me réaliser, à ma sœur et à mes nièces pour leur présence malgré la distance qui nous sépare.

Je remercie ma belle-famille et en particulier mes beaux-parents ainsi que tous mes amis pour leur précieux soutien.

Et enfin un merci infini à mon mari et à mes enfants pour leur patience et leurs encouragements.

RESUME

L'ingénierie agroécologique vise à produire des savoirs actionnables, pour concevoir des systèmes de cultures économiquement et écologiquement performants, par la valorisation de régulations naturelles. Notre problématique est centrée sur la santé des cultures, et plus particulièrement sur la bactérie phytopathogène *Ralstonia solanacearum*, agent du flétrissement bactérien alors qu'une souche extrêmement agressive menace la production de tomates en plein champ en Martinique. La nécessité d'explorer et de développer des alternatives aux méthodes conventionnelles de protection des plantes (variétés résistantes, pesticides), actuellement inefficaces, invite à la mise en œuvre d'une démarche de conception innovante. Nos travaux montrent que la mobilisation d'une barrière rhizosphérique est une stratégie de régulation biologique alternative. Différents processus y contribuent, telle que la mycorhization, symbiose entre racines et champignons mycorhiziens à arbuscules, présents dans la plupart des sols. Nous montrons que la mobilisation de réseaux de mycorhizes indigènes à partir d'un sol agricole permet une mycorhization précoce de la tomate. De plus, l'association de plantes aux propriétés mycorhizotrophes et assainissantes en conditions contrôlées montre des effets bioprotecteurs partiels et ouvre de nouvelles perspectives de combinaisons entre processus. Ces combinaisons sont mobilisables par des leviers d'actions multi-scalaires. Nous avons produit une grille d'analyse générique de ces leviers d'action pour la conception, par des trajectoires d'innovation multidirectionnelles, de « systèmes de culture bioprotégés ». Dans le contexte agricole martiniquais, une démarche d'apprentissage permet en effet l'émergence d'une dynamique de co-conception de systèmes de cultures recourant aux plantes mycorhizotrophes. Nos travaux proposent des outils pour une exploration collective de nouvelles stratégies de gestion durable de la santé des cultures.

Mots-clés : ingénierie agroécologique, santé des cultures, rhizosphère, mycorhizes, *Ralstonia solanacearum*, théorie C-K

ABSTRACT

Agroecological engineering aims to produce actionable knowledge to design economically and environmentally efficient cropping systems, based on the exploitation of natural regulation mechanisms. Our issue is centered on crop health, especially on the plant pathogenic bacterium *Ralstonia solanacearum* (bacterial wilt agent), of which an extremely aggressive strain threatens field tomato production in Martinique. The need to explore and develop alternatives to conventional methods of plant protection (resistant varieties, pesticides), ineffective in our case, calls for the implementation of an innovative design approach. Our work shows that the protection of the roots via the formation of a self-sustaining rhizospheric barrier may be an alternative biological control strategy. Different processes contribute, such as mycorrhizal symbiosis between roots and arbuscular mycorrhizal fungi, which are present in most soils. We show that the mobilization of indigenous mycorrhizal networks from an agricultural soil allows early mycorrhization of tomatoes. In addition, the association of plants with mycorrhizal and sanitizing properties in controlled conditions showed partial bioprotective effects and opens up new prospects for combinations between processes. These combinations may be exploited in various ways. We produced a generic analysis grid of key levers to design "healthy cropping systems " through multi-directional innovation trajectories. In Martinique's agricultural context, a learning process allows the emergence of a dynamic co-design of cropping systems using mycorrhizal plants. Our work thus provides tools for collective exploration of new sustainable management strategies for crop health.

Key-words : agroecological engineering, crop health, rhizosphere, mycorrhizae, *Ralstonia solanacearum*, theory C-K

AVANT-PROPOS

Recrutée comme ingénieur d'études à l'INRA en 2003 à Sophia-Antipolis, j'ai effectué une mobilité vers le centre INRA Antilles-Guyane en 2007. Cette trajectoire professionnelle marquée par le passage d'une activité de recherche à une activité temporaire de valorisation des résultats de recherche marque fortement l'orientation de ma thèse.

Ce projet de thèse est ainsi né de l'interaction entre, d'une part :

i) mon itinéraire professionnel, construit jusqu'alors autour de 2 missions :

- conception et conduite d'expérimentations pour la « Protection intégrée des cultures sous serre » (Laboratoire de phytopathologie appliquée, Institut Sophia Agrobiotech, Département Santé des Plantes et Environnement)
- élaboration d'une stratégie de transfert et de valorisation des résultats de la recherche agronomique en Martinique (Unité AgroSystèmes TROPICAUX, Département Environnement et Agronomie, seul agent INRA détaché au Pôle de Recherche Agro-environnementale de la Martinique, devenu le Campus Agro-environnemental Caraïbe¹ en 2012)

et d'autre part,

ii) une insatiation de la part du département de recherche Environnement et Agronomie de l'INRA, auquel je suis rattachée, d'inscrire mes travaux de thèse au sein de démarches d'ingénierie agroécologique.

Sur cette base, j'ai répondu en 2011 à un appel à projet interne au Département Environnement et Agronomie pour lequel j'ai bénéficié d'un financement : « Pari Scientifique ». Ce projet de recherche structurant a permis la réalisation de la majorité des travaux présentés dans cette thèse.

¹ Groupement d'Intérêt Scientifique regroupant le CIRAD, l'IRD, l'IRSTEA et l'Université des Antilles

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1
PARTIE 1. PROBLEMATIQUE DE RECHERCHE	5
I. AGROECOLOGIE ET INGENIERIE AGROECOLOGIQUE	6
II. SANTE DES CULTURES ET INNOVATION	9
III. EXPLORER DE NOUVELLES ALTERNATIVES FACE AUX MULTIPLES ENJEUX DE L'AGRICULTURE.....	10
IV. LA THEORIE DE LA CONCEPTION INNOVANTE	11
V. PROBLEMATIQUE ET PLAN DE LA THESE	14
PARTIE 2 : CONCEPTION INNOVANTE DE SYSTEMES DE CULTURES BIOPROTEGES	19
I. EXPLORER UNE NOUVELLE STRATEGIE POUR CONTRIBUER A LA SANTE DES CULTURES : LA BIOPROTECTION RHIZOSPHERIQUE.....	21
I.1 INGENIERIE AGROECOLOGIQUE POUR LE BIOCONTROLE DES MALADIES TELLURIQUES ET LA SANTE DES CULTURES.	22
1 Introduction.....	23
2 Rhizosphere interactions and plant health	24
3 Towards disease-suppressive agroecosystems.....	29
4 Harnessing rhizosphere interactions and disease-suppression strategies.....	35
5 Conclusion.....	43
I.2 INGENIERIE AGROECOLOGIQUE POUR LE BIOCONTROLE DE <i>RALSTONIA SOLANACEARUM</i>	45
1 Introduction.....	46
2 Materials and Methods	47
3 Results	49
4 Discussion.....	54
5 Outlook.....	56
II. EVALUER DES PROCESSUS ET ITINERAIRES VISANT A MOBILISER LES MYCORHIZES POUR CONTRIBUER A LA BIOPROTECTION RHIZOSPHERIQUE.....	59
II.1 LA MOBILISATION DE RESEAUX MYCORHIZIENS INDIGENES PERMET UNE MYCORHIZATION PRECOCE DE LA TOMATE	61
1 Introduction.....	62
2 Matériels et méthodes.....	66
3 Résultats.....	71
4 Discussion.....	74

II.2 L'ASSOCIATION DE PLANTES MYCORHIZOTROPHES ET ASSAINISSANTES AUGMENTE LA MYCORHIZATION ET DIMINUE L'INCIDENCE DU FLETRISSEMENT BACTERIEN DE LA TOMATE	81
1 Introduction.....	83
2 Material and methods.....	87
3 Results.....	91
4 Discussion.....	95
III. DEVELOPPER DES LEVIERS A DIFFERENTES ECHELLES D'ACTION POUR CO-CONCEVOIR DES SYSTEMES DE CULTURES BIOPROTEGES.	99
III.1 IDENTIFIER DES LEVIERS A DIFFERENTES ECHELLES POUR UNE INGENIERIE DES REGULATIONS NATURELLES. PROPOSITION D'UN CADRE CONCEPTUEL	101
1 Introduction.....	101
2 Framing ecological engineering for crop health.....	104
3 Ecological engineering through the ABCs: the example of plant and soil microorganisms.....	108
4 Discussion.....	113
III.2 APPRENTISSAGE ET CO-CONSTRUCTION D'INNOVATIONS BASEES SUR LA MOBILISATION DES MYCORHIZES. FOCUS SUR DES SYSTEMES DE CULTURES A CARACTERE AGROECOLOGIQUE EN MARTINIQUE	117
1 Introduction.....	118
2 Matériel et Méthodes : Implémenter une démarche participative d'ingénierie agroécologique pour la valorisation des mycorhizes.....	120
3 Résultats.....	128
4 Discussion.....	134
<u>PARTIE 3 : DISCUSSION</u>	137
I. RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS DE LA THESE.....	139
I.1 CONNAISSANCES	139
I.2 OUTILS	141
I.3 DEMARCHE DE CONCEPTION INNOVANTE	143
II. QUELQUES DIFFICULTES ET LIMITES DU TRAVAIL PRESENTE.....	145
II.1 INGENIERIE AGROECOLOGIQUE ET INCERTITUDES	145
II.2 TRANSITION AGROECOLOGIQUE	145
III. SANTE DES CULTURES ET INNOVATION: OUVERTURE DE L'ESPACE DES ALTERNATIVES.....	146
III.1 BIOPROTECTION RHIZOSPHERIQUE	146
III.2 RESEAUX MYCORHIZIENS ET AGRICULTURE	148
<u>CONCLUSION</u>	151
<u>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>	153

ANNEXE 1 : IMPLEMENTING THE AGROECOLOGICAL TRANSITION: WEAK OR STRONG MODERNIZATION OF AGRICULTURE? THE EXAMPLE OF THE MYCORRHIZA SUPPLY CHAIN IN FRANCE.....	181
ANNEXE 2 : EXEMPLES DE BIOCONTROLE DES BIOAGRESSEURS TELLURIQUES DE LA TOMATE INDUIT PAR LA MYCORHIZATION EN CONDITIONS CONTROLEES.....	183
ANNEXE 3 : EXEMPLES DE PRODUITS A BASE DE MYCORHIZES HOMOLOGUES EN FRANCE.....	184
ANNEXE 4 : DIFFERENTES STRATEGIES DE MYCORHIZATION	185
ANNEXE 5. RESULTATS DES TESTS STATISTIQUES DU CHAPITRE II.2.....	186
ANNEXE 6. RESULTATS DES TESTS STATISTIQUES DU CHAPITRE III.2.....	188

Table des figures

<i>Figure 1 : Espaces des concepts et des connaissances et différents opérateurs mobilisés dans la théorie de conception innovante C-K (d'après Hatchuel et Weil 2009).....</i>	<i>13</i>
<i>Figure 2 : Déroulement des différentes étapes de la thèse via le formalisme de la théorie C-K.....</i>	<i>18</i>
<i>Figure 3 : Point de départ de la conception.....</i>	<i>20</i>
<i>Figure 4 : Damages caused by root-knot nematodes Meloidogyne on greenhouse lettuces.....</i>	<i>23</i>
<i>Figure 5: Example of pathogenic saprophytic fungi found in the soil: Sclerotinia sclerotiorum infecting an open-field grown lettuce.....</i>	<i>24</i>
<i>Figure 6: Natural engineering of root microbiome by plants for self-protection.....</i>	<i>25</i>
<i>Figure 7: Tomato rhizosphere colonization by the phytopathogenic.....</i>	<i>26</i>
<i>Figure 8: Plant protection against soil-borne disease infection in managed systems.....</i>	<i>31</i>
<i>Figure 9 : A. From agricultural practices to biological functions in the current protection system B. From agricultural practices to biological functions in the proposed agroecological framework for plant protection and health.....</i>	<i>34</i>
<i>Figure 10 : Disease-suppression strategies to harness rhizosphere interactions.....</i>	<i>35</i>
<i>Figure 11: Enhancing Arbuscular Mycorrhizal Fungi biocontrol effect against soilborne disease.....</i>	<i>43</i>
<i>Figure 12 : Diagram of agricultural practices, ecological processes, functions and indicators to analyze R. solanacearum-induced diseases control.....</i>	<i>48</i>
<i>Figure 13: Assessment of agroecological management (practices, target processes and functions) on disease incidence.....</i>	<i>50</i>
<i>Figure 14: Assessment of agroecological management (practices, target processes and functions) on soil R. solanacearum inoculum.....</i>	<i>51</i>
<i>Figure 15 : Représentation par le formalisme de la théorie de conception innovante C-K de la première étape de la conception de « Systèmes de cultures à base de tomate bioprotégés contre le flétrissement bactérien ».....</i>	<i>58</i>
<i>Figure 16 : Cycle d'un champignon mycorrhizien à arbuscules de la famille des Glomeraceae.....</i>	<i>63</i>
<i>Figure 17 : Différentes phases, traitements et mesures visant à comparer 3 stratégies de mycorrhization à un traitement témoin.....</i>	<i>67</i>
<i>Figure 18 : Dispositif de mycorrhization des tomates en association avec Allium fistulosum (oignons péyi) dans des « bacs donneur ».....</i>	<i>68</i>
<i>Figure 19 : Différentes structures des champignons mycorrhiziens à arbuscules observées sur racines de tomate.....</i>	<i>70</i>
<i>Figure 20 : Taux de mycorrhization des tomates 3 semaines après germination.....</i>	<i>72</i>
<i>Figure 21 : Taux de mycorrhization des tomates 4 semaines après transplantation.....</i>	<i>73</i>
<i>Figure 22. Mycorrhizal Donor Plant system with C. spectabilis.....</i>	<i>89</i>
<i>Figure 23. Tomato planlets in an MDP (Mycorrhizal Donor Plant) system.....</i>	<i>89</i>
<i>Figure 24 : C. spectabilis and tomato nested roots.....</i>	<i>91</i>
<i>Figure 25. Tomato associated with C. spectabilis 14 days after inoculation with R. solanacearum.....</i>	<i>92</i>

<i>Figure 26 : Incidence of bacterial wilt tomato 'Heatmaster' premycorhized or not.....</i>	<i>94</i>
<i>Figure 27 : C. spectabilis and tomato associated with R. irregularis in a MDP system.</i>	<i>97</i>
<i>Figure 28. Représentation par le formalisme de la théorie de conception innovante C-K de la deuxième étape de la conception.....</i>	<i>98</i>
<i>Figure 29 : The ABCs of ecological interactions: three pairs of opposed key levers to engineer beneficial or damaging interactions within an agrosystem.</i>	<i>105</i>
<i>Figure 30 : Mapping the ABCs of ecological interactions.</i>	<i>112</i>
<i>Figure 31 : Maquette interactive: les réseaux mycorhiziens: Quoi? Pourquoi? Comment?</i>	<i>123</i>
<i>Figure 32 : Apprentissage et co-conception.....</i>	<i>127</i>
<i>Figure 33 : Evolution du nombre moyen d'agriculteurs dans leurs dynamiques d'apprentissage.....</i>	<i>128</i>
<i>Figure 34 : Evolution du nombre moyen d'agriculteurs dans leurs dynamiques d'apprentissage (volet Conception-Pratiques).....</i>	<i>129</i>
<i>Figure 35 : Freins identifiés par les agriculteurs à l'utilisation de la mycorhization.....</i>	<i>131</i>

Table des tableaux

<i>Table 1 : Management options for promoting rhizosphere bioprotection against Fusarium oxysporum f. sp. radicis lycopersici (FORL) and Ralstonia solanacearum (RS).....</i>	32
<i>Table 2 : Criteria for the database analysing literature on R. solanacearum-diseases agroecological management.....</i>	47
<i>Table 3 : Indicators to quantify the effectiveness of agroecological methods on R. solanacearum density of bacteria, damage and in vitro development.</i>	49
<i>Table 4: Comparison of M. truncatula and C. spectabilis AMF-donor ability.....</i>	93
<i>Table 5: The ABCs of ecological interactions: An analysis grid of key levers for crop health.....</i>	106
<i>Table 6. The ABCs of ecological interactions: examples of key levers to manage bacterial wilt or mycorrhization.....</i>	111
<i>Tableau 7 : Grille d'évaluation du niveau d'apprentissage des agriculteurs interrogés.....</i>	124

Introduction générale

Mettre en œuvre la transition agroécologique pour assurer la sécurité alimentaire tout en préservant les ressources (sol, eau, biodiversité, énergies fossiles) nécessite la conception de systèmes agricoles économiquement et écologiquement performants (Guillou et al. 2013). Maintenir la productivité des systèmes de culture tout en réduisant leurs impacts environnementaux est un enjeu scientifique, technique et sociétal majeur. Dans les systèmes de cultures actuels, dans les « pays du sud » comme dans « les pays du nord », les pertes de récoltes dues aux maladies et ravageurs (bioagresseurs) telluriques (bactéries, nématodes, oomycètes, champignons phytopathogènes) sont évaluées à plus de 10% (Oerke 2006, Raaijmakers et al. 2009). Les stratégies portées par l'intensification de l'agriculture (2^{ème} révolution agricole) basées sur l'utilisation intensive d'intrants de synthèse et la sélection de variétés résistantes aux bioagresseurs ont montré leurs limites : pollution des eaux et des sols par les pesticides, réduction de la biodiversité, émergence de bioagresseurs résistants, fragilisation des exploitations agricoles (endettement, dépendance aux marchés). Ces conséquences environnementales, sanitaires, économiques et sociales ont conduit à des politiques visant (i) à une réduction importante des produits phytopharmaceutiques autorisés en Europe associés à des plans d'accompagnement des agriculteurs (plan Ecophyto en France par exemple visant à améliorer et réduire l'utilisation des pesticides) (ii) au développement de l'ingénierie génétique pour accélérer les processus de sélection de variétés performantes, voie privilégiée actuellement par la majorité des acteurs de la recherche agronomique à l'échelle internationale (Vanloqueren et Baret 2009). Cependant, face à l'émergence de plus en plus rapide de bioagresseurs résistants, les stratégies de phytoprotection actuelles conduisent, dans certains cas, à des impasses.

En Martinique, territoire insulaire français de la Caraïbe, par exemple, la production de tomate en plein champ, première culture produite et consommée sur place est menacée par l'apparition d'une population très agressive de la bactérie phytopathogène responsable du flétrissement bactérien : *R. solanacearum* (Wicker et al. 2007). Aucune variété ou source de résistance n'a été identifiée à ce jour (Lebeau et al. 2011) et les pertes sur une parcelle peuvent atteindre 100% de la production. Cette population émergente vient par ailleurs d'être identifiée en Guyane (Deberdt et al. 2014). Le risque d'une propagation à une plus grande échelle géographique d'une part et à une plus large gamme d'hôtes (la souche identifiée est

génétiquement proche du phylotype à l'origine de la maladie de Moko du bananier par exemple) est élevé. Ce cas d'étude invite à repenser les stratégies de protection des cultures par la mobilisation d'autres moyens ou fonctions, notamment les régulations naturelles.

Les pertes de récoltes dues aux bioagresseurs telluriques résultent d'une interaction initiale forte entre les racines et les microorganismes du sol. Les plantes libèrent par leurs racines plus de 20% des composés qu'elles photosynthétisent, ce qui conduit à la création d'une zone d'activité biologique très intense, la rhizosphère, étudiée depuis plus d'un siècle (Hiltner 1904) mais dont le fonctionnement soulève toujours de nombreuses questions. Les microorganismes de la rhizosphère représentent en effet la plus importante diversité génétique terrestre : ainsi, on estime qu'un gramme de sol rhizosphérique contient jusqu'à 10^{11} cellules, 30 000 espèces microbiennes (Berendsen et al. 2012) et jusqu'à des dizaines de mètres d'hyphes fongiques (Leake et al. 2004). Certains de ces microorganismes sont phytopathogènes comme *R. solanacearum*, d'autres neutres (commensaux) ou bénéfiques pour les plantes. C'est au sein de la rhizosphère que des bioagresseurs telluriques, telle que la bactérie *R. solanacearum* se nourrissent et se déplacent jusqu'à pénétrer dans les racines. Cependant, la rhizosphère est également le siège de nombreux processus bénéfiques pour les plantes. Les microorganismes du sol y jouent un rôle clé pour le maintien de la croissance des plantes (van der Heijden et al. 2008), et fournissent de multiples services écosystémiques (services rendus à l'homme par la nature) : support, régulation, fourniture (Millenium Ecosystem Assessment 2005). De multiples microorganismes s'alimentent des molécules carbonées libérées par les racines (ou exsudats) et contribuent aux processus d'agrégation des particules de sol, au bouclage des cycles géochimiques, à la croissance des plantes, etc. Par conséquent, valoriser les processus rhizosphériques offre des stratégies innovantes très prometteuses pour l'amélioration de la productivité et de la santé des plantes (Ryan et al. 2009). Parmi les nombreux microorganismes bénéfiques de la rhizosphère, on trouve les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) qui créent des associations symbiotiques, les mycorhizes avec 80% des espèces végétales avec lesquelles ils co-évoluent depuis 450 millions d'années. Les mycorhizes contribuent à l'alimentation hydrominérale des plantes en démultipliant leur surface racinaire par un facteur qui peut aller jusqu'à 1000, par la constitution d'un réseau de filaments. Ce réseau permet aux plantes de capter les ressources nutritives du sol. En échange, les champignons mycorhiziens peuvent recevoir jusqu'à 10% des produits de la photosynthèse des plantes hôtes (Leake et al. 2014). Les mycorhizes contribuent à la production de nombreux services écosystémiques parmi lesquels la

biorégulation. En effet, par un ensemble de processus directs (i.e. compétition), et indirects (i.e. induction des défenses naturelles), les mycorhizes contribuent à la diminution des attaques des bioagresseurs et à la réduction de l'incidence des maladies (Azcon-Aguilar et Barea 1996, Veresoglou et Rillig 2012).

Ainsi, le rôle des interactions entre plantes et microorganismes de la rhizosphère, qu'ils soient phytopathogènes ou bénéfiques, est capital pour la santé et la productivité des cultures. Néanmoins, les processus rhizosphériques sont sous exploités en agriculture (Brussaard, 2007, Orrell et Bennett 2013). En cause, notamment leur complexité et les difficultés méthodologiques pour les étudier, le sol étant un milieu extrêmement complexe et opaque où les processus sont très difficiles à observer et à évaluer. Or, face à l'impasse actuelle à laquelle ont conduit les stratégies portées par le paradigme productiviste (simplification, artificialisation, apport massif de produits de synthèse, mécanisation), et grâce au développement d'outils haut-débit d'analyse de la rhizosphère (métagénomique, protéomique, métabolomique, etc.), explorer et piloter les processus rhizosphériques est une alternative prometteuse à certaines pratiques conventionnelles (Ryan et al. 2009). Mobiliser ces processus s'inscrit dans des stratégies de valorisation de services écosystémiques produits par la biodiversité (microbienne et végétale). Cette alternative nécessite non seulement de produire de nouvelles connaissances sur les interactions entre plantes et microorganismes du sol, mais aussi de nouvelles méthodes et outils, voire de nouveaux cadres conceptuels. La conception et l'appropriation par les agriculteurs de ces stratégies alternatives de production basées sur la mobilisation de régulations naturelles pour la santé des cultures, constituent un enjeu crucial pour contribuer à la double performance de l'agriculture.

Cet enjeu est primordial en Martinique où le secteur agricole est confronté à de multiples défis dans un contexte de crise environnementale majeure suite à la pollution des écosystèmes par la chlordécone, pesticide persistant utilisé en bananeraie pendant des dizaines d'années (Cabidoche et al. 2009). Largement dominé par les cultures industrielles vouées à l'export (banane, canne à sucre) et par le modèle conventionnel de production intensive, le secteur agricole martiniquais doit aujourd'hui au regard des enjeux en terme de durabilité : i) allier agriculture productive et pourvoyeuse d'emplois et préservation de l'environnement, ii) soutenir une production alimentaire diversifiée à valorisation locale visant à une meilleure satisfaction quantitative et qualitative de la demande intérieure, et iii) développer harmonieusement le tissu rural (Ozier-Lafontaine et al. 2011). Les cultures maraichères, et en

particulier la tomate, constituent un pilier des cultures dites « de diversification ». Or actuellement le taux d'approvisionnement du marché local en légumes frais n'est que de 56% (DAAF Martinique 2013). Cependant, de part le contexte géographique insulaire et le climat tropical humide, les cultures maraîchères connaissent une très forte pression de bioagresseurs (maladies, ravageurs) toute l'année. Pour la tomate par exemple, alors qu'aucune des stratégies de lutte conventionnelle ne permet de lutter contre le flétrissement bactérien causé par la souche émergente extrêmement agressive, le développement de stratégies agroécologiques alternatives est crucial pour le maintien d'une production maraîchère en plein champ. Alors que les cultures maraîchères sous abris (principalement tomates et salades sous serres « lourdes ») se sont considérablement développées ces 10 dernières années, on constate une très forte volonté de la part des agriculteurs composant la petite agriculture familiale, qui n'ont pas la capacité d'investir dans des infrastructures telles que les serres, de continuer à produire des légumes pour des circuits courts. Une enquête-diagnostic à l'origine de ce travail de thèse a montré que de nombreux producteurs martiniquais s'inscrivent dans des démarches d'agroécologie et repensent leurs systèmes de cultures (cf. rapport de stage Munoz 2012).

La finalité de cette thèse consiste à développer une approche d'ingénierie agroécologique visant, à terme, à explorer et piloter des processus rhizosphériques pour la santé des cultures. Notre attention s'est portée sur la gestion agroécologique du flétrissement bactérien de la tomate. Le contexte de la culture de la tomate en Martinique est particulièrement favorable au développement de ce type d'approche puisque, d'une part il n'existe aucune méthode de lutte traditionnelle (sélection variétale, utilisation de pesticides) efficace contre la souche extrêmement agressive à l'origine du flétrissement bactérien présente localement et, d'autre part, on constate une forte volonté de la part des acteurs (agriculteurs, collectivités, recherche agronomique, développement agricole) de maintenir une production de tomates en plein champ.

Dans les paragraphes suivants qui fondent la problématique de cette thèse, le cadre conceptuel de l'ingénierie agroécologique est explicité (I), les enjeux liés au développement d'innovations pour la santé des cultures sont présentés (II), la nécessité de renouveler les démarches de conception de systèmes de cultures est argumenté (III), la théorie de conception innovante mise en œuvre est décrite (IV) ainsi que l'intérêt de son application à la conception de « systèmes de cultures à base de tomate bioprotégés contre le flétrissement bactérien » (V).

Partie 1. Problématique de recherche

I. Agroécologie et ingénierie agroécologique

Dans son document d'orientation stratégique 2010-2020, l'INRA affiche l'agroécologie comme une préoccupation majeure, dont le développement est relayé depuis plusieurs années par la production scientifique, la création de pôles nationaux, la réalisation de manifestations diverses et la création de formations s'y rapportant. Renforcer la pertinence et l'utilité de l'agroécologie pour répondre aux enjeux de réduction de l'impact environnemental de l'agriculture tout en améliorant l'offre de produits agricoles doit contribuer à la double performance économique et écologique de l'agriculture (Guillou et al. 2013). Dans cet objectif, le « projet agroécologique pour la France » (MAAF 2012) est décliné entre autres dans le plan d'action global pour l'agroécologie (MAAF 2014) qui intègre le plan Ecophyto (réduire et améliorer l'utilisation des produits phytopharmaceutiques), le programme Ambition Bio 2017 (augmenter les surfaces en agriculture biologique) et autres plans visant à « Produire autrement ». La mobilisation est également importante au niveau international, où l'agroécologie, sensu lato, reçoit aujourd'hui une attention accrue face aux défis alimentaires, environnementaux et sociétaux du 3ème millénaire (rapport « *Agroécologie et droit à l'alimentation* » (De Schutter 2010), International Symposium on Agroecology for Food Security and Nutrition organisé par la FAO en 2014). Afin de garantir la sécurité alimentaire au niveau mondial et de préserver les terres pour une production agricole durable, le rapporteur spécial des Nations Unies sur le droit à l'alimentation, a présenté en effet l'agroécologie comme étant la solution à privilégier et à appliquer à grande échelle (De Schutter 2010). Malgré le courant fort créé autour de cette thématique (Altieri 1983, 1995, 1999 ; Francis et al. 2003; Gliessman 2007 ; Wezel et al. 2011), l'agroécologie se présente cependant comme une discipline jeune qui cherche encore ses marques. Tomich et al. (2011) proposent une revue de littérature qui décrit le paysage de l'agroécologie dans la perspective du changement global. L'interdisciplinarité, la prise en compte des processus écologiques et sociaux, la valorisation de la biodiversité, la substitution des intrants de synthèse par des services écosystémiques intrants, l'analyse des réseaux d'innovation sont des éléments fondateurs de l'agroécologie (Tomich et al. 2011). Par ailleurs dans leur analyse du "paradigme de l'intensification écologique", Doré et al. (2011) préconisent certains changements d'attitudes en rupture avec la vision classique de la recherche agronomique pour produire des connaissances et un savoir neufs, au profit de la conception d'agrosystèmes innovants. En sortie de ces "nouvelles avenues", se pose le défi de la construction d'un savoir "actionnable" (Avenier et Schmitt 2007) au service d'une ingénierie d'agrosystèmes

écologiquement intensifs. Contrairement, aux systèmes intensifs conventionnels qui sont des systèmes ouverts à fortes exportations, les agrosystèmes écologiquement intensifs devront chercher à réduire la facture entropique via l'activation en réseau de différentes fonctions biologiques. A la difficulté de comprendre comment s'organisent les interactions et leurs synergies/antagonismes à l'échelle des processus, vient se surajouter celle de leur pilotage, dans un cadre systémique élargi, intégrant des dimensions spatiales supérieures à celle de la parcelle, mais aussi les dimensions socio-économiques, et ce dans un contexte mouvant et imprévisible. En se situant dans ce cadre, l'agroécologie soulève de nouvelles questions sur les concepts et outils à mobiliser ou à créer pour comprendre, agir et s'adapter avec une certaine flexibilité que Jackson et al. (2010) expriment par le concept de "*sustainability*". Des inflexions sont à produire aussi bien dans le champ des concepts à mobiliser que dans les attitudes de conduite de la recherche.

Promouvoir l'agroécologie par l'analyse, la conception et l'évaluation d'agrosystèmes à biodiversité renforcée est une priorité assortie d'enjeux forts autour de la question des outils pour l'ingénierie et des lieux d'assemblage théoriques et expérimentaux de la connaissance. La définition générale de l'ingénierie développée par le collectif qui a analysé « L'ingénierie à l'INRA » est la suivante : « *Démarche, action ou posture ayant une finalité opérationnelle et mobilisant un ensemble de connaissances et de compétences scientifiques, techniques et organisationnelles dans ce but* ». Néanmoins les auteurs ajoutent qu'il est nécessaire d'élargir cette définition pour considérer « *la façon dont peut ou doit se construire le but et, au-delà, la valeur assignée à ce qui est produit. La recherche seule ne peut énoncer ce but. L'ingénierie doit s'inscrire dans des partenariats qui contribuent à la construction des buts, à l'identification des besoins à satisfaire, des utilisateurs, de la valeur d'usage et économique d'un bien produit* » (Baroiller et al. 2011, p. 5). Ainsi, dans leur analyse de l'ingénierie à l'INRA les auteurs soulignent que « *l'ingénierie est marquée par l'existence d'une finalité opérationnelle, qu'elle consiste à produire et assembler des connaissances et des ressources pour réaliser ce but, sachant que cela doit se réaliser dans des formes organisées, dès lors qu'un seul individu ne peut prétendre disposer de l'ensemble des connaissances et des ressources nécessaires à la réalisation de ce but. Cette activité a un coût et se pose alors la question du retour sur investissement et celle de la façon dont se construit la valeur, économique certes, mais aussi sociale, de ce qui est produit à l'issue de cette activité* » (Baroiller et al. 2011, p. 5)

L'ingénierie est un des enjeux forts de l'agronomie mais aussi de l'écologie au sens large pour passer d'une posture descriptive des écosystèmes à une posture d'action (Mitsch 2012).

Ce courant se structure aujourd'hui autour de l'ingénierie écologique sous forme de discipline académique à la croisée de l'écologie et des sciences de l'ingénieur. L'ingénierie écologique s'inscrit dans une démarche d' « action par et pour le vivant » (Rey et al. 2014). Mitsch et Jorgensen (2003) définissent l'ingénierie écologique comme *"the design of sustainable systems, consistent with ecological principles, which integrate human society with its natural environment for the benefit of both"*. Cette définition souligne l'importance du processus de conception qui fonde les démarches d'ingénierie écologique.

L'approche que nous avons choisie de développer priorise le renforcement de concepts et outils à mobiliser pour faire évoluer la capacité de conception de systèmes de culture innovants écologiquement intensifs. D'après Berthet (2013), cependant, les nombreuses connaissances sur les régulations écologiques fournies par l'écologie sont difficiles à intégrer dans les démarches de conception de l'agronomie ; elles remettent en cause le raisonnement de conception lui-même. *« L'écologie semble mener l'agronomie d'une crise des savoirs à une crise de l'action : d'un côté elle met en évidence l'importance de reconnaître le fonctionnement complexe des écosystèmes et révèle un ensemble de régulations négligées dans les modèles de l'agronomie ; d'un autre, elle souligne l'impossible maîtrise des conséquences des actions de gestion sur les écosystèmes. Or comment rendre possible l'action? Comment engager une posture de conception des écosystèmes anthropiques qui prenne en compte leur fonctionnement et leurs contraintes, de manière à pouvoir les maintenir et les protéger ? Depuis plusieurs décennies, de nouvelles connaissances en agronomie et en écologie tendent à surmonter des crises des savoirs et de l'action en introduisant des concepts et des modes de raisonnements nouveaux »* (Berthet 2013, p.68).

L'ingénierie agroécologique fait partie de ces approches qui visent à concevoir des systèmes de culture durables basés sur l'exploitation des régulations biologiques. Elle fait évoluer les méthodes de conception de systèmes de cultures en raison de la complexité des processus impliqués, de la multiplicité des échelles et des porteurs d'enjeux. En cela, l'ingénierie agroécologique mobilise un ensemble de connaissances, de compétences et de savoir-faire que les acteurs doivent s'appropriier, activer, et autour desquels ils doivent s'organiser et s'entendre pour éclairer leurs processus de décision et d'action. L'ingénierie agroécologique englobe les pratiques, techniques, itinéraires, méthodes et outils produits et/ou mis à disposition des acteurs et dont ils se saisissent. Contrairement au transfert technologique, l'ingénierie agroécologique n'offre pas de solution consensuelle mais des connaissances, des méthodes et des outils pour accompagner les acteurs de terrain dans la conception d'une diversité d'innovations qu'ils puissent adapter à leurs besoins et à leurs différentes situations.

Elle nécessite que les acteurs s'inscrivent dans des processus continus d'apprentissage et d'amélioration des connaissances.

Cette thèse propose une démarche qui s'inscrit dans la dynamique de la transition agroécologique, c'est à dire une démarche holistique, transdisciplinaire, participative, orientée vers l'action et située (territorialisée) (Mendez et al. 2013, Duru et al. 2014, Angeon et al. 2014).

II. Santé des cultures et innovation

L'ingénierie agroécologique invite au développement d'une approche systémique des innovations où les acteurs (chercheurs, agriculteurs, expérimentateurs, prescripteurs, industriels, etc.) interagissent au cours du processus de conception, d'évaluation et d'adoption de systèmes de cultures innovants. L'ingénierie agroécologique diffère des approches majoritairement développées jusqu'ici pour la conception d'innovations en santé des cultures. Ces dernières sont basées essentiellement sur le transfert de technologie (optimisation des intrants : variétés améliorées, produits fertilisants et phytosanitaires), de la recherche aux agriculteurs en passant par différents intermédiaires (expérimentateurs et/ou prescripteurs des instituts techniques, chambres d'agriculture, organisations professionnelles ou entreprises privées). Schut et al. (2014) proposent une revue bibliographique de la relation entre protection des cultures et approche systémique des innovations. A partir de l'analyse systématique de plus de 80 000 publications (de 1945 à 2012), ils montrent que la protection des plantes s'apparente à l'innovation dans des dynamiques de développement, transfert, adoption et diffusion de technologies à l'échelle de la ferme dans 9,2% des publications, et très rarement à une approche systémique des innovations (0,1% des publications). Une faible attention est portée aux dimensions institutionnelles et politiques et aux interactions entre les différentes échelles de mise en œuvre des systèmes de protection des cultures (ferme, territoire, état, etc.). La majorité des publications traitent de moyens d'optimiser les caractéristiques des systèmes de cultures existants sans explorer des transformations plus structurelles, ni les phases de conception des innovations. Les auteurs soulignent que la littérature ne propose que très peu de cadres conceptuels et de guides d'analyse multi-dimensionnel appliqués à la santé des cultures (Schut et al. 2014).

Dans cette thèse nous posons l'hypothèse suivante : concevoir des systèmes de cultures innovants bioprotégés par une démarche d'ingénierie agroécologique nécessite de mobiliser de nouvelles stratégies de régulation des bioagresseurs. En conséquence, les

pratiques à mettre en œuvre valorisent les services rendus par la biodiversité et s'appuient sur des synergies entre processus de régulation. Impliquant des leviers d'action multi-scalaires, ces systèmes de cultures sont co-construits au sein de trajectoires d'innovation multi-directionnelles.

Cette thèse propose, à partir de l'exemple de la « conception de systèmes de culture à base de tomate bioprotégés contre le flétrissement bactérien », de présenter une dynamique de conception où les différentes étapes sont explicitées et formalisées. La formalisation des étapes de conception s'appuie sur la théorie C-K de la « Conception innovante » (Hatchuel et Weil 2003, Hatchuel et Weil 2009).

III. Explorer de nouvelles alternatives face aux multiples enjeux de l'agriculture

Les systèmes agricoles actuels répondent mal à la multiplicité des enjeux au sein desquels l'agriculture doit s'inscrire aujourd'hui : fournir des biens alimentaires et non-alimentaires, préserver les ressources naturelles, contribuer au développement économique et social des territoires, réduire l'usage des pesticides et l'émission des gaz à effet de serre, etc. On constate un immense besoin de re-conception des systèmes agricoles alors que les démarches habituelles de conception mobilisées en agronomie, ne semblent plus pouvoir répondre à ces multiples enjeux (Meynard et al. 2012). En effet elles s'inscrivent dans une dynamique de conception réglée dont l'objectif est d'améliorer, de manière graduelle, des produits ou technologies existants (Le Masson et al. 2006). Dans un régime de conception réglée, les objectifs de la conception sont clairement définis à l'avance. Les compétences à mobiliser et les modalités d'évaluation des résultats de la conception sont identifiées au préalable. La division du travail est possible et les méthodes de travail standardisées ; les filières industrielles et les disciplines scientifiques sont stabilisées. « *Comme le rappellent Le Masson et al. (2013), les méthodes de conception réglée (...) ont essayé d'une part de modulariser la conception (i.e. diviser le système à concevoir en sous-systèmes, pour pouvoir penser la conception de chaque sous-système de façon indépendante), et d'autre part d'identifier des solutions génériques à des problèmes donnés* » (Berthet 2013). Dans le domaine de l'agriculture la conception réglée peut être illustrée par la création variétale, l'amélioration de la fertilisation et le développement de nouveaux produits phytopharmaceutiques. Or, face aux nouveaux défis du XXIème siècle en matière agricole et alimentaire, les cadres de conception

habituels sont remis en cause et la conception réglée n'est plus adaptée pour répondre à la multiplicité des enjeux. La re-conception des systèmes agricoles doit proposer « une diversité de solutions et laisser aux agriculteurs et autres acteurs le choix de différents avenir d'une part et aider les agriculteurs à construire et adapter leurs propres systèmes à leur situation, construire leurs compromis à partir de leurs propres connaissances et de connaissances scientifiques d'autre part » (Meynard et al. 2012). De nouvelles démarches de conception de systèmes de culture innovants sont ainsi développées telles que la conception de novo assistée par modèle ou basée sur le prototypage de systèmes de cultures en atelier de conception ou la conception « pas à pas » mise en œuvre par exemple dans le cadre d'expérimentations système (Meynard et al. 2012). Ces démarches mobilisent des connaissances expertes et profanes et produisent différents types de systèmes de culture améliorés in itinere.

IV. La théorie de la conception innovante

La conception innovante désigne un processus d'exploration visant à satisfaire des attentes tout à fait nouvelles, à éviter les « effets de fixation ». La fixation est un mécanisme cognitif qui incite une personne à rester dans le domaine de ses connaissances acquises. C'est un frein à la créativité et à l'innovation (Agogué et al. 2013). L'enjeu n'est plus aujourd'hui face à une problématique de choisir la meilleure décision mais d'augmenter l'espace des alternatives. Dans les démarches de conception innovante l'identité même des objets à concevoir est révisée : l'iPhone n'est pas uniquement un téléphone mais un « outil de connexion au monde », Velib n'est pas uniquement un vélo mais un « système de transport collectif partagé ». Souvent les attentes ne sont pas complètement spécifiées au début de la conception, et se précisent au fur et à mesure que l'objet conçu prend forme. La conception innovante demande non seulement de la créativité, mais aussi une grande capacité à faire évoluer au cours du processus les objectifs visés ainsi que les champs des savoirs et les collaborations mobilisés (Hatchuel et Weil 2003, Hatchuel et Weil 2009).

Pour élargir l'espace des alternatives, la théorie de conception innovante dite C-K (Concept-Knowledge) (Le Masson et al. 2006), développée par Hatchuel et Weil (2002, 2003, 2009), chercheurs du centre de gestion scientifique à Mines ParisTech, formalise la complexité du processus de conception. Issue des sciences de gestion elle repose sur le couple concept – connaissances. La théorie C-K vise une définition rigoureuse du raisonnement de conception et une meilleure compréhension de l'organisation et de la gestion de la conception dans les projets innovants (Le Masson et al. 2006, p. 282). La théorie C-K a donné lieu depuis 1998 à

des applications dans de nombreux domaines industriels (équipement, électronique, transports, aérospatiale, etc.) principalement en France, en Suède et en Allemagne pour comprendre comment s'incrémentent les innovations.

Le principe fondamental de la théorie C-K consiste à séparer 2 espaces : l'espace des Concepts (C) et l'espace des Connaissances (K):

l'espace des concepts (C) est celui des « indécidables » (Hatchuel et Weil 2009) c'est à dire des propositions en partie inconnues. On ne peut pas dire qu'elles sont impossibles mais on ne sait pas comment le faire. Un concept ne représente pas une réalité mais un potentiel d'expansion. Il n'est pas possible de juger d'emblée un concept : il ne s'agit pas d'être « pour » ou « contre » ni « d'y croire » ou « de ne pas y croire » ; il n'est ni vrai ni faux dans l'espace des connaissances.

l'espace des connaissances (K) contient les propositions validées. Toutes les connaissances nouvelles produites par les techniques de tests, d'essais, de mesures élargissent l'espace des connaissances.

La conception innovante consiste à spécifier progressivement un concept initial C_0 en mobilisant des connaissances indépendantes (qui ne sont pas déduites les unes des autres) issues de K (éventuellement en produisant des connaissances nouvelles) par un ensemble d'allers et retours entre l'espace C et l'espace K.

Au cours du processus de conception, différents opérateurs, qui permettent les interactions entre l'espace C des concepts et l'espace K des connaissances, sont utilisés :

$K \rightarrow C$ est un opérateur dit de « disjonction » : il permet de formuler un concept à partir de connaissances.

$C \rightarrow C$ consiste à partitionner un concept en sous-concepts en attribuant de nouvelles propriétés (issues de l'espace K) au concept initial.

$K \rightarrow K$ mobilise les règles classiques de logique (déduction, test, optimisation, etc.) qui permettent une expansion de l'espace des connaissances K.

$C \rightarrow K$ est un opérateur de « conjonction » qui vise à obtenir des propositions avec un statut logique. Lorsqu'il y a conjonction (i.e. un concept devient connaissance), le processus de conception s'arrête. Quand il n'y a pas conjonction, il y a développement de nouvelles connaissances.

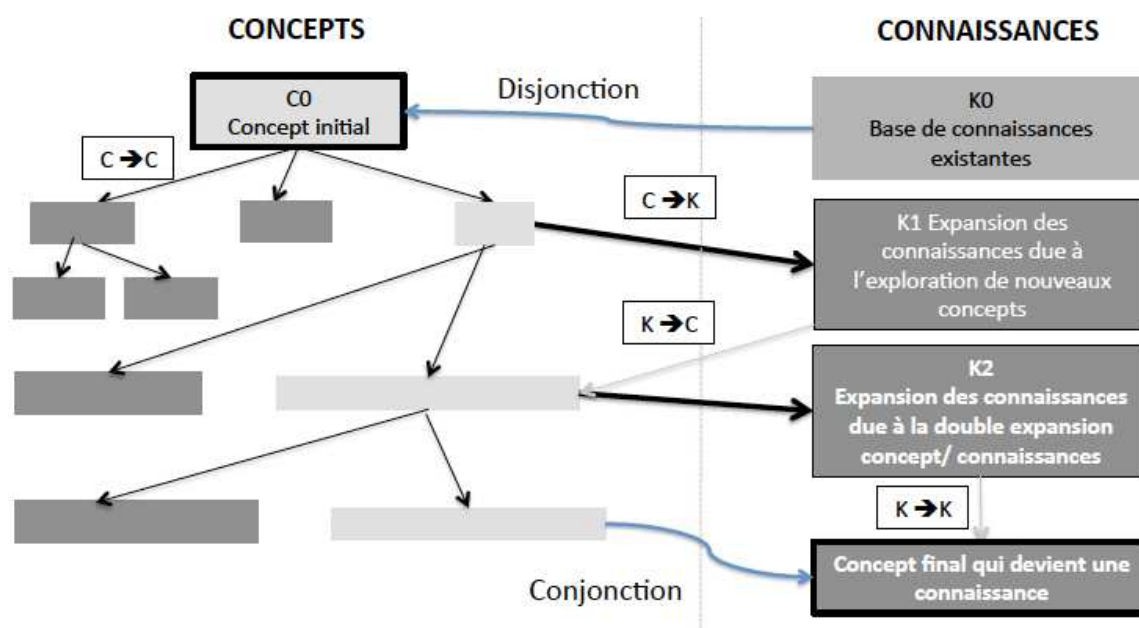


Figure 1 : Espaces des concepts et des connaissances et différents opérateurs mobilisés dans la théorie de conception innovante C-K (d'après Hatchuel et Weil 2009).

L'espace des concepts C comprend des « indécidables », c'est à dire des propositions en partie inconnues. L'espace des connaissances K repose sur des propositions validées qui ont un statut logique. A partir du couple initial C_0 - K_0 , ce sont les interactions entre les espaces C et K , matérialisés par les opérateurs $K \rightarrow C$ (« disjonction », spécification d'un concept), $C \rightarrow C$ (partition d'un concept initial en sous concepts), $C \rightarrow K$ (« conjonction », activation du concept vers l'expérimentation), $K \rightarrow K$ (déduction), qui construisent le raisonnement de conception innovante et conduisent à l'objet innovant (concept final qui devient une connaissance).

Dans le domaine de l'agroécologie la théorie C-K a été mise en œuvre pour la première fois pour la conception d'agro-écosystèmes dans le cadre des travaux de Berthet (2013). A partir d'un cas empirique, en région d'agriculture céréalière intensive, le montage d'un projet visant à concilier environnement et agriculture a été suivi. Ce projet réunissait un centre de recherche en écologie et une coopérative agricole et visait à mettre en place une filière courte de luzerne, culture prometteuse au plan environnemental et agronomique. La recherche-intervention menée par Berthet a consisté à proposer l'application d'une méthode de conception collective inspirée de la méthode KCP®, développée par les chercheurs du centre de gestion scientifique à Mines ParisTech. Cette méthode, tirée de la théorie C-K, a été créée pour aider les entreprises à générer des innovations. L'approche proposée par Berthet (2013) a conduit les acteurs à aborder l'agro-écosystème comme objet de conception collective et à imaginer différentes configurations et trajectoires possibles. La pertinence de la posture de conception innovante, « qui ne considère pas l'ensemble des valeurs et des options possibles comme connues à l'avance mais demande à ré-ouvrir le champ des possibles », a ainsi été démontrée. Nous nous sommes également appuyés sur la méthode KCP dans le cadre de la

démarche participative mise en œuvre en Martinique en 2014 (chapitre VII de la thèse) et plus largement sur la théorie C-K pour la construction de la problématique de cette thèse.

La conception innovante peut ainsi conduire à la production d' « innovations de rupture » ou « niches d'innovation », définies comme des innovations qui ne s'inscrivent pas dans le régime socio-technique dominant. Un régime socio-technique est un ensemble de normes, procédures, réseaux d'acteurs, institutions et infrastructures qui gouvernent les choix technologiques (Geels 2005, Geels et Schot 2007). La majorité des innovations proposées par les réseaux d'acteurs s'inscrivent dans le régime dominant et contribue à une évolution stable et incrémentale des technologies, conduisant parfois à des situations dites de « verrouillage technologique ». Les niches d'innovation représentent des alternatives prometteuses généralement portées par un petit nombre d'acteurs. Mais comme le soulignait Rosenberg (1976) « *most inventions are relatively crude and inefficient at the date when they are first recognised as constituting a new invention. They are, of necessity, badly adapted to many of the ultimate uses to which they will eventually be put. This means that new technologies cannot immediately compete on the market against established technologies* ». Dans leur approche analyse multi-niveaux Geels et Schot (2007) analysent comment les niches d'innovation se confortent, se stabilisent, contestent ou s'inscrivent au sein des régimes socio-techniques dominants.

Différentes applications de ce cadre théorique ont été réalisées en lien avec l'évolution de l'agriculture vers une plus grande prise en compte des contraintes environnementales (Angeon et Chave 2014). Vanloqueren et Baret (2009) décrivent par exemple la domination du paradigme de l'ingénierie génétique sur celui de l'ingénierie agroécologique et la situation de verrouillage auquel elle conduit. Ils identifient les déterminants d'une telle domination, qui sont de natures variées et présents à des échelles diverses : relations entre secteur public et secteur privé qui favorisent la mise au point d'innovations brevetables et commercialisables, difficulté pour la recherche d'appréhender l'agroécologie dans toute sa complexité (interactions entre les échelles, durée nécessaire à l'obtention de résultats...), importance des fonds accumulés sur le long terme pour mettre en place l'agriculture et le système de recherche actuels, pouvoir des lobbies et rôle des media (Vanloqueren et Baret 2009).

V. Problématique et plan de la thèse

Pour développer une approche d'ingénierie agroécologique visant, à terme, à piloter des processus rhizosphériques pour la santé des cultures, le formalisme de la théorie C-K a été

utilisé pour construire et présenter les différents travaux réalisés dans le cadre de cette thèse. Ce formalisme permet de retranscrire le déroulement de la conception de « systèmes de culture à base de tomate bioprotégés contre le flétrissement bactérien ». L'objectif est de montrer comment de nouvelles connaissances sur les interactions entre plantes et microorganismes du sol, mais aussi de nouvelles méthodes et outils, voire de nouveaux cadres conceptuels, contribuent au développement d'une démarche d'ingénierie agroécologique pour la santé des cultures.

Au cours de la conception, un concept initial C0 « Systèmes de cultures à base de tomate bioprotégés contre le flétrissement bactérien » est affiné grâce à la mobilisation de différents types de connaissances (issues de la littérature, de l'expérimentation ou de savoirs profanes). La mobilisation de ces connaissances permettra de répondre aux 3 questions suivantes, reprises chacune dans un chapitre:

Quelle nouvelle stratégie de régulation biologique peut contribuer à bioprotéger les systèmes de cultures contre les bioagresseurs telluriques tels que *R. solanacearum*?

Par quels processus et quels itinéraires mettre en œuvre cette nouvelle stratégie de régulation biologique de la rhizosphère?

Avec quels leviers, à quelles échelles d'action mobiliser ces processus pour concevoir des systèmes de cultures bioprotégés?

Le premier chapitre propose une stratégie de protection des cultures qui n'est plus basée uniquement sur l'optimisation d'intrants (variétés résistantes, produits phytopharmaceutiques ou biologiques) mais sur la mobilisation de régulations naturelles qui contribuent à une gestion préventive de la santé des cultures. Cette stratégie innovante vise à constituer une barrière rhizosphérique bioprotectrice qui empêcherait la pénétration des agents pathogènes telluriques. Le cadre d'analyse proposé est appliqué au cas d'étude de la gestion agroécologique de *Ralstonia solanacearum*. Une revue bibliographique montre que les verrous biotechnique majeurs sont (i) la mobilisation durable de processus rhizosphériques contre cette bactérie et (ii) la nécessité de combiner des processus de protection complémentaires. Ces deux conclusions seront explorées par l'expérimentation dans le chapitre suivant.

Le deuxième chapitre analyse ainsi différentes voies de mobilisation d'un processus rhizosphérique complexe, la mycorhization, choisi parce qu'il invite, par nature, à une approche holistique des systèmes de cultures. Nous évaluons in situ différentes stratégies de mycorhization. L'inoculation de souches de mycorhizes produites industriellement, stratégie qui s'inscrit dans la continuité du paradigme productiviste visant à optimiser les intrants, est comparée à une stratégie innovante de rupture, la mobilisation de réseaux mycorhiziens

indigènes, qui n'impose pas à l'agriculteur d'acheter des produits commercialisés mais de reconfigurer son système de culture pour bénéficier de services écosystémiques intrants. Un volet du second chapitre traite de la possibilité de mobiliser, en conditions contrôlées, des processus bioprotecteurs complémentaires par l'association de plantes mycorhizotrophes et assainissantes pour augmenter la mycorhization, et diminuer l'incidence du flétrissement bactérien de la tomate.

Le troisième chapitre interroge les leviers d'action et leurs échelles pour mobiliser durablement des processus de bioprotection des cultures. Un premier volet propose un cadre conceptuel pour identifier des leviers visant à mobiliser des interactions écologiques à différentes échelles. Il permet de positionner les résultats des précédents chapitres dans un cadre exploratoire générique. Il montre l'interdépendance entre les niveaux d'action et la nécessité de contextualiser les démarches de conception d'innovations pour la santé des cultures. Le caractère multi-directionnel des trajectoires d'innovations agroécologiques est souligné, il invite à l'accompagnement d'initiatives locales. C'est ainsi qu'une démarche participative de co-construction d'innovations est développée avec les agriculteurs martiniquais afin de valoriser la mycorhization dans les systèmes de cultures maraîchers agroécologiques.

Les transitions entre chaque partie permettent de présenter le déroulement de la conception, d'explicitier les choix et de montrer comment un concept initial est affiné jusqu'à l'émergence de propositions par les agriculteurs, tout en procédant à une expansion des connaissances, d'une part, et des concepts, d'autre part. Les différents opérateurs $K \rightarrow C$, $C \rightarrow C$, $C \rightarrow K$ et $K \rightarrow K$ sont mobilisés (Figure 2).

Une synthèse des connaissances sur les processus mis en œuvre par les plantes pour se bioprotéger (connaissances initiales K_0) et mobilisables dans les stratégies d'ingénierie agroécologiques, d'une part, ainsi qu'une analyse bibliographique de méthodes de gestion agroécologique du flétrissement bactérien, d'autre part, conduisent à une spécification du concept initial C_0 « Systèmes de cultures à base de tomate bioprotégés contre le flétrissement bactérien ». Le concept initial C_0 est partitionné en différents sous-concepts tels que « la constitution d'une barrière rhizosphérique bioprotectrice ». Parmi les processus susceptibles de contribuer à la bioprotection rhizosphérique, l'exploration de la mycorhization est envisagée pour son caractère durable, multi-pathogènes et multi-services écosystémiques. Le concept ainsi affiné « Systèmes de cultures à base de tomates bioprotégés contre le flétrissement bactérien en mobilisant les mycorhizes » nécessite alors une nouvelle expansion

des connaissances $C \rightarrow K$ pour répondre à la question « Quels processus ? Quels itinéraires ? » pour augmenter la mycorhization et réduire le flétrissement de la tomate. L'opérateur $K \rightarrow K$ est alors utilisé. Les règles classiques de logique sont mises en œuvre. En effet la nécessité de mobiliser les mycorhizes via des plantes mycorhizotrophes invite à questionner le choix de ces plantes. Les différents opérateurs ($C \rightarrow C$, $C \rightarrow K$, $K \rightarrow K$) sont alors utilisés pour proposer des « Systèmes de cultures associant des plantes assainissantes et mycorhizotrophes pour la tomate, au bénéfice de sa bioprotection contre le flétrissement bactérien ».

La complexité et l'efficacité partielle des processus et l'interdépendance entre les différentes échelles d'action, nécessite une nouvelle expansion de l'espace des concepts. Dans le troisième chapitre, les différents leviers d'action visant à (i) défavoriser les interactions dommageables et (ii) favoriser les interactions bénéfiques pour la santé des cultures sont positionnés au sein d'une grille d'analyse générique. La nécessité de contextualiser les choix des acteurs, d'une part, et le caractère multidirectionnel des trajectoires d'innovation, d'autre part, sont soulignés. Les innovations agroécologiques peuvent trouver leur origine à différentes échelles spatiales et organisationnelles. Une dynamique de co-construction d'innovations est alors initiée en Martinique. Elle permet d'identifier et de lever les freins pour la mise en œuvre effective par les agriculteurs de systèmes de cultures recourant aux plantes mycorhizotrophes, favorisant la bioprotection rhizosphérique de la tomate contre le flétrissement bactérien. L'exploration de différentes trajectoires conduit à la production d'outils qui invite à reconfigurer les systèmes de cultures.

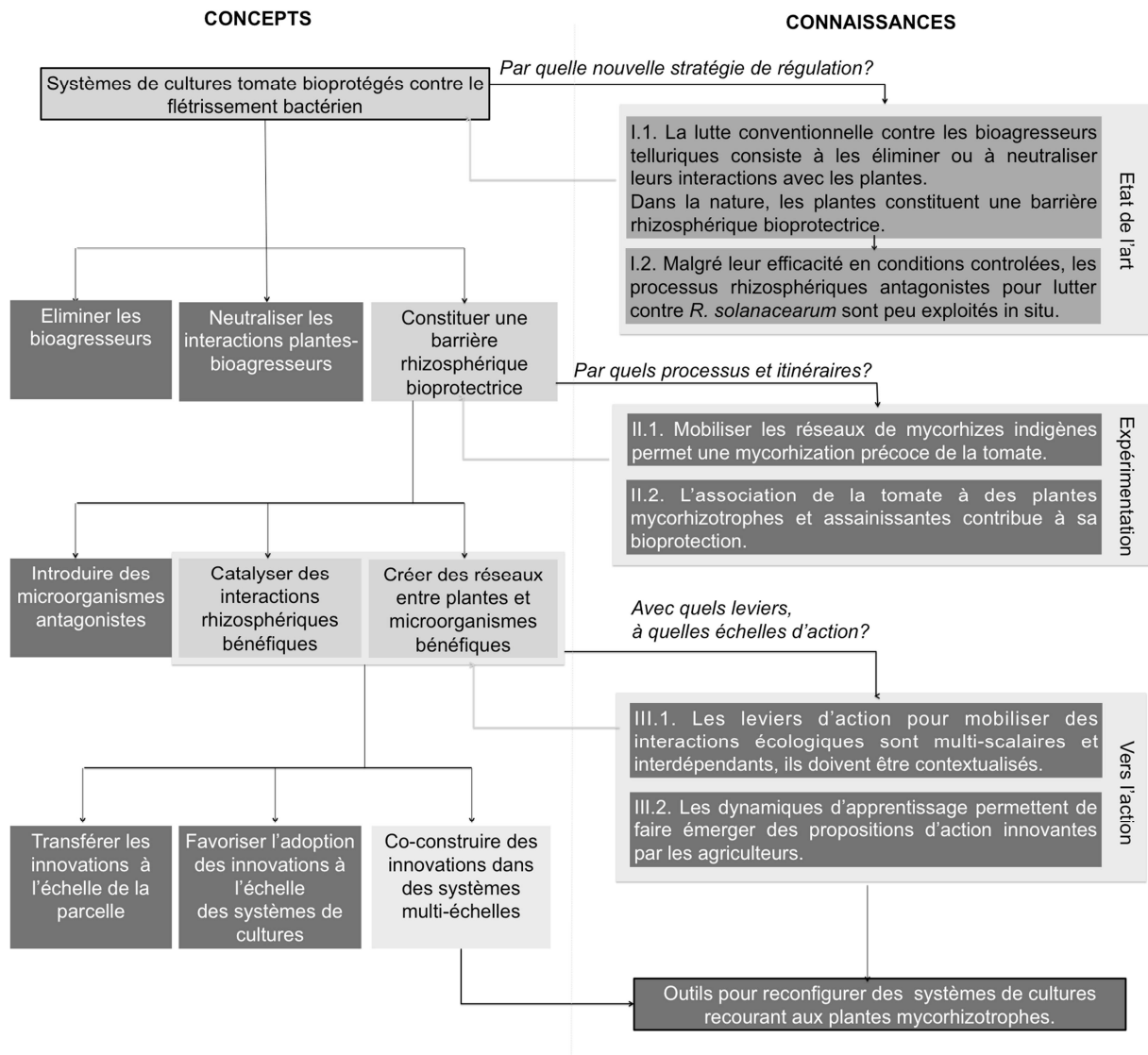


Figure 2 : Déroulement des différentes étapes de la thèse via le formalisme de la théorie C-K.

Sur fond clair, caractères noirs : les partitions expansives (originales) et les connaissances existantes. Sur fond sombre, caractères clairs : les partitions restrictives (relevant naturellement du concept) dans C et la création de nouvelles connaissances dans K. Les flèches grises sont les opérateurs $C \rightarrow K$, $K \rightarrow C$, $C \rightarrow C$, $K \rightarrow K$. Elles schématisent les principales étapes du raisonnement (d'après le guide de lecture des graphes C-K (Le Masson et al. 2006, p. 283, 286)). Le cœur de la thèse (partie 2) comporte 3 chapitres, chacun est divisé en 2 sous-chapitres. Le premier chapitre rassemble des connaissances issues de la bibliographie : il conduit à une première partition du concept initial « Systèmes de culture à base de tomates bioprotégés contre le flétrissement bactérien ». Le deuxième chapitre présente des résultats expérimentaux qui ont également contribué à élargir l'espace de concepts. Le troisième chapitre s'inscrit dans une démarche « vers l'action » et positionne les processus d'interactions préalablement proposés dans une stratégie de pilotage à différentes échelles. L'exploration de trajectoires, basées sur la co-construction d'innovations, conduit à la production d'outils qui invite à reconfigurer les systèmes de cultures.

Ce travail a donné lieu à un article publié dans un ouvrage (chapitre I.1.), 3 articles en cours de rédaction (chapitres I.2, II.2 et III.1), une communication à un congrès (chapitre III.2).

Partie 2 : Conception innovante de systèmes de cultures bioprotégés



Figure 3 : Point de départ de la conception

C0 : « Systèmes de culture à base de tomate bioprotégés contre le flétrissement bactérien ».

I. Explorer une nouvelle stratégie pour contribuer à la santé des cultures : la bioprotection rhizosphérique

Dans certains contextes, tel que celui de la Martinique où une souche émergente extrêmement agressive de la bactérie *Ralstonia solanacearum*, agent causal du flétrissement bactérien, menace la production de tomates en plein champ (Wicker et al. 2007), on ne sait pas « comment concevoir des systèmes de cultures bioprotégés ». Le concept initial C0 est un « indécidable ». De nouvelles connaissances doivent être mobilisées pour concevoir de nouvelles stratégies de régulation.

Le premier chapitre vise à présenter le point de départ de la conception, le couple C0-K0 « Comment bioprotéger un système de culture à base de tomate contre le flétrissement bactérien ? ». Une revue bibliographique permettra de montrer comment les connaissances récentes sur les interactions racines-microorganismes et la santé des plantes (K0) permettent de proposer de nouvelles voies de gestion de la santé des cultures. Le concept initial C0 « Systèmes de culture à base de tomate bioprotégés contre le flétrissement bactérien » sera ainsi explicité par une analyse de la littérature.

Le premier volet est une revue bibliographique « Agroecological engineering to biocontrol soilpests for crop health ». A partir des enjeux liés à la protection des cultures vis-à-vis des bioagresseurs telluriques, ce volet présente un état de l'art de l'impact des interactions rhizosphériques sur la santé des plantes, propose une approche systémique de la santé des cultures soumises aux bioagresseurs telluriques et identifie des voies de gestion agroécologiques de ces derniers.

Le deuxième volet applique le cadre d'analyse proposé dans le premier volet à la gestion agroécologique de *R. solanacearum*, agent du flétrissement bactérien de la tomate et de la pourriture brune de la pomme de terre. Une approche de type méta-analyse est mise en œuvre. Rappelons qu'en Martinique, où a été menée l'étude, face à la souche émergente extrêmement agressive de *R. solanacearum*, aucune méthode de lutte conventionnelle basée sur l'utilisation de produits phytopharmaceutiques ou la sélection variétale n'est aujourd'hui efficace (Lebeau et al. 2011). La diversité des pratiques agroécologiques proposées par la littérature invite à une analyse des processus et fonctions ciblés et de leur efficacité pour réduire l'incidence des maladies.

I.1 Ingénierie agroécologique pour le biocontrôle des maladies telluriques et la santé des cultures.

Chave M, Tchamitchian M, Ozier-Lafontaine H (2014). Agroecological Engineering to Biocontrol Soil Pests for Crop Health. In Sustainable Agriculture Reviews 14: Agroecology and Global Change. Eds. Ozier-Lafontaine H, Lesueur-Jannoyer M. Springer International Publishing: 269-297

Abstract

Feeding a growing population and ensuring food security whilst protecting ecosystems and natural resources are crucial priorities in times of global changes. Agroecology promotes innovative drivers of change for a smart agriculture that meets the specifications of ecological transition. Managing soil interactions offer largely unexplored potential to increase agricultural yields and reduce pressures on the environment. Crop losses of 10 % are due to soil-borne pests causing root rot, root blackening, wilt, stunting or seedling damping-off. One promising approach is to encourage pest regulation provided by soil interactions to decrease the inputs of pesticides. However, limited success of this approach in field applications raises questions as to how this might be best accomplished. Here we review advances in plant protection against soil-borne pests and implications for disease-suppressive agrosystems design. Root infection processes are increasingly understood. Plants protect themselves by naturally engineering the composition of their rhizosphere. They fight soil pests both by root production of toxic chemicals and by favoring pest enemies. The analysis of the chemical dialogue offers new perspectives to enhance biocontrol effectiveness of diseasesuppressive soils and antagonists. High throughput technologies provide unprecedented knowledge on rhizosphere interactions and implications for crop health. Agroecological engineering approaches overcome the limitations of conventional protection strategies by promoting multifunctional practices harnessing rhizosphere bioprotection. Breeding crop cultivars which capitalize on plant-microbiome interactions or associating plants and biocontrol agents early in their life offers innovative ways to contribute to disease-suppressive agroecosystems design. Integrating interacting species with strong ability to recruit beneficial microorganisms or secrete toxic compounds in mixed cropping systems is a key issue. Based on functional biodiversity management, these systems will provide underpinning ecosystem services and enhance global resiliency of agroecosystems.

1 Introduction

Maximizing long-term crop production, while minimizing resource use, is a crucial challenge to ensure sustainable world food security in the context of global changes and global demand. Major worldwide crop losses are due to soil-borne pests: fungi, oomycetes, bacteria, arthropods and nematodes (Figure 4). In 2001-2003, 7 to 15% of the potential harvest was lost, according to Oerke (2006), and an average loss of 10% is often quoted (Raaijmakers et al. 2009). Soil microbial communities represent the greatest reservoir of biological diversity in the world (Berendsen et al. 2012), and plant-microorganism interactions are essential for ecosystems (Van der Heijden et al. 2008). Although numerous agricultural practices and landscape management strategies aim to control aerial pests via biodiversity, the effects on soil pests barely have attracted attention (Hiddink et al. 2010). The soil is a complex environment that is the site of multiple interactions across a variety of space and time scales. Soil biodiversity can only be managed indirectly, and the options for such management are not obvious (Brussaard et al. 2007).



Figure 4 : Damages caused by root-knot nematodes *Meloidogyne* on greenhouse lettuces.

Left: central rows show limited development symptoms. Right: galls on the roots (caused by the infestation by J2 *Meloidogyne* for their reproduction) disrupting the physiological and nutritional functions of the roots to the plant.

The rhizosphere, the narrow zone of soil that is influenced by root secretions, can contain up to one hundred billion (10¹¹) microbial cells per gram root (Berendsen et al. 2012) and more than 30,000 prokaryotic species (Mendes et al. 2011). The rhizosphere is considered as one of the most complex ecosystems on earth (Jones and Hisinger 2008; Raaijmakers et al. 2009). Plant roots exude up to 21% of their photosynthetic compounds (Marschner 1995), not only as nutrients for soil microbes but also as signal molecules in plant-microbe interactions. Roots

are involved in attracting beneficial microorganisms and soil pests to the immediate environment of the plant.

Over the past decade modern tools such as genomics have revolutionized description and understanding of belowground biodiversity, including the functional roles of assemblages of microorganisms important to agriculture. Tomich et al. (2011) highlighted the need to anticipate and benefit this imminent, unprecedented wave of information. What might the applications of that knowledge bring to crop protection management? What agroecological methods will prove practical to manage belowground biodiversity? (Tomich et al. 2011)

Here, our aim is to review current advances in understanding how plants protect themselves against soil pests colonization and how this ability can be used in the design of disease-suppressive agroecosystems. Indeed, the agroecological design of crop systems can benefit from mimicking this natural phenomenon, as advocated by Doré et al. (2011).

We first analyze how recent advances in the study of plant-microorganism interactions in the rhizosphere have highlighted their importance for plant health. Next, we investigate how the use of root ecological functions helps overcome the limitations of current soil-borne pests management through an agroecological engineering framework. Finally, we highlight management practices to design disease-suppressive production systems.

2 Rhizosphere interactions and plant health

2.1 Root microbiome and soil-borne pests

The vast surface area provided by roots is an extraordinarily diverse habitat for bacteria, fungi, oomycetes, nematodes, protozoa, algae, viruses, archaea and arthropods (Mendes et al. 2013). A huge assortment of microorganisms range from transient epiphytic saprophytes to epiphytic commensals, mutualistic symbionts, endophytes, and pathogens (Figure 5).



Figure 5: Example of pathogenic saprophytic fungi found in the soil: *Sclerotinia sclerotiorum* infecting an open-field grown lettuce.

Left: first symptoms on the plant, wilting of leaves; fungi mycelium becomes visible. Center: advanced symptoms, rotten leaves; fungi mycelium and sclerotia are visible. Right: rotten roots; fungi mycelium colonize the soil.

Soil-borne pathogens reside in the soil for brief or extended periods, and survive on plant residues or as resting organisms until root exudates reach them and allow them to grow. They then escape competition with other microorganisms by penetrating the roots (Figure 6A). Plants infected by soil-borne pathogens suffer from root rot, root blackening, wilt, stunting or seedling damping-off (Haas and Defago 2005).

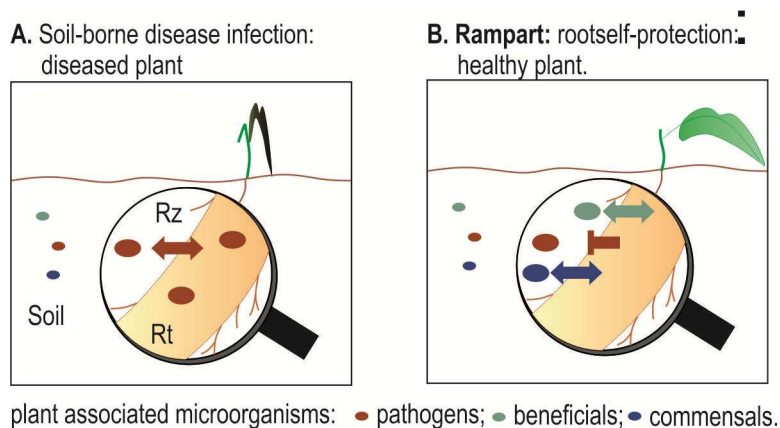


Figure 6: Natural engineering of root microbiome by plants for self-protection

A. Diseased plant: pathogens (in red) colonize and infect roots. B. Self-protected healthy plant: beneficials microorganisms (in green) and commensals (in blue) are recruited and toxic compounds are secreted (T in red) to create a living rampart. (Rz: rhizosphere, Rt: root)

Cross-communication between roots and pathogens and mobility of pathogens are essential processes in root infection (Bais et al. 2006). Regarding bacteria, an early step in the establishment of interactions is the attachment to plant roots, which can lead to microbial biofilm formation (Figure 7). As specific regulation of bacterial pathogenicity depends on bacterial cell density, the process of “quorum sensing” allows bacteria to assess their local population density via the secretion and detection of small, diffusible signal molecules (Bais et al. 2006; Kievit and Iglewski 2000). It is only when high cell densities have been reached that the bacteria are able to successfully compete with the plant host defenses.

Roots provide a carbon-rich environment that initiates colonization, a key step in the infection process by soil-borne pests. However roots also develop self-protection.

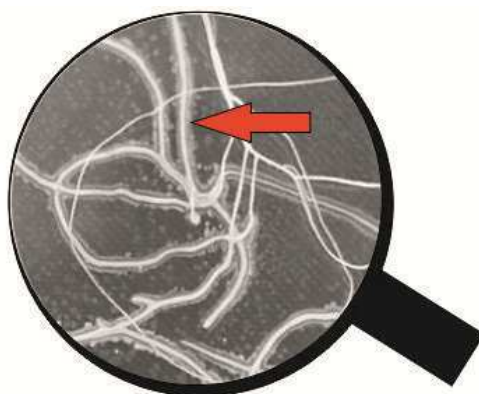


Figure 7: Tomato rhizosphere colonization by the phytopathogenic *Ralstonia solanacearum* is a key step in the infection process. Development of a biofilm (red arrow) of the bacteria *Ralstonia solanacearum* in the rhizosphere of tomato Heat Master.

2.2 Root self-protection

Roots secrete repellent and toxic compounds (Figure 6B). The survival of physically vulnerable root cells depends on “underground chemical warfare” mediated by plant secretion of phytoalexins produced in response to attack or phytoanticipins produced prior to attack, defense proteins, and other as yet unknown chemicals (Bais et al. 2006). Some plant species also contain unique antimicrobial metabolites in their exudates (Berg et al. 2005). Interfering with quorum-sensing compounds also enables the plant to manipulate gene expression in associated bacterial communities (Berendsen et al. 2012). Allelopathy is defined as any biochemical interaction among plants, including those mediated by microorganisms, resulting in either detrimental or beneficial effects on the interacting plants (Wu et al. 2001).

Plants are able to shape the root zone environment with substrates that encourage the development of cultivar-specific, plant-beneficial, microbial communities (Lugtenberg et al. 2001). Living under continuous attack from soil-borne pests, plants protect themselves by naturally engineering the composition of rhizosphere populations (Ryan et al. 2009). Plants recruit beneficial microorganisms for help against attacks by other microorganisms (Figure 3B). For example, plants select and support populations of antibiotic-producing bacterial strains (Ryan et al. 2009). Recent studies showed that, upon attack by a fungal root pathogen, plants exploit the microbial consortia from soil for protection against infections, not through taxonomic diversity, but via functional diversity (Mendes et al. 2011; Berendsen et al. 2012). Similarly, some plants recruit the help of auxiliary organisms to protect themselves, a natural biological protection strategy: upon attack of roots of *Thuja occidentalis* by larvae of a weevil, these roots release chemicals and thus attract a parasitic nematode, which preys on weevil larvae (Van Tol et al. 2001).

Plants fight soil pests both by root production of toxic chemicals and by favoring microbial pests enemies. Roots create or modify microbial community habitats and support large microbial populations that provide to roots a basal level of protection against pests, simply through their metabolic activity. Many antagonistic microorganisms naturally present in soil exert a certain degree of biological control over plant pests, regardless of human activities (Garbeva et al. 2004). Therefore, plants modify the chemical and physical space in which other species live. Their impacts differ from biotic interactions as their effects can last longer than their lifetime. Roots act as ecological engineers (Hastings et al. 2007).

Plants, like mammals and insects, rely on specific constituents of the microbial community for protection against attacks by soil pests. These interactions are based on a chemical dialogue.

2.3 *Rhizosphere signaling molecules*

Plant roots initiate communication with soil microbes by producing signals that are recognized by the microbes, which in turn produce signals that initiate colonization. Chemical attraction of soil microbes was demonstrated in pathogenic and symbiotic plant-associated bacteria (Berg et al. 2005).

Isolation and identification of plant signaling molecules open up new ways for studying plant-microorganism interactions. Flavonoids, for example, depending on their structure have been shown to stimulate or inhibit plant-rhizobium symbiosis, inhibit root pathogens, stimulate mycorrhizal spore germination and hyphal branching, mediate allelopathic interactions between plants, affect quorum sensing, and chelate soil nutrients (Hassan and Mathesius 2012). Major progress is being made on signaling between roots and arbuscular mycorrhiza fungi (Akiyama et al. 2005). Strigolactones are plant hormones that stimulate the branching and growth of symbiotic arbuscular mycorrhiza fungi, increasing the probability of contact and establishment of a symbiotic association between the plant and fungus. Strigolactones also inhibit plant shoot branching, and trigger germination of parasitic plant seeds (Akiyama et al. 2005).

Root exudates initiate various positive and negative interactions. Their analysis in natural conditions is just at the beginning. Disease-suppressive soils and antagonists of soil-borne plant pathogens illustrate these interactions.

2.4 Disease-suppressive soils

Disease-suppressive soils provide some of the best examples in which plants protect themselves against soil-borne pathogens by “naturally engineering” the composition of rhizosphere microbial populations (Ryan et al. 2009). Disease-suppressive soils are exceptional ecosystems in which crop plants suffer less from specific soil-borne pathogens than expected due to the activities of other soil microorganisms (Mendes et al. 2011). General soil suppressiveness is the capacity of the total microbial biomass to suppress the growth or activity of deleterious organisms, whereas specific soil suppressiveness generally depends on a single organism with the ability to antagonize a specific pathogenic species or genus (Weller et al. 2002). Virtually, all soils possess some biological capacity to restrict disease progression. Indeed, disease severity incited by an introduced pathogen is consistently less severe in a native soil than in the same soil that has been pasteurized prior to pathogen introduction (Mazzola 2004).

Development of disease suppression in soils has been reported for a variety of diseases, such as those resulting from infection with *Pythium spp.* (Manici et al. 2005), *Rhizoctonia solani* (Ghini and Morandi 2006), and *Fusarium spp.* (Borrero et al. 2006). Diversity has been suggested to be an important attribute of healthy soils and a contributor to disease suppression (Postma et al. 2008). However, the identification of specific microorganisms responsible for disease suppression has relied mainly on cultivation-dependent techniques (Manici et al. 2005; Borrero et al. 2006).

However, for most disease-suppressive soils, the microbes and mechanisms involved in pathogen control remain unknown. Long-standing suppression is a biological condition naturally associated with soil. Its origin is not known, and it appears to persist in the absence of plants. This observation supports the hypothesis that plants do not only directly interact with microorganisms, but that their action as ecosystem engineers outlives them. Research related to suppressive soils may be hampered by an overemphasis on pathogen-antagonist interactions, with little consideration of other microbial and plant interactions (Weller et al. 2002; Kinkel et al. 2011) although the key aspect determining this relationship may not be taxonomic, but rather functional diversity (Chaparro et al. 2012; Postma et al. 2008). Hence, although specific processes can be attributed to specific microorganisms, it is the total microbiome and its interactions that affect plant health.

Identification of the biological properties contributing to the function of suppressive soils is a necessary first step to the management of such systems for use in the control of soil-borne diseases. Suppressive soils have provided a wealth of microbial resources that have

subsequently been applied for the biological control of soil-borne plant pathogens (Mazzola 2004).

2.5 *Soil-borne pathogens' antagonists*

Each plant selects its specific antagonistic microorganisms (Berg et al. 2005). Several bacterial and fungal groups have been identified as antagonists of soil-borne plant pathogens; these groups employ a variety of mechanisms for this process, including competition, niche exclusion, parasitism, induction of systemic resistance, production of antifungal or antibiotic compounds, and production of lytic enzymes (Bais et al. 2006; Berendsen et al. 2012).

Interactions between the different elements of rhizosphere communities have been studied in relation to biological control of plant pathogens. Fluorescent *Pseudomonas* produce antifungal antibiotics, elicit induced systemic resistance in the host plant or interfere specifically with fungal pathogenicity factors. Before engaging in these activities, biocontrol bacteria go through several regulatory processes at the transcriptional and post-transcriptional levels (Haas and Defago 2005).

Studies on biological control of plant diseases have focused, during the last decade, on Induced Systemic Resistance (ISR), because ISR is effective against a wide range of pathogens and thus offers serious potential for practical applications in crop protection. Induced resistance responses in host plants mediated by selected strains of rhizosphere microorganisms such as AMF is widely recognized (Pozo and Azcon-Aguilar 2007). Such applications may however affect microbial communities associated with plant roots and interfere with the functioning of the root microbiota (Doornbos et al. 2012).

Disease suppressive soils and soil-borne pathogens' antagonists constitute naturally occurring plant protection processes. The development of new approaches to study and implement interactions between plants and their associated communities is crucial to design disease-suppressive agroecosystems.

3 Towards disease-suppressive agroecosystems

3.1 *New approaches to assess root ecological processes*

Tools are now available to increase our understanding of rhizospheric ecological processes and their consequences. Assessing whether and how plants recruit beneficial soil microorganisms for protection against infections can be elucidated via microbial and genetic markers (Mendes et al. 2011). Assessing rhizosphere interactions is possible with the

development of innovative techniques such as functional metagenomics (Bais et al. 2006; Berendsen et al. 2012; Mazzola, 2004; Neumann et al. 2009), enabling the exploration of promising strategies for providing rhizosphere bioprotection against colonization.

Mendes et al (2013) reviewed available technologies to identify gene transcripts, proteins, or metabolites and provide a more detail insight into the genes and functions expressed in the rhizosphere microbiome. Developments in genomics, proteomics and metabolomics provide new tools to study genotype x environment molecular interactions (Welbaum et al. 2004). The new generation of PhyloChip that contains 60,000 bacterial operational taxonomic units (Mendes et al. 2013) facilitates the assessment of qualitative and quantitative shifts in microbial communities and the molecular interplay of plant–microbe interactions (Doornbos et al. 2012). These tools are being used on model plant species, but their application to a broader range of crops is essential if we are to develop new approaches in the management of agroecosystems.

Increasing the fitness of beneficial microorganisms, whether antagonists or commensals is now possible by increasing the densities, the frequencies, the antagonistic abilities or the diversities of indigenous consortia in soil (Kinkel et al. 2011).

Moreover, the manipulation of the exudates pathway to specifically synthesize certain products is an avenue to improve root–rhizosphere interactions. As an example, possible strategies to alter flavonoid exudation are considered. However the overlapping functions of many flavonoids as stimulators of functions in one organism and inhibitors of another suggests caution in attempts to manipulate flavonoid rhizosphere signals (Hassan and Mathesius 2012).

Similar to those existing for above-ground, our rapidly increasing knowledge of belowground tritrophic interactions is expected to provide opportunities to implement naturally occurring plant-soil feedbacks in plant management systems.

3.2 Current crop protection management and rhizosphere bioprotection

Current crop protection management seldom capitalizes on disease-suppressive root processes presented in the previous section. The difficulties of studying rhizosphere interactions *in situ* until now may explain these observations.

As compared with plants in natural systems, crops are fast-growing and short-lived, which makes it difficult for them to develop root-protective mechanisms. Many practices prevent plants from engaging in self-protection in intensive agricultural systems, including

monoculture, short life spans, tillage, periods of bare soil, high input levels, and the presence of microorganisms characterized by high growth rates. Moreover plants are placed in non-native habitats with generally low soil biodiversity and are deprived of co-evolutionary antagonists (Badri and Vivanco 2009). Bakker et al. (2012) highlights possible effects of disrupting plant-microbiome coadaptation on sensitivity to subsequent disease. A plant growing with a microbiome which has no shared history or adaptation is less effective at preventing pathogen establishment.

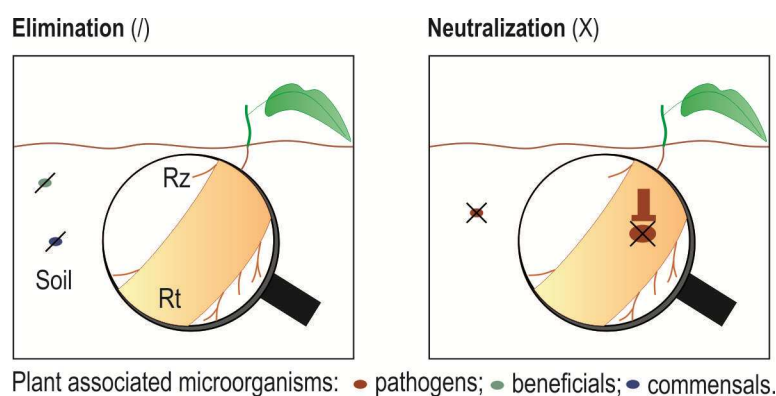


Figure 8: Plant protection against soil-borne disease infection in managed systems.

Left: Elimination (/) of soil inoculum (pesticide, heat treatment, sanitation); Right: Neutralization (X) of the pathogen (resistant cultivar, grafting, natural defense elicitation) (Rz: rhizosphere, Rt: root)

Plant protection strategies mainly focus on breeding to exploit host resistance (Mazzola 2004) or on sanitizing methods to decrease soil inoculum (Figure 8). These strategies do not generally take into account rhizosphere interactions and have their limitations at present. Plant resistance against many soil-borne pathogens is hardly available and when it is, it can create resistance bypass (Hiddink et al. 2010). Decreasing soil inoculum via chemical, physical, or cultural techniques does not always result in the desired effect, in addition to harming the environment in some cases. Rhizosphere bioprotection is mainly implemented through biocontrol agent inoculation.

3.3 Rhizosphere bioprotection and biocontrol agents inoculation

We addressed rhizosphere bioprotection strategies on the case study of two major soil-borne pathogens of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.): *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis lycopersici* (FORL) and *Ralstonia solanacearum* (RS). We searched the literature for studies that experimentally assessed tomato *Fusarium* or Bacterial wilt management based on rhizosphere processes thereby excluding the many practices that aim to reduce the amount of inoculum in the soil or exploit the plant resistance (Table 1).

Fusarium oxysporum f. sp. *radicis lycopersici* (FORL) is a soil-borne fungus, which invades the plants through the roots and causes tomato foot and root rot, and one of the worldwide yield limiting factors of tomato. *Ralstonia solanacearum* is one of the world's most important phytopathogenic bacteria due to its lethality, persistence, wide host range and broad geographic distribution (Denny 2006). Due to the soil-borne nature of these diseases, the use of chemicals in controlling the wilt is hardly successful. Although the use of resistant cultivars against *Fusarium* or Bacterial wilt is a viable option, the occurrence and development of new pathogenic races is a continuous problem (Srivastava et al. 2010; Wicker et al. 2007).

Table 1 : Management options for promoting rhizosphere bioprotection against *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis lycopersici* (FORL) and *Ralstonia solanacearum* (RS)

Ecological processes proposed by the authors are antagonism (ANT), allelopathy (ALL) and induction of systemic resistance (ISR).

Management of rhizosphere bioprotection		Ecological process			Pathogen		References
BCA type	Other strategies	Ant.	All.	ISR	FORL	RS	
<i>Mycorrhizal/T. harzanium</i>		x			x		Datnoff et al. 1995
<i>Pseudomonas fluorescens</i>		x		X	x		M'Piga et al. 1997
Non-pathogenic <i>Fusarium</i>				X	x		Fuchss et al. 1997
<i>Pseudomonas fluorescens</i> /non pat. <i>Fusarium</i>		x		X	x		Duijff et al. 1998
<i>Pseudomonas chlororaphis</i>		x			x		Chin-A-Woeng et al. 1998
Inocula from suppressive soils		x				X	Shiomi et al. 1999
--	Intercropping		x			X	Yu et al. 1999
<i>Pseudomonas</i> spp.		x			x	X	Bolwerk et al. 2003
<i>Bacillus pumilus</i> / <i>Pseudomonas putida</i>	ASM/soil amendment	x		X		X	Anith et al. 2004
Mycorrhiza				X		X	Zhu et al. 2004
Mycorrhiza/ <i>Pseudomonas fluorescens</i>		x		X	x		Akkopru et al. 2005
<i>Pseudomonas fluorescens</i>		x	x		x		Kamilova et al. 2008
Inocula from suppressive soils		x				X	Irikin et al. 2006
Mixed culture of bacteria		x				X	Lwin et al. 2006
Mycorrhiza mixture		x		X	x		Utkhede et al. 2006
<i>Streptomyces griseoviridis</i>	Solarization	x			x		Minuto et al. 2006
<i>Pseudomonas fluorescens</i> / <i>Bacillus subtilis</i> ...		x				X	Lemessa et al. 2007
--	soil amendment	x				X	Posas et al. 2007
Mycorrhiza	soil amendment	x			x	X	Taiwo et al. 2007
<i>Pseudomonas</i> spp., etc.		x			x		Validov et al. 2007
Mycorrhiza			x		x		Lioussanne et al. 2008
<i>Pythium oligandrum</i>				X		X	Hase et al. 2008
<i>Burkholderia nodosa</i>		x			x	X	Nion et al. 2008
Non-pathogenic <i>Fusarium</i>			x		x		Steinkellner et al. 2008
<i>Bacillus megaterium</i> , <i>Enterobacter cloacae</i> ...		x				X	Nguyen et al. 2010
Mycorrhiza		x		X	x		Ren et al. 2010
Mycorrhiza/ <i>Pseudomonas fluorescens</i> / <i>Trichoderma harzanium</i>	soil amendment	x		X	x		Srivastava et al. 2010
--	soil amendment	x				X	Posas et al. 2010
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	soil amendment	x				X	Wei et al. 2011
<i>Pseudomonas fluorescens</i>		x			x		Barahona et al. 2011

endophytic bacteria		x		X	Tan et al. 2011
<i>Bacillus</i> spp.	ASM/ hymexazol	x		x	Myresiotis et al. 2011
<i>Pseudomonas alcaligenes</i>		x		x	Widnyana et al. 2013
<i>Bacillus subtilis</i>		x	x	X	Chen et al. 2013
Acinetobacter/Enterobacter		x		X	Xue et al. 2013
Mycorrhiza	Intercropping	x	x	x	Hage-Ahmed et al. 2013
Cyanobacteria	soil amendment	x		x	Prasanna et al. 2013
<i>Ralstonia pickettii</i>		x		X	Wei et al. 2013
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>		x		X	Tan et al. 2013

Rhizosphere bioprotection is addressed via inoculation of biocontrol agents (BCA) in 36 papers among the 39 papers we reviewed. Inoculation of BCA is associated with good results in the laboratory and in greenhouse experiments. Unfortunately, results in the field have been less consistent, probably because of non-ecological persistence of the inoculant in the soil due to unfavorable conditions and competition (Cetintas and Dickson 2004; Chave et al. 2008; Collange et al. 2011; Rumbos et al. 2008). The conditions for maintaining the BCA are not assessed and provided. Complementary practices likely to drive and sustain rhizospheric processes are rarely implemented although combining the benefits of BCA with the utilization of plant species diversity shows great promise (Hage-Ahmed et al. 2013). Possible ecological processes mentioned by the authors in the 39 reviewed papers are antagonism (33 papers), induction of systemic resistance (10) and allelopathy (6). Some current agricultural practices, especially soil amendments and plant functional diversification, make contributions to rhizosphere protection through antagonism and allelopathy (Posas and Toyota 2010; Yu 1999).

There are few examples of efficient rhizosphere bioprotection in fields as the persistence of biocontrol agents is not guaranteed. Enhancing rhizosphere bioprotection must be part of an integrated soil pests management.

3.4 Agroecological design

To overcome the limitations of conventional protection strategies, many agroecological practices such as soil amendments, plant-induced resistance stimulation, and plant species diversity have been assessed. Applying a single control measure is often ineffective, as the action of a chemical input cannot be replaced by the stimulation of a single ecological process (Lopez-Escudero and Mercado-Blanco 2011). A holistic approach is the best strategy to effectively control soil-borne pathogens by integrating biological, chemical, physical, and crop-management approaches (Collange et al. 2011; Oka 2010).

To date, we have been able to implement agroecological approaches. For example, Tchamitchian et al. (2011) used a multicriteria approach to link the design of a vegetable cropping system to its sanitary properties (Navarrete et al. 2010). They first grouped the several present pathogens, root-knot nematodes, soil-borne fungi according to their management traits (Moonen and Barberi 2008), then grouped the practices according to their effects on these traits (Figure 9A). Finally, they evaluated the properties of the cropping system, taking into account the interactions between the techniques. This approach allows to consider contradictory effects in practices combinations on the development of the different addressed pests and diseases (Navarrete et al. 2013). This example shows that it is possible to associate agricultural practices with functions thanks to the agroecological approach described here. This approach mobilized both plant-resistance increase and reduction of the inoculum. However, to date, plant protection seldom considered the regulation of rhizosphere colonization.

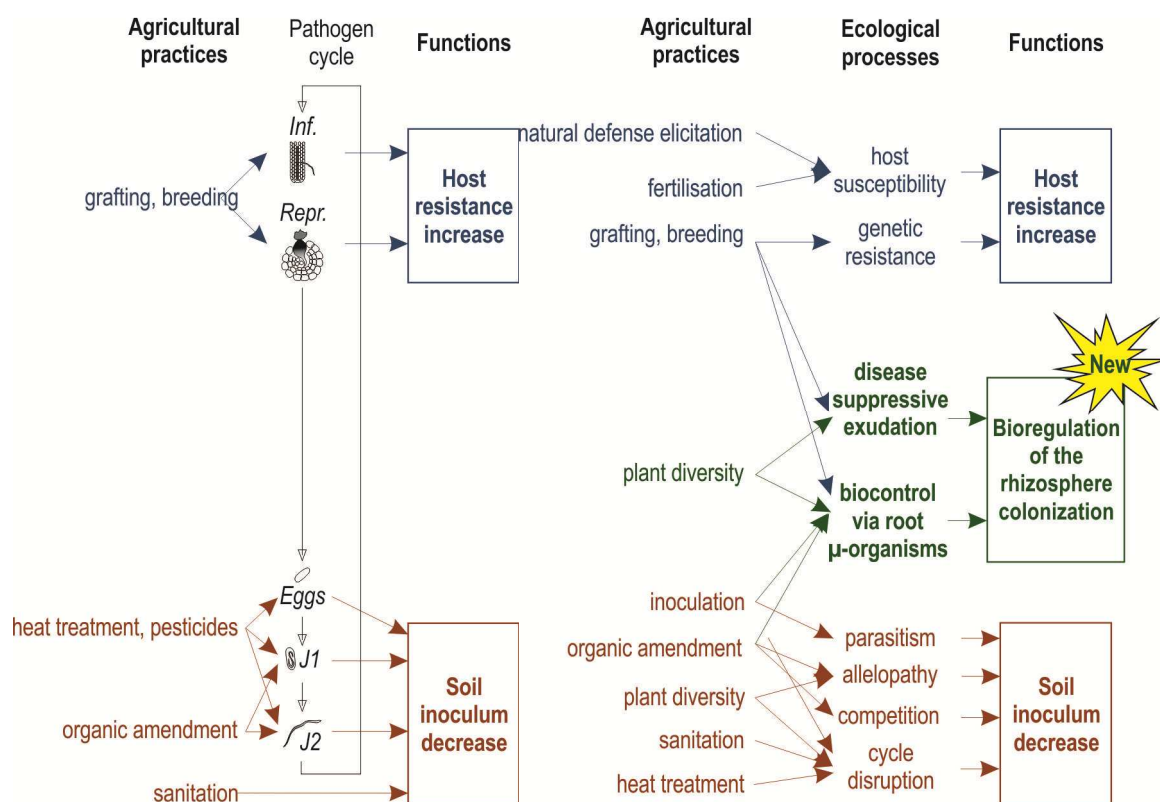


Figure 9 : A. From agricultural practices to biological functions in the current protection system B. From agricultural practices to biological functions in the proposed agroecological framework for plant protection and health.

A: an illustration on root-knot nematode control (*Inf.*: root infestation, *Repr.*: egg laying, *J1*: 1st stage juvenile, *J2*: infective 2nd stage juvenile). Agricultural practices are chosen according to the service they perform, with some considerations to the pathogen cycle. B: Protection services are sustained by ecological processes which in turn are driven by agricultural practices. Notice the new function, bioregulation of the rhizosphere colonization and associated ecological processes and agricultural practices.

The rhizosphere bioprotection is now part of the design phase of the cropping system based on the combination of multi-functional practices. The design of these disease-suppressive systems is based on the mobilization of ecological processes to provide three functions: the elimination of the inoculum, the resistance of the plant and rhizospheric bioprotection. An agroecological engineering framework encompassing a holistic rhizosphere approach based on the three functions is presented Figure 9B. Agricultural practices modify not one but many ecological processes at the same time. It is critical to understand the interactions between these processes as well as the interactions between these practices. Combining the ecological processes triggered by the implemented practices will likely produce dynamic synergies and achieve trade-offs. The risk of emergence of new disease in agroecological systems must be taken into account. Our ability to more fully exploit plant-rhizosphere interactions for agroecosystem productivity depends not only on our understanding of these complex processes but also on their sustainable mobilization in agroecological engineering approaches.

4 Harnessing rhizosphere interactions and disease-suppression strategies

Multi-functional practices to capitalize on plant-microbiome beneficial interactions are presented in Figure 10 and addressed in the present section.

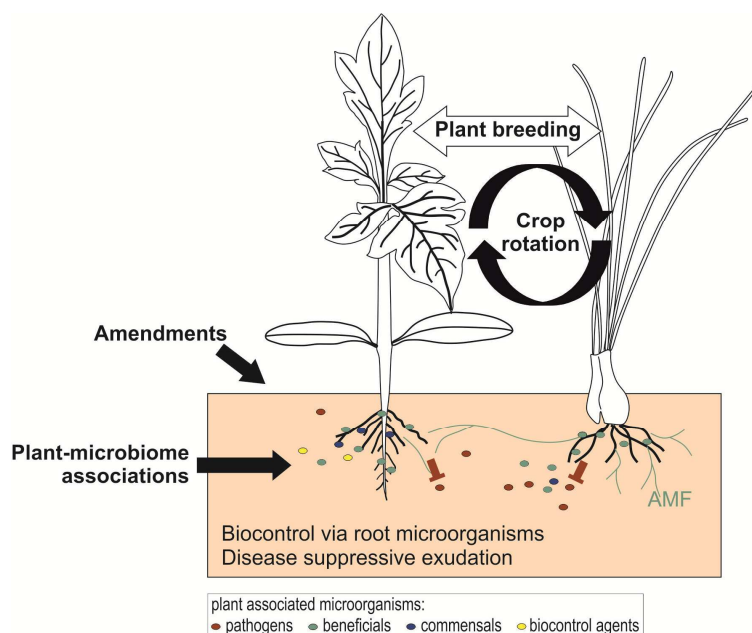


Figure 10 : Disease-suppression strategies to harness rhizosphere interactions

Plant breeding, soil amendments, plant-microbiome associations (i.e. AMF: Arbuscular Mycorrhizal Fungi), crop rotation and mixed cropping systems favor rhizospheric processes: biocontrol of soil-borne pathogens (in red) via indigenous (in green and blue) or introduced (in yellow) root microorganisms and disease suppressive exudation (T in red).

4.1 Plant breeding

The collective genome of microbial communities is much larger than a plant genome, and is referred to as the plant's second genome (Berendsen et al. 2012). Plants can be viewed as superorganisms that rely in part on their microbiome for specific functions and traits (Mendes et al. 2013). Databases of plant traits, such as TRY (Kattge et al. 2011), gather information on morphological, physiological, biochemical, and other characteristics of plants and their organs. In the future, a major challenge will be the extension of these databases to microbial and microbial-suppressive characteristics of roots. The Banking Rhizosphere Micro-Organisms European - Russian Initiative (BRIO, 2010) is the first initiative to set up a network of rhizosphere microbiological resources centers.

The ability of crops to select their specific antagonistic microorganisms could be exploited in breeding strategies as it is already done for the resistance against pathogens (Bakker et al. 2012; Berg and Smalla 2009). Utilization of crop genotypes with an elevated capacity to select for specific functional microbial genotypes appears to be a viable means to enhance crop disease tolerance and ultimately productivity. Breeding of crops that exudates allelopathic compounds or quorum-sensing mimics could lead to the same benefits (Ryan et al. 2009). The development of crop cultivars that are bred specifically to capitalize on beneficial plant-microbial associations will increase the numbers of breeding options and selection criteria available to plant breeders (Welbaum et al. 2004). However Bakker et al. (2012) stated that currently there is no known breeding program that evaluates plant lines for their broad interaction with soil microbiome. These authors stressed that the variability of plant-microbiome interactions across environments, soil types and microbial communities will represent one of the difficulties for breeders.

The capacity to modulate resident soil microbial populations in a plant genotype dependent manner induces soil suppressiveness. Although the body of work consists primarily of studies conducted in controlled environments, plant genotype-dependent selection of specific resident soil microorganisms having a functional role in disease suppression has been reported. The vast majority of works addressing the impact of plant genotype on selection of microbial antagonists has focused on fluorescent *Pseudomonas* spp. strains producing the antibiotic 2,4-diacetylphloroglucinol (2,4-DAPG) which is active against numerous soil-borne plant pathogens (Haas and Defago 2005). Mazzola and Gu (2000) showed that soil suppressiveness towards *Rhizoctonia* root rot in response to repeated cultivation of wheat has been found to be wheat genotype dependent. The capacity of a wheat genotype to induce disease suppression was associated with enhancing rhizosphere populations of specific fluorescent pseudomonas

genotypes, thus demonstrating antagonistic activity towards *Rhizoctonia solani*. Cultivation of wheat genotypes that did not modify the fluorescent pseudomonas population in this manner did not elicit a disease suppressive soil.

Although the vast majority of studies on potential source of antagonists have focused on the saprophytic bacterial community, there is also evidence that plant species differentially support root colonization by fungi, such as *Trichoderma spp.*, *Penicillium spp.*, and non-pathogenic *Fusarium spp.*, with potential to suppress plant pathogens (Berg et al. 2005; Duijff et al. 1998; Fuchs et al. 1997; Larkin et al. 1996; Rengel and Marschner 2005). Larkin et al. (1996) showed that *Fusarium* wilt suppressive soils in response to repeated cultivation of watermelon was only observed when cultivars resistant to *Fusarium oxysporum f. sp. niveum* were cropped, and was associated with increases in specific populations of non-pathogenic *Fusarium oxysporum*.

However, direct selection for rhizosphere traits remains an exception, either because few suitable traits have been identified to date or because the expression of such traits are prone to variation depending on growth stages or environmental conditions. Much could be gained if phenotypic evaluations were replaced by selection for molecular markers tightly linked with the trait of interest. Considerable effort has therefore been invested in mapping quantitative trait loci (QTLs) associated with rhizosphere traits (Wissuwa et al. 2009).

4.2 Soil amendments

Soil amendments have the capacity to enhance disease suppression, though the biological modes of action may vary from that initially resident in the soil. In most cases soil amendments are used for their biotoxic properties for the pathogen in the soil and their ability to stimulate the growth of the plants (Radwan et al. 2009, Wachira et al. 2009). However soil amendment can enhance the fitness of root-associated beneficial communities, a process that allows the selection of bacterial consortia that interfere with bacterial pathogens. Increasing nutrient availability can both enhance the feasibility of making antibiotics or other costly antagonistic compounds for the main crop and contribute to increase the fitness of beneficial microorganisms. Thus, the potential for achieved benefits or disease suppression is enhanced. Initial community density, diversity, composition may be one source of the variation in the effectiveness of organic inputs in enhancing antagonistic activities in soil (Kinkel et al. 2011). Enhancing the level of organic matter in soil is often correlated with increased suppressiveness towards plant pathogens such as *Pythium* (Mazzola, 2004). In large part,

these amendments appear to function through enhancing overall microbial activity, or general suppressiveness. Mazzola (2004) suggests that the persistence of the disease-suppressive state operating through a biological mechanism will be greater if the organic amendment is functioning through enhanced activity of the resident soil microbial community rather than through the introduction of a novel active community.

Focusing the studies of disease suppression singly as a response to nutrient inputs may miss important steps or benchmarks in the development of disease-suppressive potential. Sustained management of nutrient inputs should focus on supporting high community densities and diversities while providing consistent resources to enhance capacities for antagonistic phenotypes (Kinkel et al 2011). During the decomposition of organic matter in soil, the soil ecosystem is subjected to the increase of the ratio of oligotrophic (K-strategist) to copiotrophic (r-strategist) organisms in microbial succession (Van Bruggen and Semenov 2000). The range of this ratio has been associated with general disease suppression. Some authors proposed that the microbial community structure and the time required to return to the initial state after application of various disturbances or stress could be characteristic for disease suppression in soil (Garbeva et al. 2004).

Kinkel et al. (2011) proposed a co-evolutionary framework for inducing natural disease suppressiveness of soils. Co-evolution is the process of reciprocal genetic change between interacting populations. Co-evolution of plants and rhizosphere microorganisms has been reviewed by Lambers et al. (2009). Kinkel et al. (2011) propose, for example, to identify the nutrient conditions under which the microbial communities follow an antagonistic trajectory. They suggest a new focus on the impacts of initial microbial density and diversity on the success of disease suppression management strategies.

4.3 Plant-microbiome associations

4.3.1 Terms of the associations

Beneficial microorganisms that protect the host plant against infection are introduced into soil or onto seeds (seed coating) or planting material. To overcome the constraints related to the implementation of inoculation, tissue culture techniques provide a great opportunity for the uptake of selected microbial strains and/or strain combinations by sterile plant propagules. *In vitro* and *ex vitro* bacterization and mycorrhization of vegetatively propagated material is explored as an efficient way to improve production practices of high value horticultural crops

(Nowak and Shulaev 2003). The successful introduction of endophytic *Pseudomonas* into tissue culture plantlets to improve transplant establishment and early vigor has also been found to increase resistance to biotic stress (Sturz et al 2000).

Despite extensive investigation on soil or seed inoculation with beneficial microorganisms, the full potential for the utilization of these natural allies has not been achieved yet. Inconsistencies in biocontrol under varying environmental conditions have been a common limitation of many biocontrol agents. When introduced in new environments, many microbial strains do not survive or cannot establish densities in the rhizosphere that are necessary to control soil-borne pathogens (Raajmakers et al. 2009; Verbruggen et al. 2012). The first and most crucial prerequisite for an effective use of biological control agents is the continuous confirmation of strain identity and activity. Monitoring microbial inoculants and their impact on rhizosphere microbial communities is necessary to guarantee safe and reliable application, but that was not possible until now.

4.3.2 Inocula composition

Instead of the “one-microorganism” approach, Bakker et al. (2012) highlight the use of assemblages of different microorganisms with complementary or synergistic traits. In most of the studies published to date, as shown on the examples of *Ralstonia solanacearum* and FORL biocontrol, combinations of microorganisms usually consisted of strains (bacterial, fungal) that were effective on their own (Duijff et al. 1998, Lwin and Ranamukhaarachchi 2006, Srivastava et al. 2010).

Srivastava et al. (2010) assessed arbuscular mycorrhizal fungi, fluorescent *Pseudomonas* and *Trichoderma harzianum* formulation against *Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici* for the management of tomato wilt by seed bio-priming. All these bioagents significantly reduced the incidence of wilt in pot and field trials and combinations of bioagents were more effective than single isolate treatments. The combination of fluorescent *Pseudomonas*, *T.harzianum* and arbuscular mycorrhizal fungi provided significantly better control than the non-inoculated treatment, reducing disease incidence and severity by 74% and 67% in pots and field, respectively. The combination treatments also increased yield by 20%. Addition of compost further reduced disease and improved yield in all treatments. In comparison to the control, the combination of all three bioagents with compost significantly reduced disease by 81 and 74% in pots and field, respectively, and enhanced the yield by 33%. Other authors have stressed the importance of adding compost combined with the inoculation of biocontrol agents for the

management of *Fusarium* and Bacterial wilt (Prasanna et al. 2013, Taiwo et al. 2007, Wei et al. 2013).

However designing a consortium of microorganisms for controlling soil-borne pathogens is very complex as each member of the consortium is affected by the identity of the other members. Mendes et al. (2013) proposed to design a ‘core microbiome’ that is effective against soilborne pathogens in different agro-ecosystems. They define the core rhizosphere microbiome in the context of plant health as the set of microorganisms that are needed to effectively protect plants from soilborne pathogens. They suggest that the core microbiome may be different for the different groups of soil-borne plant pathogens that are bacteria, fungi, oomycetes and nematodes. They propose to assemble the core microbiome more from a functional perspective than based on taxonomic classification only. This proposal is a trade-off between a high functional diversity on one hand and a high establishment of a given antagonist on the other hand.

4.4 Crop rotation

Crop rotation is the practice of growing crops on the same field sequentially in time. Crop rotation using non-host species has long been employed as the densities of both soil-borne pathogens and antagonistic microorganisms are affected. Effective crop rotation results in the lack of positive selection of the pathogen and provides time needed for the biological control of the pathogen inoculum by antagonists residing in soil. Moreover, cropping sequences could be designed to select specific elements of the resident microbial community that contribute to disease suppression (Mazzola, 2004).

The concept of “soil priming” interpreted as setting the “readiness” of a specific soil to receive a selected crop with “primer plants” has been proposed by Welbaum et al. (2004). For example, the integration of legumes, which secrete compounds recognized as signal molecules by rhizobacteria, into life-mulch induces the bacterial production of factors essential for the establishment successful N₂-fixing legume-rhizobia symbiosis. Submicromolar concentrations of these compounds induce physiological changes in both host (legume) and an array of non-host plants by enhancing seed germination and early seedling growth (Prithviraj et al. 2003).

Larkin (2008) assessed the effects of biological amendments and crop rotations on soil microbial communities and soil-borne diseases of potato. Their results indicate that some

rotations were more able to support the added beneficial organisms from amendments and enabled more effective biological control.

Although crop rotation, if properly designed, is the most efficient cultural practice to reduce the incidence and severity of soil-borne diseases, diversified and multiyear crop rotations can have lower interest from an economic point of view (Hiddink et al. 2010). This reinforces the interest of the soil-priming concept and the necessity to organize the complementarity between crop rotations and the other methods discussed here.

4.5 *Mixed cropping systems*

Mixed cropping is defined as the cultivation of a mixture of at least two crops together in the same field (Trenbath 1976). Although mixed cropping systems are applied primarily for their impact on overall yield and their frequent agronomic advantages, one benefit of this practice is disease control (Hiddink et al. 2010). Boudreau (2013) reviewed 206 studies comparing disease in monocropping and intercropping systems. Intercropping reduced disease by 86% for rots and wilts, 100 % for bacteria, 37% for nematodes. Identification of strongly interacting species that recruit beneficial microorganisms or exude toxic compounds opens new paths to manage soilborne disease in mixed cropping systems.

Hiddink et al. (2010) reviewed different type of mixed cropping systems: 1) strip mixed cropping, the strip-wise simultaneous cultivation of multiple crops in rows, wide enough to permit independent cultivation but still sufficiently narrow to interact agronomically; 2) relay *mixed* cropping, the simultaneous cultivation of multiple crops during only part of their field period; 3) row mixed cropping, the production of multiple crops alternatively planted in rows; and 4) multi-storey mixed cropping, the cultivation of tall perennials combined with shorter biannual or annual crops, practiced in orchards, tree nurseries and agroforestry. These different types of mixed cropping systems and their characteristics often determine if soilborne diseases can be suppressed and what mechanisms can be held for disease suppression (Hiddink et al. 2010). In 30 out of 36 publications, mixed cropping resulted in a significant reduction of soil-borne disease while in 6 it resulted in no or in an aggravation of the disease incidence or severity.

Host dilution appeared to be the most important mechanism of disease suppression although Hiddink and al. (2010) highlight that allelopathy and antagonism should be better managed to optimize disease-suppressive effects. To be effective in inhibiting rhizosphere-inhabiting pathogens, allelopathic substances should be present at sufficiently high concentrations in the

micro-sites where the pathogen is located, and roots of mixed crops should be in close proximity (Hiddink et al. 2010).

Abdel-Monaim and Abo-Elyousr (2012) showed the suppressive effect of intercropping cumin, anise, onion and garlic with lentil on damping-off and root rot disease caused by *Rhizoctonia solani* and *Fusarium solani*. Roots exudates of intercropping partners reduced mycelial dry weight of the tested fungi *in vitro*. Marigolds (*Tagetes spp.*) have been demonstrated to reduce nematode infestation, especially those caused by the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*, in tomatoes, when used as an intercrop or cover crop (Hooks et al. 2010, Kumar et al. 2005). In another example, *Canavalia sp.* produces allelopathic compounds that reduce nematodes and benefit banana crops (Damour 2004).

In mixed crops, increased plant diversity leads to more diverse root exudates and consequently to a more diverse rhizosphere-inhibiting microbial community (Kowalchuk et al. 2002). Rhizosphere of mixed crops support different bacterial and fungal communities compared to the corresponding single-crop rhizospheres (Hiddink et al. 2004; Bainard et al. 2012).

Mixed cropping plants that recruit and transfer beneficial microorganisms or secrete allelopathic compounds can provide sustainability and resilience. Some plants could favor symbiotic microorganisms such as arbuscular mycorrhizal fungi which act for roots bioprotection through different processes (Azcón-Aguilar and Barea 1997). Arbuscular mycorrhizal fungi and their bioprotective effect are of great importance for the management of plant disease in an environmentally compatible agriculture. As illustrated in Figure 11, some plants favor arbuscular mycorrhizal fungi, which provide root bioprotection. This system is based on the multiplication of natural mycorrhiza due to the planting of a mycorrhizal plant (chives) associated with a second crop (tomato), which benefits from the increased mycorrhizal density.



Figure 11: Enhancing Arbuscular Mycorrhizal Fungi biocontrol effect against soilborne disease
Intercropping tomato *Lycopersicon esculentum* with chive *Allium fistulosum* (Soufriere, Santa-Lucia).

Hage-Ahmed et al. (2013) tested arbuscular mycorrhizal fungi against *Fusarium oxysporum* F. sp. *Lycopersici* with tomato intercropped with leek, cucumber, basil, fennel or tomato itself. The bioprotective effects resulting in the decrease of *F. oxysporum* wilt disease severity depended on the intercropping partner more than on the degree of mycorrhizal colonization. A combination of the bioprotective effects of arbuscular mycorrhizal fungi and intercropping partners can be considered as a new potential strategy against soilborne pathogens and would be of high significance for sustainable agriculture.

5 Conclusion

Harnessing the plant's ability to mobilize beneficial rhizosphere interactions is a promising strategy to include in the design of innovative disease-suppressive agroecosystems. Such strategy will address the defense against several pests at once, therefore benefiting plant health and productivity. It allows reducing the dependence on pesticides and decreases the risk of the emergence of resistant pests. Although we have shown how promising such strategies would be, based on the opportunities offered by the current knowledge, the knowledge on the rhizospheric interactions is yet too scarce to design such strategies in an effective and economically feasible way. Linking agricultural practices to these interactions requires more detailed investigation, especially in mixed cropping systems.

Identifying interacting species with strong ability to recruit beneficial microorganisms or secrete toxic compounds is a key and paramount issue. A framework based on smart usage of

databases implemented to inventory plant-induced functional traits will be useful to predict disease-suppressive capacities and will be of great help to the agroecosystems designers. Plants would be associated with their second genomes and enlarged rhizosphere compartments of associated microorganisms. Specific investigations should focus on understanding how biotic versus abiotic conditions can be manipulated to generate appropriate compound profiles.

Harnessing rhizosphere interactions is one of the innovative ways to design disease-suppressive agroecosystems. Pest regulation and crop yield are supplied by biodiversity rather than by anthropogenic inputs. Several other underpinning ecosystem services such as weed control, soil formation and nutrient cycling may also be boosted. For successful management of multiple services, decision-making and developing management interventions will need to promote synergies between below and above-ground interactions. Smart management of functional biodiversity will lead to disease-suppressive agroecosystems and enhance their resiliency. Long-term crop production and resource preservation will ensure sustainable food security in the context of global changes and global demand.

I.2 Ingénierie agroécologique pour le biocontrôle de *Ralstonia solanacearum*

Le cadre d'analyse (Figure 9 B) proposé dans ce chapitre (I.1) a été mobilisé dans ce chapitre pour réaliser une revue bibliographique des publications évaluant différentes pratiques pour une gestion agroécologique de la bactérie phytopathogène *Ralstonia solanacearum*, en culture de tomate et de pomme de terre.

Agroecological engineering to biocontrol *Ralstonia solanacearum*. A review

Co-auteurs pressentis: Deberdt P., Ozier-Lafontaine H.

Abstract

Crops live in perpetual interaction with large communities of soil pests leading to crop losses of more than 10%. Current management techniques suffer from major limitations, whereas mobilizing soil beneficial biotic interactions offers largely unexplored potential to biocontrol soil pests. *Ralstonia solanacearum* is one of the world's most important phytopathogenic bacteria due to its lethality, persistence in soil, wide host range and broad geographic distribution. One promising approach is to encourage agroecological management. We reviewed 130 published experiments from 57 articles that assess the impacts of agroecological management of *R. solanacearum* in tomato and potato crops. We propose an agroecological engineering framework, which offers new insights of analysis and action. Our analysis shows that (i) combining agroecological practices is more efficient than applying a single practice (ii) antagonism is the process showing the best disease control efficiency (iii) although rhizosphere bioregulation processes, mainly provided by biocontrol agents, show an efficient disease control in controlled conditions, results in soil are rarely consistent. Soil amendments and plant species diversity are key multi-functional practices that may result in synergies between processes and enhance the fitness of root-associated bacterial communities. For example, establishing rhizosphere bioprotection against *Ralstonia solanacearum* could be achieved by introducing plants able to recruit antagonists, alter exudates that support host-pathogen dialogue, or favor beneficial feedback. A self-sustaining living buffer against pathogens may be established. This analysis highlights new avenues to implement multi-process practices to encourage synergies and achieve trade-offs. Further knowledge on the ecological behavior of *R. solanacearum* and its antagonists is required to develop procedures for its control in infested fields.

1 Introduction

Ralstonia solanacearum (Yabuuchi et al. 1995) is one of the world's most important phytopathogenic bacteria due to its lethality, wide host range, persistence in soil and broad geographic distribution. This pathogen affects more than 200 plant species belonging to over 50 different botanical families. The diseases' common names depend on the host affected (bacterial wilt in tomato or tobacco, brown rot in potato, Moko disease in banana, etc.). The bacterium can survive for years in soil and can also colonize some hosts asymptotically. *R. solanacearum* is present on all continents and many islands between the tropics of Cancer and Capricorn (Hayward 1991). Although the pathogen causes major yield loss in the tropics and subtropics, it is currently a continuing threat in temperate climates (Denny 2006). A recent phylogenetic system has classified *R. solanacearum* into four major phylotypes that reflect origin and ancestral relationships between strains (Fegan and Prior 2005). The most important is race 3 biovar 2, which affects tomato, potato and other *solanaceae*. Brown rot of potato is among the most serious diseases of potato worldwide, being responsible for an estimated \$950 million in losses each year (Ephinstone 2005). Race 3 biovar 2 is cold tolerant and classified as a quarantine pathogen. Moreover, this biovar has been listed as a Select Agent in the Agriculture Bioterrorism Act of 2002 (USA).

R. solanacearum belongs to the β -proteobacteria and is considered a “species complex” (Génin and Denny 2012). It invades plants through their roots and causes wilting resulting from the vascular blockage caused by its extensive colonization. The colonization of roots is an important step in the interaction between the bacterium and the host plant (Yao and Allen 2006 a, b). The pathogen moves to the host plant, attaches to the plant roots, infects the cortex and colonizes the xylem, which requires secretion of cell wall-degrading enzymes and ExoPolySaccharides, virulence factors controlled by a regulatory network and enhancing the pathogen's ability to cause disease (Génin and Denny 2012). After wilting the plant, the bacterium returns to the environment and is likely to survive in soil, water or reservoir plants. Within plant tissues, high densities of the pathogen increase expression of pathogenicity genes, repressed by low bacterial densities in non-host environments (Alvarez et al. 2010). No chemical product is available for *Ralstonia*-induced wilt (Chen et al. 2013). Host resistance remains the most effective control strategy against this disease. However, wilt resistance is often overcome due to the considerable variation among pathogen strains. In the French West Indies island of Martinique, for example, the emergence of a new pathogenic variant of *R. solanacearum*, belonging to the phylotype II/4NPB, recently appeared and was

also detected in French Guiana (Wicker et al. 2009; Deberdt et al. 2014). To help breeders, Lebeau et al. (2011) assembled for the first time a worldwide collection of genetic resources used as sources of resistance in three solanaceous species (30 accessions of tomato, eggplant and pepper). Resistance properties of the accessions were assessed by challenging them with strains representative of the known phylogenetic diversity of *R. solanacearum*, including the new strain of *R. solanacearum* from Martinique: strain CFBP6783. They tested the virulence of different strains and the response of major resistance sources. Among the 12 pathogen strains tested, strain CFBP6783 showed the most extreme aggressiveness because it overcame resistance of 26 of 30 genetic resources tested. No resistance carried by tomato or pepper accessions was effective for controlling it.

As current *R. solanacearum* management strategies suffer from major limitations, one promising approach is to encourage agroecological management. We reviewed 130 published experiments from 57 articles that assess the impacts of agroecological management of *R. solanacearum* in tomato and potato crops. We applied an agroecological engineering framework, which offers new insights of analysis and action.

2 Materials and Methods

We searched the agroecological literature for studies that experimentally assessed bacterial wilt management on tomato or potato. Literature searches were conducted using the ISI Web of Science (from 1988 to 2013) for relevant keywords: *Ralstonia solanacearum*/bacterial wilt/ brown rot, tomato/ potato and integrated disease management/ biological control/ intercropping/ crop rotation/ soil amendment/ induced systemic resistance/ disease suppressive soil/ allelopathy. In addition to database searches, we also hand-checked the reference lists of all studies analyzed as well as *Ralstonia solanacearum* symposia proceedings. We restricted our literature analysis to controlled factorial experiments, which report the effect of management practices individually or combined with a control treatment.

The main criteria retained for the analysis are presented in Table 2.

Table 2 : Criteria for the database analysing literature on *R. solanacearum*-diseases agroecological management.

Criteria
Target crop, cultivar (tomato, potato)
Target pathogen phylogeny (race, biovar, phylotype, strain)
Agroecological practice assessed (farmyard manure, thymol, bio-organic fertilizer, intercropping cowpea, <i>pythium oligandrum</i> , ammonia, actiguard foliar spray, <i>glomus mossae</i>)

etc.)
 Management practices type (Soil amendment, Biocontrol agent inoculation, Plant Species diversity, Natural Stimulation Defense product, Biodisinfection, Solarization)
 Ecological process (Antagonism, Biocidal molecules, Adverse Physicochemical environment, Induction of resistance)
 Function (Soil inoculum decrease, Rhizosphere bioregulation, Host resistance enhancement)
 Experimental design (Field, Greenhouse, Growth chamber, Pots, *in vitro*)
 Measured indicator (Inoculum Density, Disease Index, Percentage of Disease Incidence, AUDPC, Distance Inhibition Zone)
 Result
 Control
 Duration of the trial
 Disease or Soil Decrease (High/Moderate/No Soil Decrease; High/Moderate/No Disease Control)
 Soil type (sandy soil, clay soil etc.)
 Inoculation (Yes/No)
 Assessment of yields (Yes/No)
 Site (Florida, China, Japan, Netherlands, Taiwan, Nigeria, Egypt, Martinique etc.)
 Journal (FEMS Microbiol Ecol, Plant Dis, Applied Soil Ecol, Phytopathology, Crop Prot etc.)
 Year (1988– 2013)
 Authors

The experiments were classified by i. the agricultural practice implemented (soil amendment, biocontrol agent inoculation, plant species diversity, biodisinfection, natural stimulation defense products and solarization) ii. the type of underlying ecological process discussed by the authors (adverse physico-chemical environment, biocidal molecules, antagonism, plant defense induction). iii. the function focused on discussed by the authors (soil inoculum decrease, rhizosphere bioprotection, host resistance) (Figure 12).

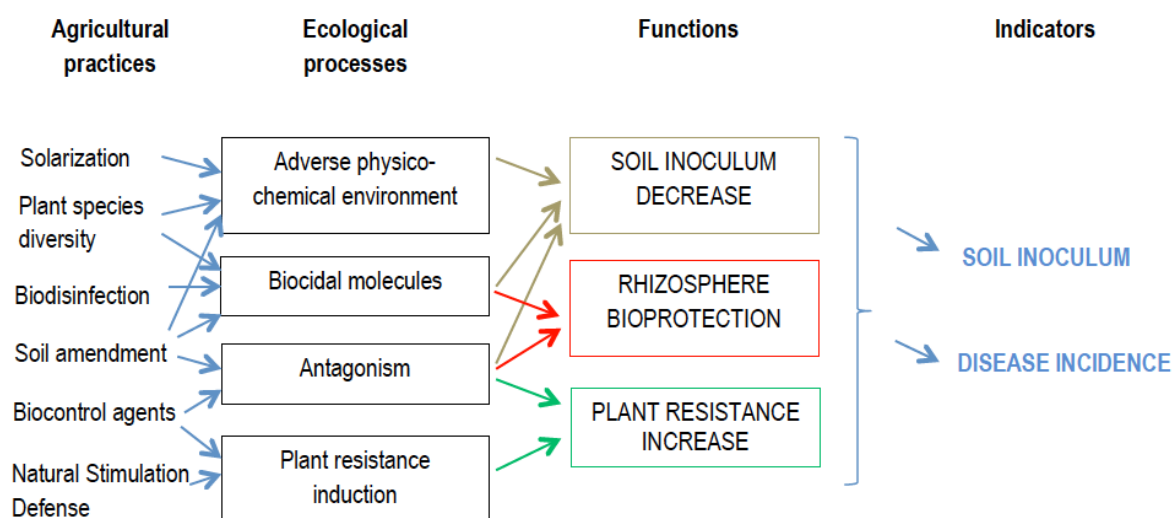


Figure 12 : Diagram of agricultural practices, ecological processes, functions and indicators to analyze *R. solanacearum*-induced diseases control.

Two main types of indicator are used to quantify the effectiveness of agroecological methods (Table 3).

Table 3 : Indicators to quantify the effectiveness of agroecological methods on *R. solanacearum* density of bacteria, damage and in vitro development.

Type of indicator	Indicator	Code
Density of bacteria	Soil Inoculum Density	SID
	Root Inoculum Density	RID
	Stem Inoculum Density	StID
Damage	Percentage of Disease Incidence	PDI
	Disease Index	DI
	Area Under the Disease Progress Curve	AUDPC
<i>In vitro</i> development	Distance Inhibition Zone	DIZ

Efficiency in relation to the amount of bacteria in the soil and the percentage of wilted plants are standardized and assessed. Compared to the control at the end of the experiment: a reduction of 10^2 CFU /g dry soil is treated as a high soil decrease efficiency, and a reduction of 50 percent of wilted plants is treated as a high control efficiency. Medium soil or disease decrease efficiency are assigned respectively when the reduction is lower than 10^2 CFU /g dry soil or lower than 50 percent of wilted plants but still significantly different from the control or when the results differ from one experiment to another (high one year, not the following). No efficiency is assigned when results never show a significant efficiency.

3 Results

For 116 of the 130 published experiments assessing agroecological management of *R. solanacearum*, results on disease incidence (measured by the percentage of wilted plants) and soil inoculum decrease (measured by $\log(\text{cfu/g dry soil}+1)$) could be standardized and compared. The results of the other 14 experiments, using inoculum density in stems or roots or *in vitro* a disease inhibition zone to assess agroecological strategies, are taken into account in the discussion section. 98 of these experiments assessed a single agroecological practice, 18 of them assessed combined practices. Among these 98 experiments, 51 assessed an agroecological practice on disease control, 47 on soil inoculum decrease.

Figure 13 and 14 show the distribution of high, medium and no efficiency of agroecological practices on disease control and soil decrease standardized indicators.

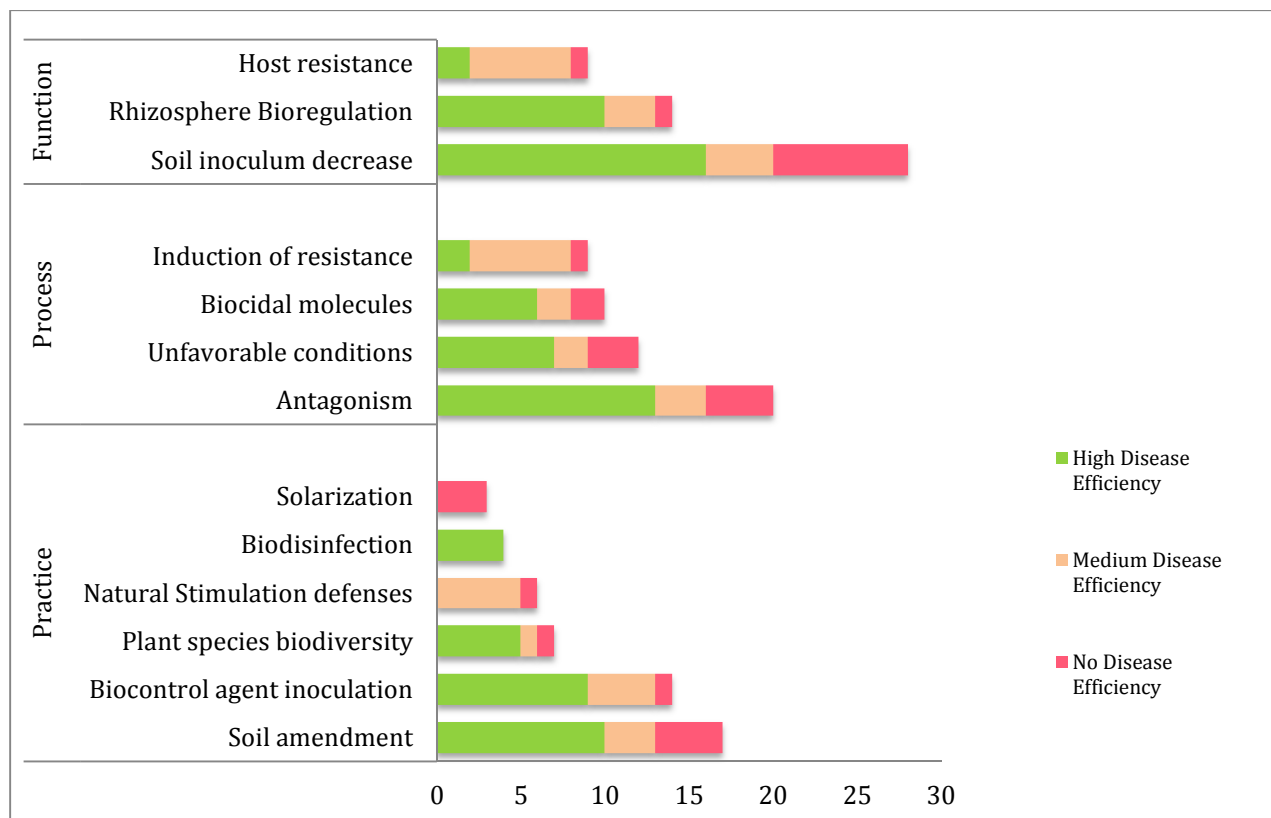


Figure 13: Assessment of agroecological management (practices, target processes and functions) on disease incidence.

Standardized *R. solanacearum* disease control indicator was assessed from 51 experiments. A reduction of 50 percent of wilted plants between agroecological management and the control at the end of the experiment is treated as a high control efficiency. Medium disease control is assigned when the disease control is lower than 50 percent of wilted plants but still significantly different from the control or when the results differ from one experiment to another. No efficiency is assigned when results never show a significant disease control.

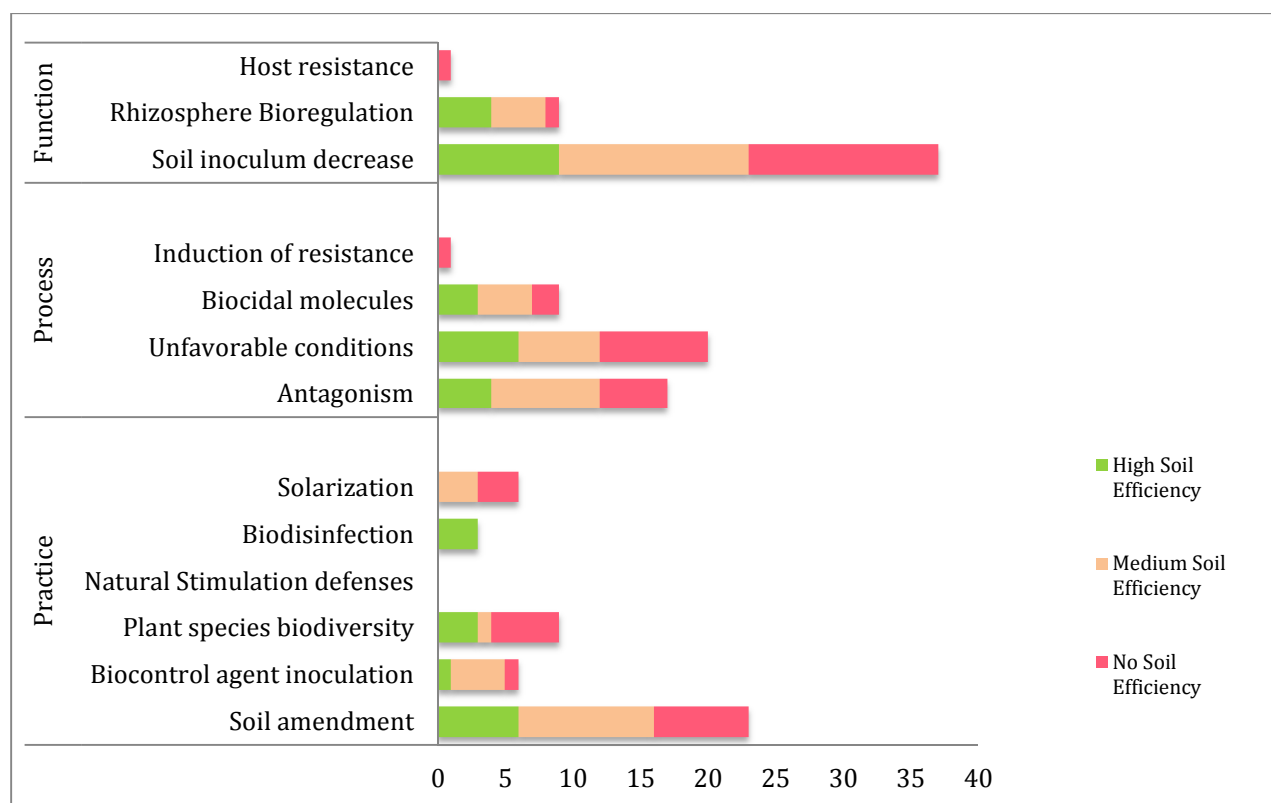


Figure 14: Assessment of agroecological management (practices, target processes and functions) on soil *R. solanacearum* inoculum.

Standardized *R. solanacearum* soil inoculum decrease was assessed on 47 experiments. A reduction of 10^2 CFU g^{-1} dry soil is treated as a high soil decrease efficiency. Medium soil or disease decrease efficiency is assigned when the reduction is lower than 10^2 CFU /g dry soil but still significantly different from the control or when the results differ from one experiment to another. No efficiency is assigned when results never show a significant efficiency.

3.1 Agroecological practices

Soil amendment is the most frequent single agroecological practice assessed to reduce bacterial wilt or brown rot incidence (42% of the practices) and *R. solanacearum* soil inoculum (49% of the practices).

Soil amendment, inoculation of biological control agents and plant species diversity show 56, 64 and 71% of high disease and 26, 17 and 33% of high soil control respectively. Biodisinfection, assessed in fewer experiments (8), shows very promising efficiency, both on soil inoculum and disease reduction (100%). Solarization was inefficient in the studies analyzed.

Combining agroecological practices, such as biocontrol agent inoculation, plant defense inducement, plant biodiversity or soil amendments, is rarely practiced (only 18 of the 130 trials analyzed here). When complementarity between agroecological practices is assessed, it is more efficient than a single practice (77% versus 44% of high disease decrease). For

example, Hong et al. (2011) applied thymol as a soil fumigant and acibenzolar-S-methyl (ASM) as a foliar systemic acquired resistance inducer to manage tomato bacterial wilt. Whereas thymol or ASM did not significantly reduce disease, the combination of both significantly reduced disease and increased yield. In another experiment, Wei et al. (2013) add *Bacillus amyloifquefaciens* strains QL-5 and QL-18 isolated from tomato rhizosphere to an organic fertilizer and obtain both high soil inoculum and high disease controls in the first season of the experiment.

We assume that a holistic approach integrating multi-process practices may be the best strategy to effectively control soil-borne pathogens.

3.2 *Ecological processes*

Antagonism is the ecological process showing the highest disease control percentage (65% of high disease control). Antagonism is a process mobilized by both soil amendments and biocontrol agent inoculation practices and contributes to soil inoculum decrease, rhizosphere bioregulation and plant defense induction. Other process, such as adverse physico-chemical conditions or biocidal molecules contribute, in 58 and 60 % of the experiments using them respectively, to a high disease control.

To favor antagonism process, there is considerable interest in developing methods for encouraging the proliferation of beneficial introduced or indigenous microbial populations in competition with soil-borne pathogens. Indeed increasing the fitness of beneficial microorganisms, such as plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) or arbuscular mycorrhizal fungi, contributes to plant health. These groups employ a variety of mechanisms including niche exclusion, parasitism, production of antifungal or antibiotic compounds, and production of lytic enzymes (Bais et al. 2006; Berendsen et al. 2012). Fluorescent pseudomonas, for example, produces antifungal antibiotics, elicits induced systemic resistance in the host plant, or interferes specifically with pathogenicity factors. Before engaging in these activities, biocontrol bacteria go through several regulatory processes at the transcriptional and post-transcriptional levels (Haas and Defago 2005).

Antagonism can be investigated in different ways. Most authors screened isolates from collections of *R. solanacearum* disease-suppressive soils (Irikin et al. 2006, Lwin and Ranamukhaarachchi (2006), Lemessa and Zeller 2007, Alye et al. 2008, Xue et al. (2012)). Posas and Toyota (2010) searched for community activity. They tested four amino acids, non-utilizable by *R. solanacearum*, on tomato bacterial wilt. The lower disease incidence

following lysine treatment was likely related to a specific community that developed on the addition of lysine.

3.3 Functions

From the diagram shown in Figure 12, the function targeted in each experiment and discussed by the authors was assigned. Our results suggest that rhizosphere bioregulation receives insufficient attention in existing control practices. Indeed it was only targeted in 20% of the experiments, unlike soil inoculum decrease function that was targeted in 69%. However, when studied, rhizosphere bioregulation was very efficient in terms of percentage disease reduction (75% of high disease control) compared to soil inoculum decrease function (56% of high disease control). This may be because the colonization of roots (attraction, biofilm formation) is a key step in the interaction between bacteria and the host plant and the development of the disease (Yao and Allen 2006 a, b).

Rhizosphere bioprotection is mainly provided by inoculating biocontrol agents (BCA) (in 73% of the experiments). However, experiments are mainly performed in controlled conditions (pots, greenhouse). Inoculation of BCA gives good results in the laboratory and in greenhouse experiments. Unfortunately, results in the field have been less consistent as conditions for maintaining the biocontrol agents are not insured, probably because of non-ecological persistence of the inoculant in the soil due to unfavorable conditions and competition (Cetintas and Dickson 2004; Chave et al. 2008; Collange et al. 2011; Rumbos et al. 2008). The conditions for maintaining the BCA are not assessed or implemented. Complementary practices likely to drive and sustain rhizosphere bioprotection are rarely implemented although combining the benefits of BCA with the use of plant species' diversity showed great promise for *Fusarium oxysporum f.sp. lycopersici* control (Hage-Ahmed et al. 2013). Some current agricultural practices, especially soil amendments and plant species diversity, make contributions to rhizosphere protection through antagonism and allelopathy (Posas and Toyota 2010; Yu 1999).

Recent developments in techniques for studying rhizobacterial communities and tracking systems for inoculated bacteria are important in future applications and assessment of effectiveness and consistent performance of microbial inoculants in crop production and protection. On the other hand, mobilizing indigenous microorganisms is potentially self-sustaining, reducing the need for repeated applications, and avoiding the problem of pests

evolving resistance to treatments. Moreover, enhancing rhizosphere bioprotection must be part of an integrated soil pest management.

4 Discussion

Analyzing 130 published experiments from 57 articles assessing the impacts of agroecological management of *Ralstonia solanacearum* in tomato and potato crops showed that i) combining agroecological practices is more efficient than applying a single practice (77% versus 44% of high disease decrease) (ii) antagonism is a promising process to target (high disease control of 65%) (iii) the rhizosphere should receive more attention in agroecological management of *R. solanacearum*. Although targeting rhizosphere bioregulation is very efficient (75% of high disease control) it was only studied in 20% of the experiments as there is no easy indicator to assess this function.

As shown in the analysis of the literature, two main indicators are used to quantify the effectiveness of agroecological practices against *R. solanacearum*: the decrease in soil bacteria density and the dynamics of the percentage of disease incidence. Assessment of the presence *R. solanacearum* merely by scoring of CFUs and disease symptoms may give a superficial picture of the actual invasive properties of this organism (van Overbeek et al. 2002). Only very few studies assess rhizosphere bacterial colonization (Zhu and Yao 2004). New tools are required to develop sound procedures. To do so, Van Overbeek et al. (2002) developed a polyphasic approach to study the invasion of plants by a selected *R. solanacearum* biovar 2 strain, denoted 1609 with two antagonistic strains of *P. corrugata* either in combination or not. They combined plating (spread and drop plate methods), reporter gene technology (gfp mutants) and serological (immunofluorescence colony staining) and molecular techniques (fluorescent *in situ* hybridization (FISH) and PCR with *R. solanacearum* specific primers and PCR-DGGE on plant DNA extracts). The behavior of *R. solanacearum* 1609 and the two controlled strains were studied in bulk and rhizosphere tomato soil and in the rhizoplane and stems of tomato plants. The results showed that an interaction between the pathogen and the control strains at the root surface was likely. In particular, *R. solanacearum* 1609 CFU numbers were significantly reduced on tomato roots treated with *P. corrugata* IDV1 cells. PCR–DGGE analyses of the tomato rhizoplane supported the evidence for antagonistic activity against the pathogen as only weak *R. solanacearum* 1609 specific bands were detected in profiles derived from mixed systems, as opposed to strong bands in profiles from systems containing only the pathogen. However

Masunaka et al. (2009) proposed a method to visualize *R. solanacearum* cells during biocontrol of bacterial wilt disease in tomato with *Pythium oligandrum*. Their results suggest that the induction of plant defense was the main mechanism for the biocontrol, not direct competition for infection sites. We need to develop such studies to elucidate rhizospheric *R. solanacearum*-antagonist interactions as well as the *R. solanacearum*-plant colonization phase based on chemotaxis and aerotaxis, which is crucial in disease development (Yao and Allen 2006 a; Yao and Allen 2006 b).

Moreover, global regulation of *R. solanacearum* pathogenicity is becoming apparent. Pathogenicity mainly depends on bacterial cell density. Quorum sensing allows bacteria to assess their local population density or physical confinement via the secretion and detection of small, diffusible signal molecules (Kievit and Iglewski 2000; Bais et al. 2006; Hikichi et al. 2007). It is only after high cell densities have been achieved that the bacteria are able to successfully compete with the plant host defenses. Quorum sensing includes the production of extracellular polysaccharides, degradative enzymes, antibiotics, siderophores and pigments, as well as Hrp protein secretion and Ti plasmid transfer. Thanks to quorum sensing, bacteria have the capacity to behave collectively as a group. This has obvious advantages, for example, the ability to migrate to a more suitable environment and to adopt new modes of growth, such as biofilm formation (Kievit and Iglewski 2000). Quorum-sensing and type III secretion systems are fundamental to *R. solanacearum* pathogenicity. One might speculate that these two systems are intimately associated, both with each other and with the regulation of virulence of *R. solanacearum*. Since quorum sensing regulatory systems are required for pathogenesis, interference with quorum sensing signaling may offer a means of controlling *R. solanacearum* diseases (Kievit and Iglewski 2000; Helman and Chernin 2014). The ability to block quorum-sensing systems, “Silencing the mob” as proposed by Helman and Chernin (2014), may offer new strategies for managing plant diseases.

Inoculation experiments as well as harnessing suppressive-soil ability show that antagonism is an efficient bioprotective process. However provided by biocontrol agents it was proved to be efficient by controlling plant pathogens mostly in controlled conditions. Unfortunately, results in the field have been less consistent probably because exogenous inoculated microorganisms do not persist in natural conditions. Indeed, the crucial issue to enable us to benefit from microbial biocontrol is to enhance and sustain antagonistic communities in soil and rhizosphere. Monitoring the fate and metabolic activity of microbial inoculants as well as their impact on the rhizosphere and soil microbial communities are needed to guarantee safe and reliable application. Different agroecological practices, such soil amendments and mixed

cropping systems, may help to support antagonistic microbial communities (Garbeva et al. 2004). On the other hand, indigenous antagonist microorganisms are dynamic and potentially self-sustaining, reducing the need for repeated applications. Harnessing these natural communities is promising and may also avoid the problem of pathogens quickly evolving resistance.

5 Outlook

Beyond the practices themselves, it is their combination that is likely to produce synergies for a dynamic bioprotection against soil-borne pests by providing the three complementary functions: soil inoculum decrease, host resistance and rhizosphere bioprotection. Depending on the cropping system (tomato, potato, etc.), agroecological engineering aims to arrange practices to mobilize different ecological processes during the crop cycle.

Soil amendments and plant species diversity are key multi-process agroecological practices. To provide synergies between processes and enhance the fitness of root-associated bacterial communities, soil amendment and plant species diversity may select and maintain consortia that interfere with bacterial pathogens. For example, establishing rhizosphere bioprotection against *Ralstonia solanacearum* could be achieved by introducing plants able to recruit antagonists, alter exudates that support host-pathogen dialogue, or favor beneficial feedback. A self-sustaining living buffer against pathogens may be established.

This analysis highlights new avenues to implement multi-process practices to achieve synergies and trade-offs. Further knowledge on the ecological behavior of *R. solanacearum* and its antagonists is required to develop procedures for its control in infested fields.

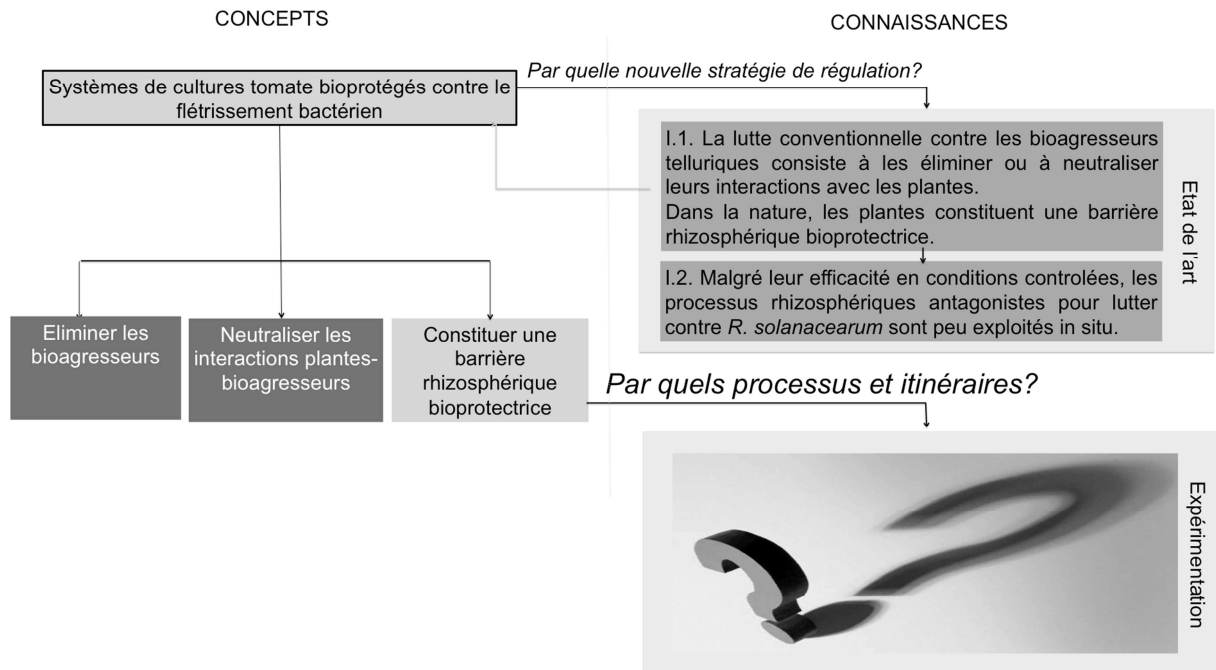


Figure 15 : Représentation par le formalisme de la théorie de conception innovante C-K de la première étape de la conception de « Systèmes de cultures à base de tomate bioprotégés contre le flétrissement bactérien ».

Différentes connaissances de l'espace K ont été mobilisés à partir de l'état de l'art. Le concept initial C0 est partitionné en trois sous-concepts. Des sous-concepts restrictifs qui relèvent naturellement du concept de la protection des plantes contre les bioagresseurs telluriques : éliminer les bioagresseurs (par l'utilisation de pesticides par exemple) ou neutraliser les interactions plantes-bioagresseurs (par la sélection de variétés résistantes par exemple). Ils constituent des partitions restrictives. Le sous-concept « constituer une barrière rhizosphérique bioprotectrice » est original, il constitue une partition expansive du concept initial.

II. Evaluer des processus et itinéraires visant à mobiliser les mycorhizes pour contribuer à la bioprotection rhizosphérique.

L'état de l'art synthétisé dans le chapitre précédent montre que la mise en œuvre de pratiques multifonctionnelles mobilisant, entre autres, la capacité naturelle des plantes à bioprotéger leurs racines, par la sécrétion de composés toxiques et le recrutement de micro-organismes bénéfiques, offre de nouvelles perspectives de conception de systèmes de cultures bioprotégés. La mobilisation de ces nouvelles connaissances sur la capacité des plantes à constituer une barrière rhizosphérique bio-physico-chimique a permis de créer une partition du concept initial C0 "Systèmes de cultures tomate bioprotégés contre le flétrissement bactérien" en sous-concepts, l'arbre des concepts s'est ramifié (Figure 15).

Cette partition appliquée plus particulièrement à l'analyse des pratiques mises en œuvre pour une gestion agroécologique de *R. solanacearum* a confirmé l'intérêt potentiel de mobiliser des processus rhizosphériques. Cependant, l'analyse bibliographique montre que, malgré un biocontrôle efficace de la maladie lorsque la rhizosphère est ciblée, la mise en œuvre et la pérennisation des processus bioprotecteurs au champ est peu développée.

De nouvelles connaissances sont maintenant nécessaires pour continuer le raisonnement de conception. En effet les processus rhizosphériques sont complexes et les pratiques qui les mobilisent sont multiples. Les verrous majeurs à une mise en œuvre efficace sont : (i) un pilotage dans le temps des processus alors qu'une forte compétition existe entre les communautés microbiennes du sol, et en particulier entre microorganismes inoculés et microorganismes naturellement présents et (ii) la nécessité de mettre en œuvre des combinaisons de pratiques agroécologiques aux efficacités partielles pour concevoir des systèmes de culture bioprotégés. Parmi les processus de biorégulation, la mycorhization, symbiose entre racines et champignons du sol, présente l'avantage d'être : (i) potentiellement durable sous réserve de la mise en œuvre de pratiques adaptées et (ii) compatible avec d'autres processus de régulation biologique. La plupart des sols contiennent des champignons mycorhiziens qui constituent des ressources latentes. Leur mobilisation dépend d'un ensemble de facteurs abiotiques et biotiques présentés dans les chapitres suivants.

Notons cependant que parmi les facteurs abiotiques, un des facteurs agronomiques particulièrement limitant pour la valorisation de mycorhization en agriculture est le taux de phosphore biodisponible du sol. Les plantes développent moins de mycorhizes dans des sols où le phosphore est largement biodisponible puisqu'elles n'ont pas besoin des champignons

pour accéder à ce dernier. Or, les sols des Antilles sont en général de mauvais candidats pour la disponibilité du phosphore : rétrogradation importante dans les andosols, les ferralsols, et à un degré moindre dans les vertisols, ce qui n'est pas le cas dans les nitisols jeunes. Les premiers sols cités sont donc des gouffres à phosphore. Rappelons par ailleurs que les ressources mondiales de phosphore tendent à terme à s'épuiser (Smit et al. 2009). Valoriser la mycorhization est une alternative durable à l'apport massif d'engrais à base de phosphates. Par ailleurs, parmi les facteurs biotiques, le choix des plantes est crucial pour valoriser la mycorhization. En effet, les champignons mycorhiziens sont des symbiotes obligatoires, ils ne peuvent réaliser leur cycle de vie sans plantes. Mobiliser les mycorhizes implique nécessairement de considérer les plantes associées. Certaines plantes ne mycorhizent pas (familles des brassicacées et des chénopodiacées), d'autres sont plus ou moins mycorhizotrophes.

Dans le cadre des expérimentations présentées dans le chapitre à suivre, des plantes aux propriétés mycorhizotrophes mais aussi assainissantes ont ainsi été évaluées. Le choix d'*Allium fistulosum* dans un premier temps et de *Crotalaria spectabilis* dans un second temps fait suite à des résultats d'essais au champ. Ces 2 plantes, au delà de leurs propriétés assainissantes vis à vis de la souche émergente de *R. solanacearum* (Deberdt et al. 2012 ; Deberdt et al. 2014), ont montré un caractère mycorhizotrophe élevé lors d'un essai au champ (station de Rivière Lézarde) mené sur 2 années consécutives (2011-2012 et 2012-2013). Cet essai visait à évaluer l'impact de précédents « plantes de service » sur le flétrissement bactérien de la tomate et sur sa mycorhization. Deux stages de licence professionnelle (rapport de stage Quinquenel 2012 ; rapport de stage Samson 2013) ont permis de confirmer le caractère fortement mycorhizotrophe d'*A. fistulosum* et *C. spectabilis* d'une part et l'augmentation de la mycorhization de la tomate cultivée après ces 2 précédents culturels d'autre part. Les résultats de ces travaux ne sont pas présentés dans le cadre de cette thèse qui cible plus particulièrement l'étude de deux critères clés de réussite de l'utilisation de la mycorhization pour la santé des cultures : (i) une mycorhization précoce et potentiellement pérenne au champ par la mobilisation de souches indigènes (ii) la complémentarité de la mycorhization avec d'autres processus bioprotecteurs.

II.1 La mobilisation de réseaux mycorhiziens indigènes permet une mycorhization précoce de la tomate

D'après les travaux de stage de Master 2 d'Estelle Schneider (2013).

Résumé

Mobiliser les processus de régulation naturelle offerts par la biodiversité et bénéfiques pour les cultures est un défi majeur pour limiter l'utilisation d'intrants de synthèse (engrais, pesticides) dans les agrosystèmes tout en maintenant leur productivité. Parmi ces processus, la mycorhization, symbiose entre plantes et champignons mycorhiziens à arbuscules, contribue à de nombreux services écosystémiques ainsi qu'à la productivité et à la santé des plantes. Peu valorisée dans les systèmes agricoles intensifs, la mycorhization a toute sa place au sein de démarches d'ingénierie agroécologique. L'efficacité de 3 voies de mobilisation des champignons mycorhiziens est évaluée pour une mycorhization de plants de tomate en pépinière: i) l'inoculation de produits à base de racines mycorhizées commercialisés, ii) l'inoculation de racines mycorhizées produites localement à partir du sol d'un agriculteur, iii) la mobilisation de réseaux indigènes via l'association de plantes mycorhizotrophes (*Allium fistulosum*) sans inoculation de champignons mycorhiziens exogènes. La mycorhization des tomates issues de l'association avec *Allium fistulosum* en pépinière a été la plus rapide et la plus élevée. L'efficacité de l'effet-donneur de mycorhizes d'*Allium fistulosum* à la tomate est ainsi démontrée *in situ*. Cette stratégie s'inscrit dans une « écologisation forte » de l'agriculture qui invite à une reconfiguration des systèmes de cultures pour la mobilisation de services écosystémiques intrants.

1 Introduction

Le sol représente le premier réservoir de biodiversité (1 gramme de sol rhizosphérique peut contenir jusqu'à 10^{11} microorganismes de plus de 30 000 espèces différentes (Berendsen et al. 2012)) mais cette biodiversité est encore peu valorisée dans les stratégies de gestion des agrosystèmes (Brussaard et al. 2007). Les microorganismes associés à la plante contribuent à de multiples services écosystémiques tels que : « le service support » par la modification de la structure du sol, « le service régulation » par la bioprotection et la contribution aux cycles biogéochimiques, « le service fourniture » en augmentant la productivité des plantes (Millenium Environmental Assessment 2005, Barios 2007). Manipuler ces microorganismes pour accroître la santé et la productivité des agrosystèmes est un levier majeur pour réduire leur dépendance aux intrants chimiques (Ryan et al. 2009) et faciliter leur écologisation.

Parmi les microorganismes bénéfiques du sol, les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) constituent un groupe fonctionnel clé. Les CMA développent des associations symbiotiques avec plus de 80% des plantes : les mycorhizes. Ces symbioses contribuent à améliorer le rendement et la santé des cultures (Smith et Read 2008). Peu exploitées dans les systèmes agricoles intensifs qui limitent leur développement (Plenchette et al. 2005), les mycorhizes ont toute leur place au sein de stratégies d'ingénierie agroécologique (Gianinazzi et al. 2010). Les mycorhizes sont constituées d'une partie intra-racinaire où le champignon crée des structures d'échanges avec la racine (les arbuscules) et d'une partie extra-racinaire constituée de très fins filaments qui démultiplient la surface d'absorption des racines par un facteur qui peut aller jusqu'à 1000 (Bago et al. 2000). Cette association symbiotique, qui date de plus de 450 millions d'années, facilite ainsi l'accès des plantes à l'eau et aux minéraux du sol et permet en retour le développement du champignon, impossible sans l'apport des sources carbonées fournies par la plante. La mycorhization a non seulement un rôle majeur pour la nutrition des plantes mais aussi pour leur bioprotection contre les maladies, du sol en particulier (Azcón-Aguilar et Barrea 1997). La tomate bénéficie particulièrement de cet effet bioprotecteur multi-pathogènes (cf. Annexe 2). La mycorhization offre par ailleurs une meilleure résistance à différents types de stress abiotiques : sécheresse, salinité, pollution des sols etc.

Les mycorhizes créent un véritable réseau d'échange entre les plantes et les éléments du sol et entre les plantes elles mêmes, une même souche de champignon mycorhizien étant capable de s'associer à une très grande diversité de plantes (Van der Heijden et al. 2009, Simard et Durall 2004).

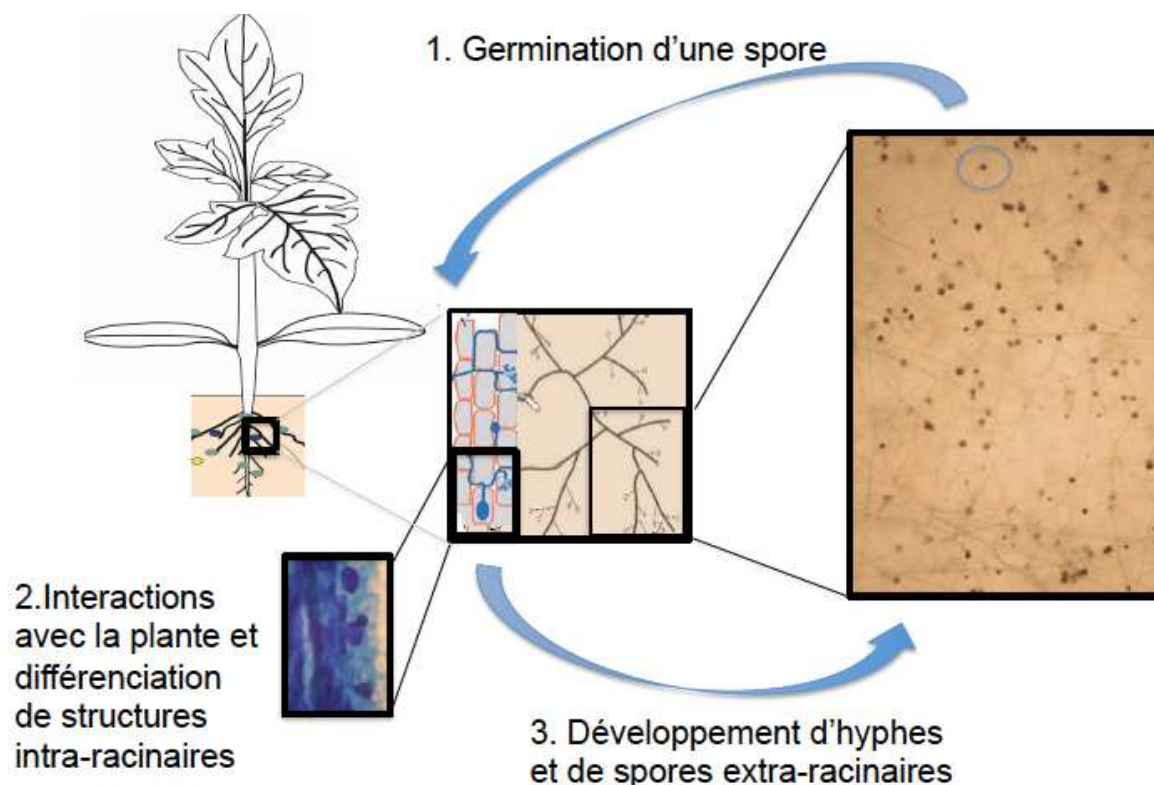


Figure 16 : Cycle d'un champignon mycorhizien à arbuscules de la famille des *Glomeraceae*

(1) Les spores germent pour pouvoir coloniser une racine-hôte sans laquelle elles sont incapables de réaliser leur cycle. (2) Après une interaction fructueuse, différentes structures intraracinaires sont différenciées : les hyphes, les vésicules et les arbuscules ; (3) Le champignon développe alors un vaste réseau extraracinaire susceptible de coloniser d'autres racines et boucle ainsi son cycle.

Les nombreux atouts de la mycorhization pour contribuer à la conception d'une agriculture écologiquement intensive et à la fourniture de services écosystémiques intrants (Zhang et al. 2007) sont actuellement peu connus et sous exploités (Gianinazzi et al. 2010). La complexité des interactions entre plantes et champignons mycorhiziens et l'incertitude liée à leur mise en œuvre les rendent particulièrement difficiles à piloter. Par ailleurs, les méthodes pour les étudier sont encore insuffisantes : il est actuellement impossible en routine i) de cultiver des champignons mycorhiziens sans plante (sauf s'il s'agit de racines génétiquement transformées), comme cela se fait couramment pour de nombreux microorganismes utiles à l'agriculture, ii) d'évaluer par une méthode non destructive le taux de mycorhization d'une plante, iii) de quantifier la densité du réseau mycorhizien dans un sol, iv) de différencier des champignons introduits, des champignons naturellement présents dans la très grande majorité des sols, v) d'évaluer exclusivement l'effet d'un champignon mycorhizien *in situ* (la mise en œuvre des conditions pour qu'il survive ayant un effet direct sur les plantes auxquelles il est associé).

L'intérêt majeur du processus de mycorhization réside dans sa capacité à persister et se développer sans apport extérieur au cours des différents cycles de culture. Alors que la valorisation de la mycorhization est une stratégie agroécologique prometteuse, la complexité des processus qui la gouvernent requiert une approche systémique des systèmes de cultures, et invite à leur reconfiguration. En effet, pour bénéficier des services fournis par la mycorhization, différents types de pratiques devront être mis en œuvre :

- cultiver des plantes qui favorisent les mycorhizes (toutes les familles sauf les brassicacées et les chénopodiacées), et réduire les périodes de sol nu ;
- réduire l'apport d'intrants de synthèse tels que les engrais (fertilisation phosphatée en particulier) et les produits phytopharmaceutiques (fongicides en particulier) ;
- limiter le travail du sol pour faciliter le développement et le maintien des réseaux (Plenchette et al. 2005).

Ces pratiques sont couramment mises en œuvre dans de nombreux systèmes de culture écologiquement intensifs: agriculture biologique, agriculture de conservation, permaculture, agroforesterie, etc. (Gosling et al. 2006). Au delà des pratiques agricoles nécessaires au maintien des réseaux mycorhiziens, le processus de mycorhization peut être amplifié. Il existe, pour ce faire, deux grands types de stratégies:

1. L'inoculation de produits à base de racines mycorhizées : elle permet de valoriser des souches de champignons mycorhiziens sélectionnées pour leur capacité reproductive. Leur production consiste à cultiver des plantes à haut potentiel de mycorhization (poireaux, oignons, maïs, sorgho, etc.), à leur faire subir un stress minéral les obligeant à recourir aux champignons mycorhiziens, puis à prélever et broyer leurs racines (Ijdo et al. 2011). Ces racines sont ensuite conditionnées sous forme de poudres ou de granulés. Elles peuvent également être ajoutés à des substrats de culture. De nombreux produits à base de mycorhizes sont ainsi homologués et commercialisés (cf. Annexe 3). La mise sur le marché des mycorhizes par les industriels est facilitée par leur caractère multifonctionnel (biofertilisation, biocontrôle, biorégulation). Les demandes d'autorisation s'inscrivent dans la réglementation applicable aux matières fertilisantes et supports de culture. L'optimisation des conditions de production, de conditionnement et de commercialisation des produits à base de racines mycorhizées fait l'objet d'une activité intense de recherche industrielle (inocula mono ou plurispécifiques, produits *in vivo* ou *in vitro*, vendus associés à des matières fertilisantes ou dans l'enrobage des graines, sous forme liquide ou encapsulées etc.) pour un épandage mécanisé à grande échelle.

2. La multiplication de réseaux de mycorhizes indigènes : elle constitue une alternative à l'inoculation de produits commercialisés. Elle consiste à cultiver des plantes à haut potentiel de mycorhization dans des dispositifs *on farm* optimisés à cet effet (substrat inerte et compost, fertilisation phosphorée réduite) sans inoculation de souches commercialisées (Douuds et al. 2005, Pellegrino et al. 2011). Les racines mycorhizées sont ensuite prélevées et épandues à la plantation ou mélangées au milieu d'emportage. La production *on farm* est plutôt adaptée à des petites exploitations qui font appel à une main d'œuvre importante, nombreuses dans les pays du sud ou aux producteurs qui font eux-mêmes leurs plants en zone tempérée.

Au sein de cette typologie les voies de mobilisation des mycorhizes ne sont pas incompatibles et de nombreux intermédiaires existent (cf. Annexe 4). Par ailleurs, quelque soit la stratégie utilisée, assurer la persistance au champ des mycorhizes par la mise en œuvre de pratiques adaptées (rotations et associations de cultures mycorhizotrophes, réduction de la fertilisation, de l'utilisation des pesticides et du labour) est un enjeu majeur pour que l'utilisation des mycorhizes par les agriculteurs soit efficace (cf. chapitre III.2. de cette thèse).

A notre connaissance, jusqu'à présent, les essais prenant en compte les champignons mycorhiziens indigènes, comprenaient toujours une phase de production suivie d'une phase d'inoculation de propagules (spores ou fragments de racines mycorhizées) pour aider à la colonisation des plantes cibles à la plantation (Douuds et al. 2005, 2006, 2012 ; Pellegrino et al. 2011). L'objectif de nos travaux est d'évaluer la possibilité de mobiliser les champignons mycorhiziens indigènes via l'association en pépinière de plantes mycorhizotrophes « donneuses », pour faciliter la colonisation de plantes « receveuses » sans passer par une phase de production de propagules. L'efficacité de ce processus de prémycorhization de plantules a été démontrée *in vitro* par Voets et al. (2009). A partir d'un réseau dense de filaments issus d'une plante-donneuse (*Medicago truncatula*), une colonisation très rapide et importante de semis de pomme de terre cultivés *in vitro* a été obtenue. En plein sol, les champignons mycorhiziens seraient ainsi directement multipliés et transmis par une plante donneuse sans avoir recourt à une inoculation. La plante donneuse retenue est *Allium fistulosum* (communément appelée cive ou oignon péyi). Les plantes du genre *Allium* sont connues pour être particulièrement favorables à la symbiose mycorhizienne. Les recherches sur ces espèces et leurs interactions avec les champignons mycorhiziens remontent à 1884 (Koide et Mosse 2004). *Allium fistulosum* est, par ailleurs, une espèce largement cultivée et consommée en Martinique où est menée l'étude. L'effet assainissant d'extraits d'*Allium*

fistulosum vis-à-vis du flétrissement bactérien, frein majeur à la production de tomates en Martinique a par ailleurs été démontré (Deberdt et al. 2012).

Notre hypothèse est la suivante : « cultivées en association en pépinière (de la germination à la transplantation), des plantes mycorhizotrophes telles qu'*A. fistulosum* permettent une mycorhization *in situ* de la tomate par les champignons mycorhiziens indigènes ». Une expérimentation a été ainsi mise en œuvre en Martinique.

2 Matériels et méthodes

2.1 Plantes

La variété de tomate (*Solanum lycopersicum*) cv. Heatmaster (Seminis, USA) largement cultivée par les agriculteurs martiniquais est choisie pour cet essai. Les graines sont débarrassées de leur enrobage de Thiram et désinfectées avec de l'eau de javel à 6% (bain de 15 minutes dans de l'eau de javel à 6% suivi de 2 rinçages à l'eau stérile pendant 10 minutes). Des plants d'*A. fistulosum* cv. Ciboule blanche connus localement sous le nom d'« oignon péyi » ont été achetés chez un agriculteur local. Les bulbes sont transplantés après section de l'intégralité de leurs racines pour éviter l'introduction de mycorhizes exogènes.

2.2 Sol naturel et terreau

Le sol utilisé dans l'essai provient de la station expérimentale du CIRAD située à Rivière Lézarde en Martinique. Il a été prélevé sur les 15 premiers centimètres. C'est un nitisol avec 86% d'argile (halloysite), 5.3% de limon, 10.9% de sable, et de 4.55% de matière organique. Son pH est de 5.5. Du terreau universel a été utilisé après avoir été autoclavé par 2 passages à 121°C pendant 1h à 24h d'intervalle. Le mélange 2/3 :1/3 de sol naturel et de terreau autoclavé a été tamisé à 5 mm.

2.3 Dispositif expérimental

L'expérimentation vise à comparer l'efficacité de différentes stratégies de mycorhization via un dispositif expérimental suivi pendant 7 semaines. L'essai a été réalisé en serre avec une température moyenne de 30°C et une humidité relative moyenne de 65%. Dans cet essai, 4 traitements sont considérés. Ils diffèrent par les stratégies de mycorhization des plantules de tomates mises en œuvre. L'expérimentation a eu lieu en deux phases : phase 1 : de la germination à la transplantation (3 semaines), phase 2 : après transplantation en pot (4

semaines). L'efficacité des stratégies est évaluée par la mesure des taux de colonisation des racines par les champignons mycorhiziens. Les différents traitements sont différenciés par les modalités de mise en œuvre de la phase 1 :

- (T1) Témoin sans mycorhize : les semis s'effectuent dans mélange sol naturel-terreau autoclavé 2/3 :1/3;
- (T2) Traitement « inoculant commercial » : 50 g d'inoculant commercial à base de racines mycorhizées (MYCOR® de IfTech France) sont ajoutés au substrat lors du semis dans le mélange sol naturel-terreau autoclavé;
- (T3) Traitement « racines mycorhizées » : 15 g de racines d'*Allium fistulosum* mycorhizées obtenues chez un agriculteur sont ajoutés lors du semis ;
- (T4) Traitement « bac donneur » : les semis de tomate sont associés avec des plants d'*Allium fistulosum* préalablement cultivés dans un bac expérimental dit « donneur ».

Un schéma récapitulatif du protocole est présenté en Figure 17

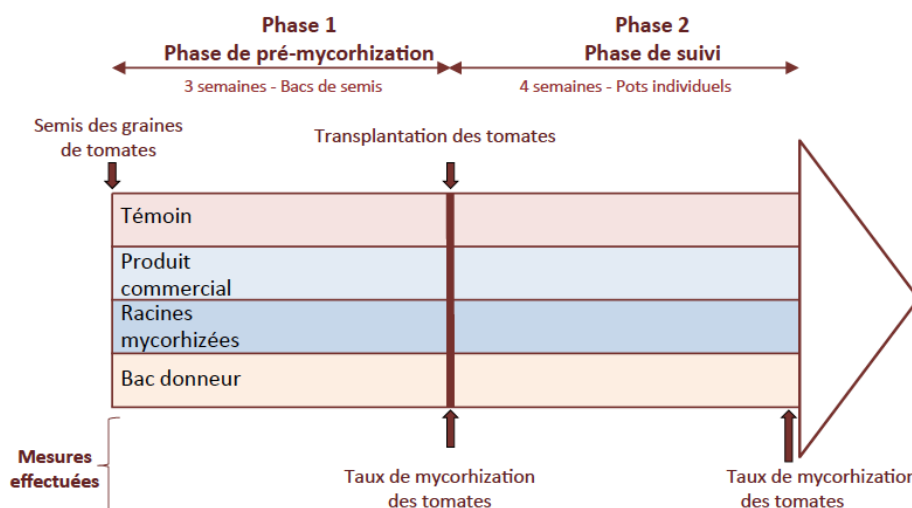


Figure 17 : Différentes phases, traitements et mesures visant à comparer 3 stratégies de mycorhization à un traitement témoin.

La phase 1 différencie les 4 traitements (T1 : témoin, T2 : inoculation d'un produit commercialisé à base de racines mycorhizées, T3 : inoculation de racines mycorhizées localement, T4 : mycorhization dans un bac associant des oignons pényi (*Allium fistulosum*)). Les plants de tomates sont ensuite cultivés en pot. Les taux de mycorhization sont évalués à l'issue de la phase de germination avant transplantation et 4 semaines après transplantation.

2.3.1 Phase 1 : Semis et mycorhization des plants de tomates (3 semaines).

Pour tous les traitements T1, T2 et T3, 9 rangées de 10 graines de tomate débarrassées de leur enrobage et désinfectées ont été semées.

Dans le traitement T4, les graines de tomates ont été semées dans des jardinières avec *A. fistulosum* en culture depuis deux mois. Les plants d'oignons, achetés chez des agriculteurs locaux, avaient été repiqués en grande densité (10 rangées de 40 pieds d'oignons) afin de développer le réseau mycélien à partir de champignons mycorhiziens indigènes. Le bac avait été préparé avec une première couche de ponce autoclavée (5 cm), une couche de terre de Rivière Lézarde (10 cm) et à nouveau une couche de ponce autoclavée (5 cm). Ce dispositif pauvre en matière nutritive permet de favoriser le développement des champignons mycorhiziens. Il est inspiré des méthodes de production de champignons mycorhiziens à grande échelle (Ijdo et al. 2011). Après deux mois de culture, une rangée d'oignons sur deux a été prélevée délicatement pour ne pas abîmer le réseau mycélien et des graines de tomates désinfectées ont été semées dans une fine bande de terreau autoclavé pour garantir la germination (Figure 18).

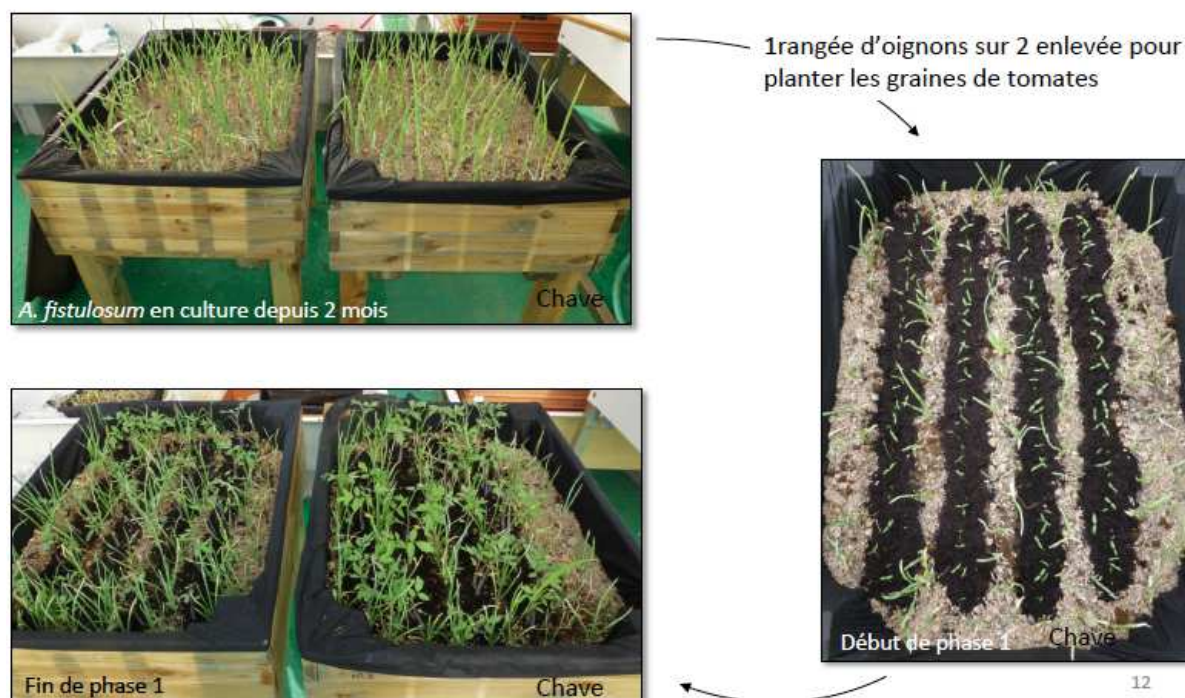


Figure 18 : Dispositif de mycorhization des tomates en association avec *Allium fistulosum* (oignons péyi) dans des « bacs donneur ».

Les plants d'oignons péyi, achetés chez des agriculteurs locaux, sont repiqués en grande densité (10 rangées de 40 pieds d'oignons) afin de développer un réseau mycélien à partir de champignons mycorhiziens indigènes du sol de Rivière Lézarde. Après deux mois de culture, une rangée d'oignons sur deux est prélevée délicatement et des graines de tomates désinfectées sont semées dans une fine bande de terreau autoclavé.

2.3.2 Phase 2 : Suivi de la mycorhization après transplantation (4 semaines).

La deuxième phase de l'essai a pour objectif d'évaluer la mycorhization après transplantation. A l'issue de la phase 1, les tomates avaient un nombre de vraies feuilles variant entre 2 et 4 en

fonction des plants. Pour les traitements T1, T2 et T3, dans chaque bac 10 plants de tomates ont été prélevés aléatoirement et les racines ont été coupées, lavées afin de déterminer leur taux de mycorhization. Pour T4, pour chacun des 2 bacs, 15 plants de tomates ont été prélevés.

60 plants de tomates par traitement ont été transplantés dans des pots individuels de 9x9x9,5 cm contenant 350g du même mélange sol naturel et de terreau autoclavé 2/3:1/3 et placés sur un fond de pouzzolane afin de favoriser le drainage de l'eau d'irrigation. Pour chacun des 4 traitements, 6 répétitions de 10 pots placés en ligne ont été disposées aléatoirement sur quatre tables dans la serre.

A la fin de cette période, les plants de tomates avaient 7 semaines et les stades de croissance variaient entre 6 et 10 vraies feuilles, mais la floraison n'avait pas encore commencée. Les plants ont été déracinés délicatement. Les racines ont été coupées et lavées et réparties en 3 échantillons pour chaque répétition de chaque traitement pour déterminer leurs taux de mycorhization.

Pour la phase 1, les plants ont reçu un arrosage tous les jours et pour la phase 2 les plants ont été arrosés avec de l'eau de pluie traitée aux UV selon leurs besoins, 3 fois par semaine. Une solution nutritive pauvre en phosphore a été apportée 2 fois par semaine, puis 3 à partir de la 5^{ème} semaine de croissance.

2.3.3 Evaluation du taux de mycorhization des racines

Afin d'évaluer leur taux de mycorhization, les racines sont coupées et nettoyées à l'eau du robinet. Seules les racines secondaires sont conservées. Les racines sont ensuite éclaircies en les chauffant au bain marie à 70°C dans une solution d'hydroxyde de potassium (KOH) à 10% (Philips and Hayman, 1970). Après les avoir rincées à l'eau claire, elles sont colorées en les chauffant à nouveau dans une solution d'encre Parker et d'acide acétique à 5% (Vierheilig et al. 1998). Les racines sont à nouveau rincées puis mises entre lame et lamelle pour les observer au microscope. La colonisation racinaire par les champignons mycorhiziens est déterminée par la méthode des intersections développée par McGonigle et al. (1990). Elle permet de distinguer la colonisation par les hyphes, la colonisation par les arbuscules, et celle par les vésicules. Les fragments de racines sont alignés parallèlement au grand axe de la lame et observés au grossissement 200X. Un oculaire quadrillé est utilisé pour ces lignes d'intersection avec la racine. Chaque intersection est observée et comptabilisée selon différentes catégories : « négatif », dans le cas où aucune structure fongique n'est observée,

« hyphes seuls », « arbuscule », « vésicule ». La colonisation arbusculaire et la colonisation par les vésicules sont obtenues en divisant le nombre total d'arbuscules et de vésicules par le nombre total d'intersections observées. La colonisation par les hyphes est calculée à partir des intersections non-négatives. Au moins 150 intersections par échantillon sont observées par cette méthode, soit l'équivalent de deux lames de microscope par échantillon. Le taux de mycorhization s'exprime en pourcentage moyen de colonisation des racines par les hyphes, par les vésicules et par les arbuscules (Figure 19).

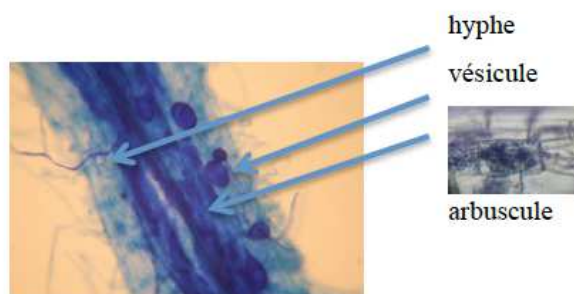


Figure 19 : Différentes structures des champignons mycorhiziens à arbuscules observées sur racines de tomate

Hyphes, arbuscules et vésicules après décoloration et coloration des racines à l'encre bleue.

Les taux de mycorhization ont été déterminés sur les racines :

- de tomates
 - o après la phase de mycorhization de 3 semaines (fin de phase 1),
 - o 4 semaines après transplantation (fin de phase 2).
- d'*A. fistulosum*:
 - o achetées auprès d'un agriculteur et dont les racines fraîches ont été coupées et mélangées à la terre pour le traitement T3.
 - o dans les « bacs donneurs » pour le traitement T4. Sur ces plants, le taux de mycorhization a été déterminé au moment du semis des tomates et au moment de la transplantation.

2.4 Analyses statistiques

Les données de pourcentage de mycorhization ont été transformées avec la fonction $\arcsin \sqrt{p/100}$ du logiciel R. Cette transformation est appropriée pour les données obtenues à partir de comptage et exprimées en pourcentage ; elle permet d'obtenir une distribution normale. A l'aide du logiciel R, des analyses de variances (ANOVA) à 1 et 2 facteurs ont été réalisées sur les données de taux de mycorhization afin de vérifier s'il y avait des différences

significatives entre les différents traitements. Lorsque c'était le cas des tests de Tukey ont été appliqués.

3 Résultats

Les taux de mycorhization des tomates avant transplantation et après 4 semaines en pot ainsi que les taux de mycorhization des oignons ont été évalués.

3.1 *Mycorhization des tomates avant transplantation*

Les trois types de colonisation ont été testés avec des analyses de variances (ANOVA). Les tests de normalité et d'homogénéité de la variance sur les résidus étaient valables pour les hyphes et les arbuscules, une analyse de variance pouvait donc être appliquée sur ces paramètres. Ce n'était par contre pas le cas pour la colonisation par les vésicules mais un test non paramétrique (Kruskal Wallis) a montré qu'il n'y avait pas de différence significative entre les différents traitements. Les résultats sont présentés dans la Figure 20. Des différences significatives entre les différents traitements pour les taux de colonisation par les hyphes et les arbuscules ont été observées.

Les plants de tomate ayant germé et poussé pendant 3 semaines dans les bacs donneur en association avec *A. fistulosum* en culture (T4) présentent les taux de mycorhization les plus élevés que ce soit en ce qui concerne les hyphes ou les arbuscules en comparaison avec des 3 autres traitements. La colonisation par les hyphes est la plus élevée avec en moyenne 26% (\pm 4%) et est significativement différente du témoin (T1) (à 5% d'après le test de Tukey, p-value $< 0,01$). La colonisation par les arbuscules pour T4 est de 12% (\pm 2%), elle est significativement différente de celle du témoin T1 (à 5% d'après le test de Tukey, p-value $< 0,01$).

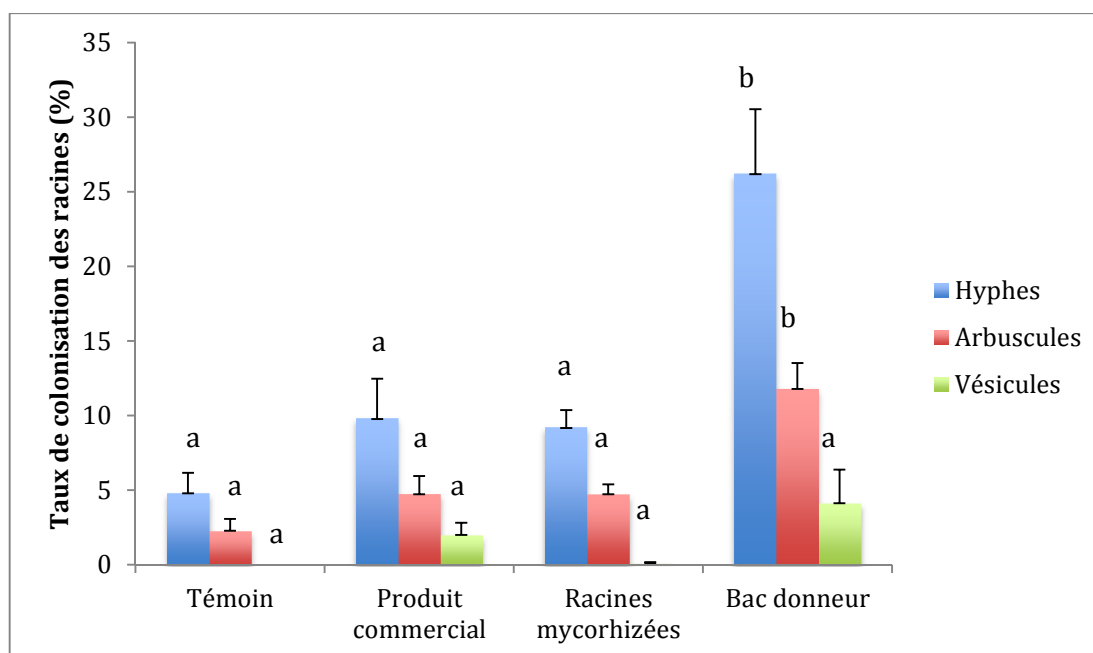


Figure 20 : Taux de mycorhization des tomates 3 semaines après germination.

Comparaison de différentes stratégies de mycorhization : dans un mélange sol/terreau autoclavé (Témoin) ; dans ce même mélange avec ajout d'un produit à base de racines mycorhizées disponible dans le commerce (Produit commercial) ; dans ce même mélange avec ajout de racines d'*Allium fistulosum* mycorhizées localement (Racines mycorhizées) ; dans un bac-donneur dans lequel des plants d'*Allium fistulosum* sont cultivés depuis 2 mois (Bac donneur). Les données correspondent aux moyennes du pourcentage de colonisation par les hyphes, les arbuscules et les vésicules avec les erreurs standard. Pour chaque type de colonisation, les moyennes suivies des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes à $p < 0,05$ d'après le test de Tukey.

3.2 Mycorhization des tomates 4 semaines après transplantation

Les tests de normalité et d'homogénéité de la variance sur les résidus étaient valables pour les hyphes et les arbuscules et une analyse de variance pouvait donc être appliquée sur ces paramètres. Ce n'était par contre pas le cas pour la colonisation par les vésicules mais un test non paramétrique (Kruskal Wallis) a montré qu'il n'y avait pas de différence significative entre les différents traitements. Pour chaque traitement (T1, T2, T3, T4) il y avait 6 répétitions. Les taux de colonisation par les hyphes et les arbuscules sont significativement différents entre les différents traitements. Les moyennes de ces valeurs sont présentées dans la Figure 21. Les taux de mycorhization sont plus élevés lorsque les tomates ont été semées dans les bacs donneurs et en présence de racines locales mycorhizées, qu'en présence du produit commercial, ou en sol nu avec une colonisation moyenne par les hyphes de 35% dans les deux cas ; ce qui est significativement plus élevé que le taux de mycorhization du témoin T1 ($8\% \pm 3\%$) (à 5% d'après le test de Tukey, p -value $< 0,01$). La colonisation par les arbuscules atteint la valeur maximale de $18\% (\pm 3\%)$ pour le bac donneur, ce qui est significativement plus élevé que la colonisation atteinte ou avec le témoin ($8\% \pm 2\%$) (à 5% d'après le test de

Tukey, p -value $<0,01$); aucune différence significative n'est trouvée entre le traitement racines mycorhizées et le bac donneur en fin de phase 2. Il n'y a pas de différence significative entre les traitements pour la colonisation par les vésicules.

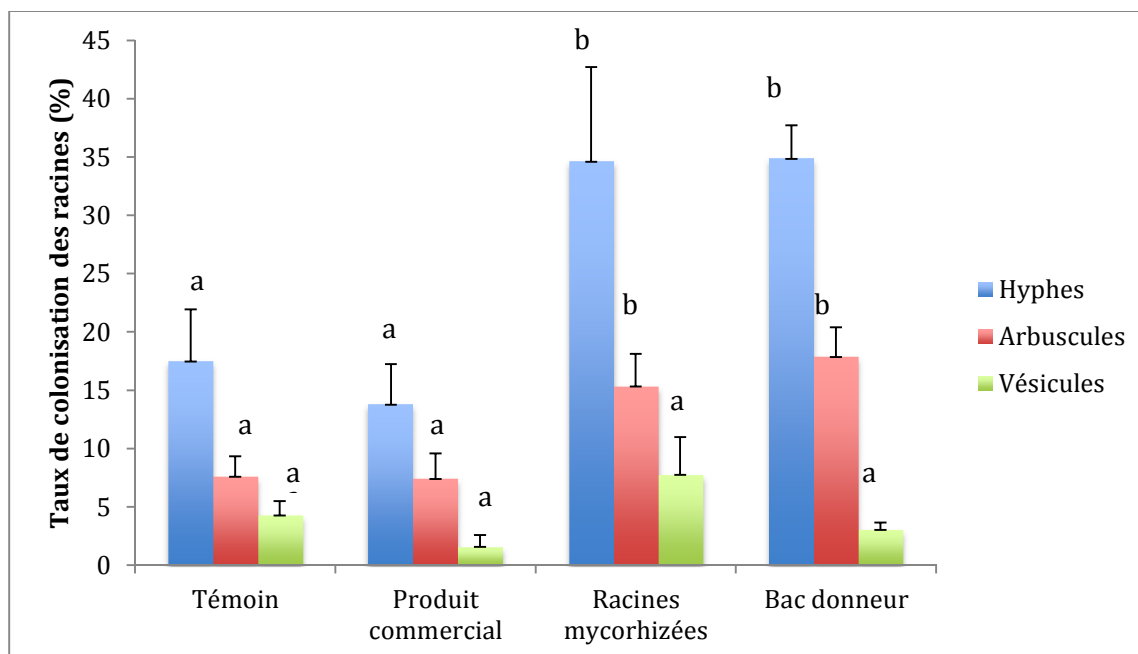


Figure 21 : Taux de mycorhization des tomates 4 semaines après transplantation.

Comparaison de différentes stratégies de mycorhization : dans un mélange sol/terreau autoclavé (Témoin) ; dans ce même mélange avec ajout d'un produit à base de racines mycorhizées disponible dans le commerce (Produit commercial) ; dans ce même mélange avec ajout de racines d'*Allium fistulosum* mycorhizées localement (Racines mycorhizées) ; dans un bac-donneur dans lequel des plants d'*Allium fistulosum* sont cultivés depuis 2 mois (Bac donneur). Les données correspondent aux moyennes du pourcentage de colonisation par les hyphes, les arbuscules et les vésicules avec les erreurs standard. Pour chaque type de colonisation, les moyennes suivies des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes à $p < 0,1$ d'après le test de Tukey.

3.3 Mycorhization des tomates avant et après transplantation

Pour comparer la mycorhization des tomates avant et après transplantation une ANOVA à deux facteurs (Traitement et Phase) a été réalisée. Les tests de normalité et d'homogénéité de la variance sur les résidus étaient valables, et une ANOVA pouvait donc être appliquée sur ces paramètres pour les trois types de colonisation. Globalement, la mycorhization des tomates est significativement plus élevée en fin de phase 2 qu'en fin de phase 1. La colonisation par les hyphes du traitement racines mycorhizées localement (T3) avec en moyenne 9% ($\pm 1\%$) en fin de phase 1 est significativement différente au seuil de 5% d'après le test de Tukey, de celle obtenue en fin de phase 2 (35% $\pm 8\%$). De même pour la colonisation par les vésicules, avec aucune vésicule observée en fin de phase 1, et une colonisation moyenne de 8% ($\pm 3\%$) en fin de phase 2. Concernant les autres traitements,

aucune différence significative n'a été trouvée avant et après transplantation (d'après le test de Tukey au seuil de 5%).

3.4 Mycorhization d'*A. fistulosum*

Dans les traitements T3, les racines d'*Allium fistulosum* mélangées au sol naturel et au terreau présentaient un taux de colonisation de 44% par les hyphes, 20% par les arbuscules et 12% par les vésicules. Les taux de mycorhization d'*A. fistulosum* dans les bacs donneurs sont de 54% par les hyphes, 19% par les arbuscules et 2% par les vésicules. Le taux de mycorhization d'*A. fistulosum* en T3 n'est pas significativement différent du taux de mycorhization en T4 pour les hyphes et les arbuscules.

Au cours de la phase 1, le taux de mycorhization d'*A. fistulosum* dans le bac donneur a augmenté, mais les résultats d'une ANOVA montrent que ces différences ne sont pas significatives. Ces valeurs restent supérieures aux taux de mycorhization des tomates (35% pour les tomates en T4).

Une ANOVA a un facteur (traitement) sur les 6 répétitions disponibles pour chaque traitement montre que : i) la mycorhization des tomates dans le bac donneur obtenue après 3 semaines (fin de la phase 1), ii) celle des tomates ayant passé également 3 semaines dans le bac donneur puis 4 semaines en pot individuel, et iii) celle des tomates ayant passées 7 semaines dans le bac donneur, ne sont pas significativement différentes.

4 Discussion

Au regard des résultats obtenus, les différentes stratégies de mycorhization sont discutées sur un plan biotechnique et sur un plan socio-technique.

4.1 Éléments biotechniques

Nos résultats montrent que l'effet donneur d'une plante mycorhizotrophe, démontré jusqu'ici *in vitro* (Voets et al. 2009) peut être mis en œuvre *in situ*. L'association de la tomate à *Allium fistulosum* préalablement planté pour développer un réseau mycorhizien à partir de champignons mycorhiziens indigènes permet une colonisation rapide et précoce des plantules de tomates. L'inoculation de racines mycorhizées localement conduit à une colonisation plus lente des tomates qui atteint cependant le même ordre de grandeur 4 semaines après

transplantation. Ces résultats confortent les résultats antérieurs de Voets et al. (2005, 2009) qui avait déjà souligné sur un dispositif *in vitro* l'accélération de la colonisation par les CMA par du mycélium actif développé sur des plantes vivantes. Dans nos conditions expérimentales i) les graines de tomate semées dans le réseau mycélien actif développé par *Allium fistulosum* sont mycorhizées plus rapidement que lorsqu'elles sont associées à des racines mycorhizées par des souches locales ou de collections ii) mycorhizer à partir de souches indigènes est plus efficace qu'à partir d'un amendement vendu dans le commerce à base de racines mycorhizées par des CMA exogènes. Nos résultats soulignent la nécessité de tenir compte des souches de champignons mycorhiziens indigènes (Ndoye et al. 2013), voire de les exploiter (Douds et al. 2005, 2006, 2012 ; Pellegrino et al. 2011).

L'effet donneur peut s'expliquer par une augmentation rapide de la colonisation liée au nombre élevé d'hyphes et à leur capacité à se propager bien au delà des racines de leur hôte afin de coloniser de nouvelles racines. Dans le cadre de l'inoculation par des propagules (spores, fragments hyphes ou de racines mycorhizées) le temps nécessaire à la germination et à l'interaction avec les racines avant colonisation est plus élevé (Voets et al. 2009). Ceci conforte le résultat trouvé dans le cas de notre traitement bac-donneur. Les taux élevés de colonisation par les hyphes et les arbuscules d'*A. fistulosum* au moment du semis des tomates dans le bac donneur (respectivement 54 et 19%) garantissent la présence d'un réseau mycélien fortement développé même si ce réseau n'est pas accessible à la mesure. Cette colonisation rapide par les champignons mycorhiziens dès la germination, présente des avantages considérables puisque les nombreux services qu'ils fournissent à la plante (en particulier une meilleure nutrition, et une bioprotection contre les agents pathogènes) seront garantis dès le semis de la plante, et plus particulièrement au moment de la transplantation où les plantes sont particulièrement vulnérables.

Les souches indigènes se multiplient potentiellement moins rapidement que certaines souches de collection sélectionnées pour leur capacité reproductive mais elles sont mieux adaptées aux propriétés du sol d'où elles proviennent, ce qui présente un avantage certain pour leur pérennité (Plenchette et al. 2005). Verbruggen et al. (2012) ont identifié 3 facteurs principaux déterminant le succès de l'inoculation de CMA dans les sols. Il s'agit tout d'abord de la compatibilité des espèces introduites par rapport aux conditions agricoles locales, ensuite de la disponibilité ou non de niches d'habitat pour les CMA exogènes et finalement de questions de compétitivité vis-à-vis des communautés microbiennes déjà installées sur place ayant souvent une place prioritaire dans l'écosystème considéré. Ces facteurs de succès sont de fait

assurés par la stratégie de mycorhization de mobilisation de souches indigènes évaluée dans le cadre de ce travail.

Des échantillons de sol et de racines du bac donneur, du traitement avec le produit commercial et celui avec les racines mycorhizées locales ont été prélevés pour déterminer les souches de CMA présentes. Il existe des techniques moléculaires et morphologiques mais elles sont encore difficiles à mettre en œuvre et demandent une grande expertise (Dalpé et al. 2005). Les échantillons ont donc été envoyés à l'Université Catholique de Louvain pour être analysés au sein de l'unité de mycologie. Les résultats n'ont pas encore pu être obtenus mais il sera en particulier intéressant de voir si les souches du traitement avec les racines d'*A. fistulosum* achetés chez un agriculteur local, sont les mêmes que celles présentes dans le sol du bac donneur.

Le bac donneur présente l'avantage de permettre une mycorhization rapide et élevée des tomates mais il possède des limites quant à sa mise en œuvre. Un dispositif optimisé permettant de faciliter la transplantation a été mis en œuvre l'année suivante. L'efficacité de l'effet donneur a été confirmé (rapport de stage Pigeon 2014). Ce type de dispositif est plus facilement envisageable dans des petites exploitations où la main d'œuvre est plus abondante, telles que celles rencontrées dans le cadre de la petite agriculture familiale dans de nombreux pays du sud (Douds et al. 2005).

Le risque de multiplication de bioagresseurs dans le bac est à prendre en compte impérativement dans le choix des plantes donneuses. Ce risque est la limite principale de toutes méthodes de multiplication de CMA *in vivo* (Schwartz et al. 2006, Ijdo et al. 2011). Dans notre cas d'étude, l'utilisation de plantes mycorhizotrophes aux propriétés assainissantes vis-à-vis du principal agent pathogène dans le contexte martiniquais, *A. fistulosum*, limite ce risque.

La stimulation des CMA indigènes via l'introduction en association de plantes mycorhizotrophes telles qu'*A. fistulosum* mise en avant dans cet essai, diffère totalement des stratégies de mycorhization proposées aux agriculteurs actuellement. Si elle était rendue opérationnelle, elle permettrait aux pépiniéristes ou aux agriculteurs de mycorhizer précocement leurs plants. Cette stratégie offrirait de nombreux avantages économiques et écologiques, i) en contribuant à une indépendance vis à vis d'intrants produits industriellement. ii) en évitant les problèmes de compétition entre espèces indigènes et exogènes ; le choix de la plante mycorhizotrophe pourrait par ailleurs s'appuyer sur d'autres propriétés bénéfiques (propriété assainissante par exemple). La mycorhization dès la germination pourrait garantir une meilleure bioprotection vis-à-vis d'agents pathogènes.

Cette stratégie demande à être optimisée, tout en prenant en compte le risque de multiplication des bioagresseurs. La mise en œuvre et l'optimisation de cette stratégie innovante doit mobiliser des dynamiques d'apprentissage de la part des agriculteurs qui devront changer certaines de leurs pratiques à l'échelle de l'exploitation agricole. Ce changement est associé à une prise de risque d'autant plus difficile à accepter qu'aucun résultat ne peut être garanti. En effet, la mycorhization contribue à améliorer les performances d'un système de culture dans son ensemble mais il n'est pas possible d'évaluer son efficacité indépendamment de celle des autres processus écologiques associés. L'appropriation de la mycorhization représente ainsi un enjeu majeur d'apprentissage collectif. Pour analyser les freins au développement de cette stratégie et co-construire des trajectoires d'innovation avec les acteurs locaux, un partenariat entre l'unité ASTRO (AgroSystèmes Tropicaux) de l'INRA, l'Université des Antilles (Valérie Angeon) et de la Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles de la Martinique (FREDON), qui anime un réseau d'agriculteurs agro-biologiques a été établi (chapitre III.2). Au préalable une analyse des déterminants socio-techniques qui portent les innovations liées à la valorisation de la mycorhization est nécessaire.

4.2 *Éléments socio-techniques*

Actuellement, la commercialisation et l'utilisation des mycorhizes s'effectuent dans un contexte d'incertitude. En effet, peu d'informations sont présentées aux agriculteurs quant à la qualité sanitaire, la viabilité, l'infectiosité et l'efficacité des produits commercialisés. Des méthodes de traçabilité des CMA inoculés, comme le barcoding moléculaire (Ijdo et al. 2011) sont encore en développement. Par conséquent, on ignore les taux de survie des CMA inoculés, tout autant que leur potentiel invasif (Schwartz et al. 2006). Dans ce contexte d'incertitude sur les risques associés à l'usage d'inocula exogènes, il est intéressant d'étudier la façon dont les acteurs de la filière se positionnent sur chacun des types de stratégies : inoculation versus mobilisation de réseaux indigènes présentées préalablement sous un angle bio-technique.

L'analyse des interactions entre les différents acteurs utilisateurs de mycorhizes (agriculteurs, industriels, chercheurs, distributeurs, prescripteurs, pouvoirs publics) a permis de décrire le régime socio-technique (Gells et Schot 2007) au sein duquel se tissent ces relations. Une carte représentant les flux (flux d'information, de matière (ie souches) et flux financiers) entre acteurs (Chave et al. 2012), a été renseignée à partir d'entretiens reprenant ainsi un des

éléments de la méthodologie de Vanloqueren et Baret (2009) pour étudier les déterminants des systèmes socio-techniques (cf. Annexe 1). La stratégie d'inoculation de souches de collection constitue le régime dominant alors que la valorisation de souches indigènes est une innovation de rupture (Angeon et Chave 2014). En effet, bien qu'il y ait consensus de la part des chercheurs sur le bien-fondé de l'usage des CMA indigènes comme stratégie innovante alternative à l'inoculation (Douds et al. 2005, Pellegrino et al. 2011), l'inoculation de propagules demeure la seule technique proposée aux agriculteurs à ce jour. Les différentes espèces et souches de CMA sont échantillonnées, conservées et étudiées sur plantes, racines transformées ou par cryoconservation au sein de collections internationales hébergées par des laboratoires de recherche. Les souches qui ont les meilleures capacités reproductives font l'objet de partenariat avec des entreprises privées pour leur production et leur commercialisation (Gianinazzi et Votsaka 2004). La filière de production d'inocula comprend ainsi un faible nombre de producteurs (les principaux offreurs sont situés au Canada, en Europe et en Inde) qui concentrent les intérêts marchands et imposent cette stratégie de diffusion. L'inoculation est prônée sous-couvert d'une argumentation pro-environnementale, alors que les risques écologiques liés à l'introduction de ces inocula importés ne sont pas évalués. Ainsi la stratégie d'inoculation de mycorhizes provenant de souches de collection consiste à remplacer des intrants chimiques (fertilisants et produits phytosanitaires) par des intrants biologiques sans changement important des pratiques ni remise en question du système de culture. Les intrants sont dans les deux cas produits par des acteurs industriels et ils sont conçus de façon à ce que les itinéraires techniques soient standardisés quelque soit les cultures et les types de sol. Les projets de recherche, de promotion et d'application des solutions que cette filière propose, restent dans la même logique que celles utilisées précédemment. Cette stratégie d'innovation n'entraîne pas de rupture avec la trajectoire technologique dominante. Elle correspond à une « écologisation faible » de l'agriculture définie comme la mise en œuvre de bonnes pratiques visant à améliorer l'efficacité des intrants ou à en réduire les impacts environnementaux (Duru et al. 2014). La mobilisation de réseaux de mycorhizes indigènes invite, quant à elle, à une reconfiguration des systèmes de culture et à un changement de paradigme. La nature même des innovations qu'elle pourra produire est indéterminée. Elle pourra consister en un dispositif permettant à l'agriculteur de multiplier *on farm* les mycorhizes, ou bien en un ensemble de pratiques à mettre en œuvre pour préserver et développer les réseaux de mycorhizes dans le sol. La mise en œuvre de ce type d'innovation basée sur la valorisation de services intrants rendus par la biodiversité, végétale et microbienne dans notre cas d'étude, s'inscrit dans une « écologisation profonde de

l'agriculture » (Duru et al. 2014). La gouvernance de ce type de trajectoire d'innovation au sein des systèmes d'innovation agricole est cruciale pour le développement de l'agroécologie afin de lever verrouillages cognitifs et socio-techniques (cf. chapitres III.1 et III.2 de cette thèse).

Vers une complémentarité entre processus bioprotecteurs

Les travaux présentés dans le chapitre précédent ont montré qu'*A. fistulosum* pouvait contribuer à mobiliser des champignons mycorhiziens naturellement présents dans les sols pour une mycorhization précoce de la tomate. Dans le chapitre suivant, l'effet de la mycorhization sur l'incidence du flétrissement bactérien a été étudié en conditions contrôlées, dans une perspective de complémentarité avec d'autres processus bioprotecteurs. Les méthodologies développées par le laboratoire de mycologie de l'Université Catholique de Louvain (UCL) ont été mises en œuvre en Martinique grâce à une formation que j'ai pu suivre au CESAMM² dirigé par Stéphane Declerck, à l'université Catholique de Louvain (UCL) (International Training on *in vitro* culture of Arbuscular Mycorrhizal Fungi) et au co-encadrement et à l'accueil pour 3 mois chacun de 3 stagiaires de master 2 de l'UCL : Sébastien Pierre, Patrice Crozilhac et Florine Wildschutz. Une partie de nos résultats est présentée dans le chapitre suivant. Pour des raisons méthodologiques (faible croissance *in vitro*) *A. fistulosum* n'a pas été retenue comme plante donneuse. *C. spectabilis*, autre plante potentiellement mycorhizotrophe et assainissante a été évaluée.

² CESAMM : Center of Study on Arbuscular Mycorrhiza Monoxenics

II.2 L'association de plantes mycorhizotrophes et assainissantes augmente la mycorhization et diminue l'incidence du flétrissement bactérien de la tomate

Chave M, Crozilhac P, Wildschutz F, Deberdt P, Plouznikoff K, Ozier-Lafontaine H, Declerck S (2015) *Crotalaria spectabilis* and *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 reduce tomato bacterial wilt incidence under in vitro culture conditions. *En cours de rédaction*

D'après les travaux de stage de Master 2 de Patrice Crozilhac (2013) et Florine Wildschutz (2014), Université Catholique de Louvain.

Key words: bacterial wilt, arbuscular mycorrhizal fungi, agroecological engineering, biocontrol, rhizosphere

Abstract

Mobilizing soil beneficial biotic interactions offer largely unexplored potential to biocontrol soil pests, which cause more than 10% of worldwide crop losses. *Ralstonia solanacearum*, the bacterial wilt agent, is one of the world's most important phytopathogenic bacteria due to its lethality, persistence in soil, wide host range and broad geographic distribution. Actual management strategies show major limits especially in Martinique, French West Indies, where an emerging population extremely aggressive is out of control. One promising approach is intercropping crops with strong ability to both secrete chemicals and recruit beneficial microorganisms in mixed cropping systems. Here, we report, for the first time on tomato grown under in vitro culture conditions, on the interaction between *Crotalaria spectabilis*, an AMF (*Rhizophagus irregularis* MUCL 41833) and bacterial wilt, caused by the highly virulent *R. solanacearum* strain CFBP6783 belonging to the emerging population phylotype IIB/4NPB. Three modalities of interaction were assessed on tomato bacterial wilt incidence: i) association of *C. spectabilis* with tomato in close proximity, ii) *C. spectabilis* as a potential donor plant to premycorrhize tomato plantlets, iii) *R. irregularis* MUCL 41833 bioprotective effect. We showed that in closed association (nested roots) with *C. spectabilis*, tomato plantlets could outcompete *R. solanacearum*, the percentage of disease incidence was reduced of 88%. Moreover *C. spectabilis*, used for the first time as an AMF-donor plant, developed a dense mycorrhizal networks and allowed mycorrhization of tomato seedlings at their early

stage of development. In the pre-mycorrhized tomato plants, the percentage of disease incidence was reduced of 20%. These results underline the interest of the novel in vitro cultivation system as a promising tool to investigate and optimize the biocontrol conferred by complex interactions between *C. spectabilis* and AMF to a major root pathogen of tomato. Intercropping allelopathic mycorrhizal plants in cropping systems may mobilize and maintain complementary bioprotective processes. Harnessing biotic interactions via soil biodiversity management is an innovative way to achieve pests control and crop yield in a sustainable manner.

1 Introduction

1.1 *Agroecological engineering to biocontrol soil pests*

While worldwide crop losses of 10% are due to soil pests (Raaijmakers et al. 2009), current plant protection strategies have their limitations at present. Breeding has to face the continuous emergence of new pathogenic races and pesticides do not always result in the desired effect, in addition to harming the environment in some cases. One promising approach is to encourage agroecological engineering approaches based on ecological interactions to reduce soil pest damages. Although mobilizing soil beneficial biotic interactions offers largely unexplored potential, limited success of this approach in field applications raises questions as to how this might be best accomplished. The soil is a complex environment and soil microbial biodiversity can only be managed indirectly (Brussaard et al. 2007). Agroecological engineering approaches promote multifunctional agricultural practices harnessing different bioprotection processes such as antagonism, biocidal interactions or plant defense induction (Chave et al. 2014). As plants develop self-protection by inhibiting soil pests or by favoring protective microorganisms, introducing plant biodiversity in cropping systems is a way to manage belowground interactions and design disease-suppressive agroecosystems. Intercropping crops with both disease-suppressive effect and beneficial microorganisms recruitment ability is a key issue.

1.2 *Ralstonia solanacearum*

Bacterial wilt is one of the most important plant disease caused by phytopathogenic bacteria (Kelman, 1998) because of its extensive host range, its worldwide distribution and its destructive economic impact. It is also a model for studying how bacteria cause plant diseases, especially molecular mechanisms of infection and ability to colonize and reorient the physiology of its hosts, for almost 60 years (Denny, 2006). Caused by a soil-born bacterial plant pathogen *Ralstonia solanacearum* (Smith et al. 1995), bacterial wilt is widely distributed in tropical, subtropical and some warm temperate regions of the world (Hayward 1991). Race 3 biovar 2 is cold tolerant and classified as a quarantine pathogen in Europe. Moreover, this biovar has been listed as a Select Agent in the Agriculture Bioterrorism Act of 2002 in the USA. *R. solanacearum* affects over two hundred species among which many economically important hosts including tobacco, tomato, eggplant, pepper, potato and peanut (Buddenhagen and Kelman 1964). Infection takes place in three phases. The first phase

consists in the recognition of the exsudates of her hosts by the membrane receptors of the bacteria (Yao et Allen 2006). Then the bacteria penetrates in the intercellular spaces of the cortex root and invade xylem vessels. The third phase consists in the multiplication and propagation of the pathogen within the plant in the xylem vessels. With the cell concentration increasing, virulence genes are expressed and the cells become nonmotile and secrete exopolysaccharides and pectin-degrading enzymes, leading to the death of the plant (Saile et al. 1997). *R. solanacearum* is extremely genetically and phenotypically diverse which increases the difficulties for its sustainable control (Lebeau et al. 2010). Moreover Grey and Steck (2001) showed that this bacterium may enter in a viable but nonculturable state and therefore be involved in long-term survival even in the absence of host plants, which could explain the persistent nature of its infections.

Actual *R. solanacearum* management strategies show major limits. The use of chemicals in controlling the wilt is hardly successful (Chen et al. 2013). Moreover, although the use of resistant cultivars is a viable option, the occurrence and development of new pathogenic races is a continuous problem. In Martinique (French West Indies), bacterial wilt is affecting solanaceous crops (and more specifically tomato plants) since the 1960s. In 1999, new strains appeared whose hosts included members of the families Cucurbitaceae and Anthurium. A highly virulent *R. solanacearum* strain CFBP6783 belonging to the emerging population phylotype IIB/4NPB was identified (Wicker et al. 2007). No source of resistance has been identified so far in tomato although a worldwide collection of genetic resources used as sources of resistance was assessed (Lebeau et al. 2011).

One promising approach is to encourage agroecological management to biocontrol bacterial wilt by implementing rotation or intercropping of sanitizing plants (Michel et al. 1996, Michel et al. 1997, Yu et al. 1999, Adebayo et al. 2009, Deberdt et al. 2014) or inoculating biological control agents mainly rhizobacteria (Anith et al. 2004, Ding et al. 2013; Hase et al. 2008; Irkiin et al. 2006, Lemessa et al. 2007, Lwin et al. 2006, Nguyen et al., 2010; Tan et al. 2013; Wei et al. 2013; Xue et al. 2013) or arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) (Taiwo et al. 2007; Tahat et al. 2008; Zhu and Yao 2004). Despite the efficiency demonstrated in controlled conditions, the full potential for the utilization of these natural allies in fields has not been achieved. The prerequisite for an effective and reliable application of biological control agents is the continuous confirmation of strain activity but monitoring microbial inoculants in fields is still an issue.

1.3 Plant species Diversity

To overcome the limitations of conventional protection strategies, many agroecological practices such as soil amendments and plant species diversity have been assessed. Mobilizing a single control process is often ineffective. The design of disease-suppressive systems has to be based on the mobilization of combined ecological processes by multi-functional practices. The sustainable mobilization of these processes (i. e. antagonism, biocidal interactions or plant defense induction) is crucial. Boudreau (2013) reviewed 206 studies comparing disease in monocropping and intercropping systems. Intercropping reduced disease by 86% for rots and wilts, 100% for bacteria.

Identification and integration in cropping systems of strongly interacting species that both exude allelopathic compounds and recruit beneficial microorganisms opens new paths to manage soil-borne disease for the following or associated crop (Chave et al. 2014). Contributing to the reintroduction of biodiversity in cultivated plots, it becomes possible to stimulate ecological processes via mixed cropping or rotations, through the activation of many mechanisms that can act directly or indirectly. Hiddink and al. (2010) who reviewed 36 publications on crop protection in mixed cropping systems, highlighted that allelopathy (Inderjit 1999) and antagonism should be better managed to optimize disease-suppressive effects.

1.4 *Crotalaria spectabilis*

Crotalaria species seem to have a number of desirable agricultural characteristics that suggest that they have a potential to be used as cover or service crops (Fischler et al. 1999). The cultivation of some *Crotalaria* species as cover crop for direct seeding or intercrops, or as organic soil amendment, can reduce or even control some soil-borne pests, especially root-knot nematodes (Wang et al. 2002). Patterns varied between crotalarias, possibly involving allelopathic principles called direct control (biocides) or indirect (stimulation of food webs), in various soil, climate and experimental settings with sometimes contradictory results (L'Etang 2012). *Crotalaria* spp. could be used as pre-crops for providing green manure while at the same time decreasing the level of detrimental nematodes and increasing the level of beneficial arbuscular mycorrhizal fungi (Germani and Plenchette 2004). *Crotalaria spectabilis* used as a previous crop before tomato grown in pots contributes to a reduction of 60% of disease incidence (Deberdt et al. 2014). Mycorrhizal dependency of *C. spectabilis* was confirmed by several studies.

1.5 *AM fungi bioprotection*

Among beneficial soil microorganisms, arbuscular mycorrhizal fungi constitutes a key functional group that can greatly contribute to improve plant performances and soil health making them essential for the sustainable management of agricultural ecosystems (Gianinazzi et al. 2010). Of particular interest is the potential of AM fungi to provide bioprotection against many soil-borne pathogens (Veresoglou et Rillig, 2011). This property is the outcome of complex interactions between plant, pathogen and AM fungi and it is plant species and AM fungal isolate specific (Azcón-Aguilar and Barea 1997; Harrier and Watson, 2004). Although tomato is not highly responsive to AM fungi in terms of plant growth (Smith and Read 2008), it clearly benefits from mycorrhization when challenged by root pathogens. AMF bioprotective effect was shown on bacteria: *Pseudomonas syringae* (Garcia-Garrido & Ocampo 1989), *Ralstonia solanacearum* (Zhu & Yao 2004); fungi: *Alternaria solani* (Fritz et al. 2006); *Fusarium oxysporum f. sp. radicles-lycopersici* (Datnoff et al. 1995; Akkopru and Demir 2005; Utkhede 2006; Ren et al. 2010); *Rhizoctonia solani* (Berta et al. 2005), oomycetes: *Phytophthora nicotianae* (Cordier et al. 1996; Lousianne et al, 2010; Trotta et al. 2006) and nematodes *Meloidogyne incognita* (Diedhiou et al. 2003; Vos et al. 2013). Root colonisation by AM fungi can largely reduce root infection and disease severity caused by these pathogens as compared with pathogen-infected non-mycorrhizal plants. Promising results on the use of AM fungi for bioprotection of tomato against *R. solanacearum* have been reported under different trials in controlled conditions (Zhu and Yao 2004). Experimental results obviously indicated that inoculation with *Glomus versiforme* inhibited the *R. solanacearum* population, either in the rhizosphere, on the root surface and even in the xylem.

In the present study we report for the first time on tomato grown under in vitro culture conditions, on the interaction between *C. spectabilis*, an AMF, *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 and bacterial wilt, caused by the highly virulent *R. solanacearum* strain CFBP6783 belonging to the emerging population phylotype IIB/4NPB. *Crotalaria spectabilis* ability to reduce bacterial wilt directly and indirectly by the mobilization of AM fungi was assessed through three modalities of interaction between *C. spectabilis* and tomato: i) association of *C. spectabilis* with tomato (nested roots), ii) *C. spectabilis* as a potential donor plant to premycorrhize tomato plantlets, iii) assessment of *R. irregularis* MUCL 41833 effect.

2 Material and methods

2.1 *Plant material*

Seeds of tomato, *Solanum lycopersicum* var. Heatmaster were supplied by Seminis (USA). The tomato Heatmaster was previously resistant to *R. solanacearum* but it is not any more, since the emergence of the extremely aggressive strain CFBP6783 (Deberdt et al. 2012). The seeds were surface sterilized with sodium hypochlorite (8% active chloride) for 15 min, then rinsed 3 times during 15 min with deionized sterilized water (121° for 21 min). After surface disinfection, the seeds were plated in Petri plates (90 mm diam.) filled with 35 ml of Modified Strullu Romand (MSR) with sucrose medium (Declerck et al. 1998, modified from Strullu and Romand 1986) and incubated in the dark in a growth chamber at 24°C. Seeds germinated within 2-3 days and seedlings were ready to use after 4 days.

Seeds of *Crotalaria spectabilis* were supplied by Wolfseeds (Brazil). The seeds were surface-sterilized, germinated, and incubated as described previously for tomato seeds. Seedlings were ready to insert in petri dishes and to contribute to the mycorrhizal donor plant (MDP) 6 days after germination (cf. second part of this study).

2.2 *Bacterial agent*

The highly virulent *R. solanacearum* strain CFBP6783 belonging to the emerging population phylotype IIB/4NPB is used (Wicker et al. 2007). To prepare the inoculum, a single colony of the isolate is grown on casamino acid peptone glucose medium for 48h at 28°C. Bacteria is suspended in sterile distilled water, and cell density is adjusted to 10⁸ CFU/ml using a spectrophotometer (Deberdt et al. 2012).

2.3 *Arbuscular mycorrhizal fungus*

A strain of *Rhizophagus irregularis* (Schüßler et al. 2001) Schenck and Smtih MUCL 41833, grown in a MDP system (Gallou et al. 2010) with *Medicago truncatula* Gaertn. cv. Jemalong A17 (SARDI, Australia), as donor plant was purchased from CESAMM (BCCM/MUCL, Microbiology unit, Université catholique de Louvain, Belgium). The strain was subsequently sub-cultured following the method described in Gallou et al. (2010).

2.4 *In vitro culture systems*

The autotrophic in vitro cultivation system offers a highly controlled system to investigate the

implication of mechanisms involved in the biocontrol (Declerck et al. 2012). Roots are associated with inoculated microorganisms (AMF or pathogens) in petri dishes without external contamination while the aerial part of the plant develops in the open air (Voets et al. 2005).

Seedlings were inserted in petri dishes filled with 35 ml of Modified Strullu Romand (MSR) with sucrose medium (Declerck et al. 1998 modified from Strullu and Romand 1986) after germination. After the fourth week after the implementation of the plantlets in petri dishes, 40mL of MSR medium without sucrose nor vitamins were added every week.

2.5 Experimental set-up

Three experimentations were implemented:

2.5.1 The effect of *C. spectabilis* close-associated with tomato on bacterial wilt incidence

The biocontrol effect of *C. spectabilis* associated with tomato on bacterial wilt was assessed by growing *C. spectabilis* and tomato together in petri dishes before inoculation of *R. solanacearum*. Tomato plantlets of 14 days old were transferred in petri dishes with or without 45 days old *C. spectabilis* +Cs or without -Cs. Four treatments of twelve plants were assessed: T+Cs+R, T+Cs-R, T-Cs+R, T-Cs-R. +R treatments correspond to systems inoculated with *R. solanacearum*. After 15 days, in +R treatments, 200 μ L of bacterial solution at 10⁴ CFU/ml and in -R treatments, 200 μ l of sterile water were added. The solution was spread uniformly over the entire surface of the dish. The dishes were placed in a culture chamber. Each week 40ml of MSR medium without sucrose nor vitamins were added. The trial was repeated 3 times.

During three weeks after inoculation of *R. solanacearum*, the percentage of wilted plants was observed. A test of presence of the pathogen in the collar was carried out on all plants after 3 weeks. The comparison of this measure and of the percentage of wilted plants allow the calculation of the percentage of colonized symptomless plants. Colonies of bacteria were picked from dishes and spread on SMSA medium and reinoculated on healthy tomato plants.

2.5.2 *C. spectabilis* AMF-donor effect

C. spectabilis was used as donor seedling of *R. irregularis* MUCL 41833 to pre-mycorrhized tomato plantlets in an extraradical mycelium network. The MDP (Mycorrhizal Donor Plant)

system used in the present study for the fast track mycorrhization of tomato plantlets was adapted from the autotrophic in vitro culture system developed by Voets et al. (2005).

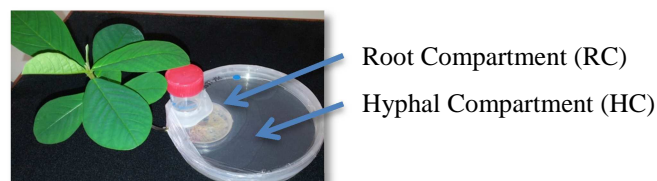


Figure 22. Mycorrhizal Donor Plant system with *C. spectabilis*

The system consists in two petri dishes in order to isolate the root compartment (RC) from the hyphal compartment (HC).

The cover of a 55-mm diameter Petri plate (root compartment (RC)) was introduced in the base of a 145-mm diameter Petri plate (hyphal compartment (HC)) (Figure 22). The RC was filled with 20-ml MSR medium lacking vitamins and sucrose, adjusted to pH 6 before sterilization (121 °C for 15 min), while the HC received 100 ml of the same medium. The RC was lined to the border of the HC and a small opening (± 2 -mm diam.) was made in the base and the lid of the 145-mm Petri plates. One 7-day-old *C. spectabilis* seedling was transferred into the RC as in Voets et al. (2009). The plantlet was subsequently inoculated with an approximate of 200 spores of the AMF (Myc+ treatment). The culture plate was then carefully closed and covered with an opaque plastic bag to keep the AMF and *C. spectabilis* roots in the dark, while the shoot developed underlight condition (Voets et al. 2009). The extraradical mycelium extended into the HC was compared with *Medicago truncatula* mycorrhization development.

Tomato plantlets of 14 days old were transferred in petri dishes with 75 days old *C. spectabilis* +Cs+Myc or alone -Cs-Myc. 8 tomato plantlets were associated per MDP system (Figure 23).

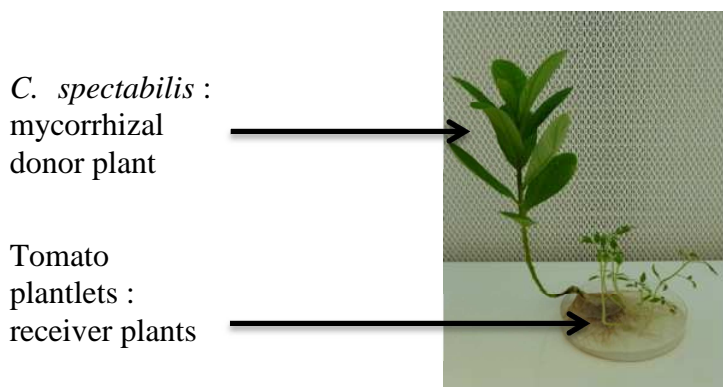


Figure 23. Tomato plantlets in an MDP (Mycorrhizal Donor Plant) system.

C. spectabilis is a mycorrhizal donor plant for eight tomato plantlets

2.5.3 AMF biocontrol effect on tomato bacterial wilt

Biocontrol effect of *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 on tomato bacterial wilt was assessed on pre-mycorrhized tomato plantlets transferred individually in petri dishes after 13 days of contact with the extra-radical mycelium of *C. spectabilis*. Non mycorrhized tomatoes were also transferred individually in petri dishes. 10 days after the transfer half of +Myc and -Myc plants were inoculated with *R. solanacearum*. In +R treatments, 200µL of bacterial solution at 10^4 CFU/ml was added while in -R treatments 200µl of sterile water was added. The solution is spread uniformly over the entire surface of the dish. The dishes were then carefully closed and covered with an opaque plastic bag to keep the AMF and *C. spectabilis* and tomato roots in the dark, while the shoot developed underlight condition in a culture chamber.

Indeed 4 treatments of 12 plants were assessed: +Myc+R, +Myc-R, -Myc+R, -Myc-R. The trial was repeated 3 times.

2.6 Percentage of wilted plants

Disease severity was measured each day after inoculation. Bacterial wilt incidence was calculated as the percentage of wilted plants. For each treatment, the experiments have been repeated three times with 12 replicates (individual pots) in each block. Each plant was checked separately each day for 3 weeks.

The Area Under the Disease Progress Curve (AUDPC) was also calculated:

$$\% \text{wilted} (\text{day}) = \frac{\text{Number of wilted plants} \times 100}{\text{Total number of plants}}$$

$$\text{AUDPC} (\text{day}) = \sum_{i=1}^{n-1} \left(\frac{\% \text{wilted}_i + \% \text{wilted}_{i+1}}{2} \right) * (\text{day}_{i+1} - \text{day}_i)$$

2.7 Intraradical mycorrhizal root colonization

The intraradical root colonization was estimated after 13 days of contact with the mycelium network in the hyphal compartment and at the end of the experimentation. The intraradical root colonization was estimated according to McGonigle et al. (1990), under a dissecting microscope (200X). Roots of each seedling were cleared in 10% KOH at 70°C for 60 min,

rinsed with distilled water, and stained with a blue ink solution (1% HCL, 4% blue ink (Parker) at 70°C for 60 min (Phillips and Hayman, 1970).

2.8 Statistical analyses

Data analysis was performed with the JMP software (SAS institute inc., Cary, USA). Data for percentage of disease, percentage arbuscules, intraradical spores/vesicles, and hyphae and the total percentage of root colonization were arcsin(x/100)-transformed prior to analysis. They were analysed by ANOVA II mixed model with random effect on plants and Student tests. Tukey's honestly significant difference was conducted to identify significant differences ($P \leq 0.05$) between the treatments.

3 Results

3.1 *C. spectabilis* close-associated with tomato effect on bacterial wilt incidence

C. spectabilis when close-associated with tomato showed an important biocontrol effect on tomato bacterial wilt incidence although colonization of tomato plants is high and the bacteria is still infectious. The experiment compared 4 treatments of 12 plants T+Cs+R, T+Cs-R, T-Cs+R, T-Cs-R and was repeated three times. First typical bacterial wilt symptoms were observed 5 days after *R. solanacearum* inoculation on T-Cs+R treatments and 16 days after inoculation on tomato plantlets associated with *C. spectabilis* T+Cs+R. The cause of the wilt was confirmed to be *R. solanacearum* phylotype IIB/4NPB by isolating the bacteria from wilted plants on SMSA culture medium. Two weeks after inoculation, in all treatments many *R. solanacearum* CFU were observed on MSR medium and on roots. In treatments T+Cs, roots of tomato and *C. spectabilis* were nested (Figure 24).

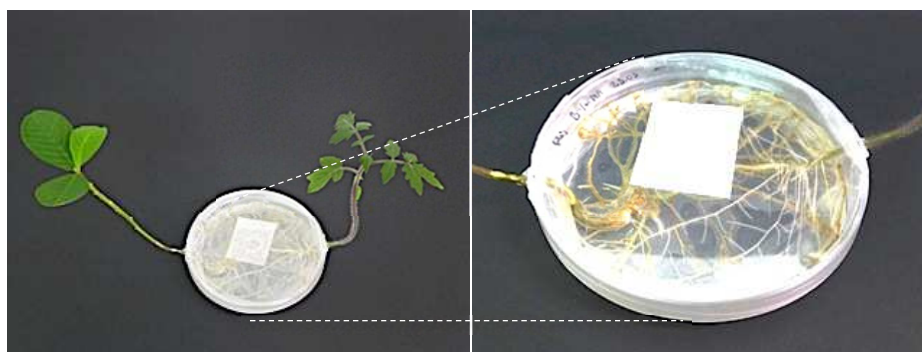


Figure 24 : *C. spectabilis* and tomato nested roots

Two weeks after inoculation no tomato associated with *C. spectabilis* was wilted (Figure 25). Three weeks after inoculation all tomato plants grown alone were wilted confirming the extreme aggressivity of the strain CFBP6783 belonging to the emerging population phylotype IIB/4NPB, especially in our *in vitro* conditions without any bacterial competition or soil buffering effect. However only $11\pm 5\%$ of the tomatoes associated with *C. spectabilis* wilted. No disease symptom was observed on *C. spectabilis*.

In T+Cs+R treatments, after three weeks the percentage of colonization was $83\pm 8\%$ in symptomless tomatoes and $10\pm 7\%$ in *C. spectabilis*.

Picking bacterial colonies on SMSA medium shows a normal development in each treatment. The virulence of strains was also confirmed by inoculating healthy tomatoes. All plants inoculated with strains picked from T+Cs+R treatments wilted.



Figure 25. Tomato associated with *C. spectabilis* 14 days after inoculation with *R. solanacearum*
No wilt symptom symptoms was observed.

3.2 *C. spectabilis* AMF-donor effect

The MDP *in vitro* culture system developed by Voets et al. (2009) for the fast and homogenous colonization of photosynthetically active *M. truncatula* seedlings was successfully adapted to *C. spectabilis* in this study. The association in MDP system of *C. spectabilis* as a donor plant allows the development of a dense mycelium network in the extraradical hyphal compartment, characterized by the production of thousands of spores and a large root colonization in 13 weeks. The spores produced are viable and can be used for the

colonization of new seedlings and the establishment of new systems. Spores started to germinate within 7 days after inoculation, and the first contact points between hyphal tips and roots were established shortly thereafter. From this moment, the AM extraradical mycelium developed profusely in the RC. The first hyphae that crossed the partition wall were observed at week 4. As for *Medicago truncatula* used by Voets et al. (2009), after 13 weeks, 100% of the surface of the HC was covered by a dense mycelium (Table 4). The plants of *C. spectabilis* showed normal growth with ramified stems and continuous production of new leaves.

Table 4: Comparison of *M. truncatula* and *C. spectabilis* AMF-donor ability.

Donor plant	Germination of spores after association	CR colonization after 5 weeks	CH colonization after 5 weeks	Full colonization of the CH
<i>M. truncatula</i>	9 days	70% (+/- 18%)	20% (+/- 12%)	13 weeks
<i>C. spectabilis</i>	7 days	60% (+/-16%)	20% (+/- 11%)	13 weeks

C. spectabilis was used as donor seedling of *R. irregularis* MUCL 41833 to pre-mycorrhized tomatoes in an extraradical mycelium network. After insertion of 8-day-old plantlets of tomato in the extraradical mycorrhizal network, plantlets continued to grow with the development of new roots and leaves. Five days after contact of the root system with the AM fungal extraradical network, no AM root colonization was detected in the root system of the plantlet of tomato. After 7 days, few hyphae were visible with some arbuscules, demonstrated that mycorrhization was not fully expanded but developing. The intensity of mycorrhization was significantly higher after 13 days of contact with the extraradical mycelium network (20% \pm 3%). The control plants remained uncolonized throughout all the experimentation.

3.3 Biocontrol effect of *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 on tomato bacterial wilt

3.3.1 Mycorrhization

Premycorrhized tomato plants in a *C. spectabilis* MDP system were transferred in petri-dishes before inoculation. At the end of the experiment (21 days after inoculation of *R. solanacearum*), the plants were harvested and root colonization evaluated. Among the 24

mycorrhized tomato plantlets (treatments +Myc-R and +Myc+R), the percentage of hyphae, arbuscules, and vesicles was respectively 35 ± 4 , 7 ± 3 , and 2 ± 0.5 %.

3.3.2 Time course Disease severity of pre-mycorrhizal tomato seedlings

First typical bacterial wilt symptoms were observed 4 days after the tomato plants were inoculated on -Myc+R treatments. Figure 26 shows the means over the three replicates of the percentage of wilted plants

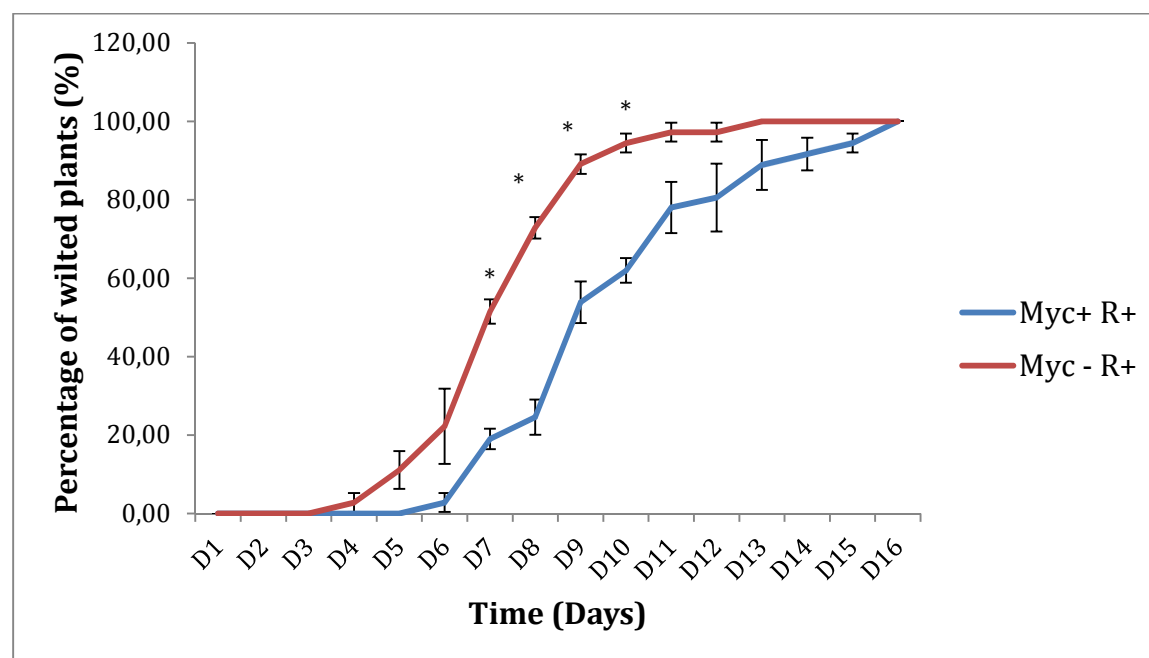


Figure 26 : Incidence of bacterial wilt tomato ‘Heatmaster’ premycorrhized or not.

Values in the figure represent means of 3 replicates. No wilt symptoms was observed on non inoculated treatments : Myc-R- and Myc+R-. Errors bars indicate standard errors of the means.

Based on the percentage of wilted plants, the Area Under the Disease Progress Curves (AUDPC) for three replicates (means over replicates) were calculated numerically using the trapezoidal rule and are plotted for successive assessment dates. Our results demonstrated that in vitro pre-mycorrhization of tomato plantlet resulted in a partial protection of the tomato plant against the aggressive strain of *R. solanacearum* CFBP6783. We observed that the first typical bacterial wilt appeared more later in the pre-mycorrhizal versus non-mycorrhizal plants ($2 \pm 0,36$ days), plants earlier complete wilting in non-mycorrhizal plants. The cause of the wilt was confirmed to be *R. solanacearum* phylotype IIB/4NPB by isolating the bacterium from wilted plants on a culture medium. The colonization of the root of the tomato by the AMF *R. irregularis* MUCL 41833, resulted in significant reduction of AUDPC and severity of wilt: AUDPC was lower of 21 % in the mycorrhized plants (AUDPC= 9 ± 0.21) than in the control (AUDPC= 11.32 ± 0.21) (Analysis of the least-suaare means of three repetitions of the

trial comparing Myc+R+ and Myc-R+, average were compared with a student test ($\alpha \pm 0.05$) (p value <0,0001) (cf. Annexe 5)).

4 Discussion

In the present study, we show the biocontrol effects of *C. spectabilis* and an AMF (*R. irregularis* MUCL 41833) on tomato bacterial wilt caused by a the extremely aggressive strain of *R. solanacearum* CFBP6783 using, for the first time, an autotrophic in vitro cultivation system. The application of the autotrophic in vitro cultivation system offers a highly controlled system to investigate the implication of complementary mechanisms involved in the biocontrol conferred by intercropped plants and AMF to a major root pathogen of tomato. The reported data clearly demonstrates the potential of *C. spectabilis* used both for its direct wilt inhibition effect, and as a mycorrhizal donor plant to mycorrhize tomato plants and outcompete *R. solanacearum*.

Three weeks after *R. solanacearum* inoculation, when close-associated with *C. spectabilis*, 89±5% of tomato plants are symptomless although a high percentage (83±8%) of these plants are colonized by *R. solanacearum* and all control single tomato plants wilted. The bioprotective effect may involve different mechanisms mobilized by active chemical compounds, such as secondary metabolites, used for communication and defense induction, released by *C. spectabilis* and detected by tomato. These chemicals could inhibit the third phase of infection and hinder the progress and multiplication of the bacteria in planta, hamper the production of exopolysaccharides necessary for the expression of pathogenesis or induce the natural defenses of tomato. The reduced tomato bacterial wilt incidence by elicitor (salicylic acid and chitosan) was previously observed by Mandal et al. (2013) and may be a result of cell wall strengthening through deposition of lignin and induction of defense enzymes. On the other hand, decreased concentrations of the bacteria in the tissues of tomato plants become resistant to *R. solanacearum* was observed, particularly following treatment with silicone and chitosan (Kiirika et al. 2013).

The successful adaptation of the MDP in vitro culture system developed by Voets et al. (2009) allowed the fast colonization of photosynthetically active tomato seedlings. The association in MDP system of *C. spectabilis* as a donor plant allowed the development of a dense mycorrhizal network in the extraradical hyphal compartment. This further supports that the extraradical mycelium composed of hundreds of actively growing hyphae extending from

a mycorrhizal donor plants (i.e., *C. spectabilis*) is the most adequate source of inoculum for the early colonization of tomato. These results confirm those obtained by Koffi et al. (2013). Moreover pre-mycorrhization of tomato plantlets (colonization of $21\% \pm 4\%$) with *R. irregularis* MUCL 41833 decreased the incidence of bacterial wilt of $21\% (\pm 0.5\%)$ (AUDPC after 18 days). The potential processes may involve competition in the root zone but also induction of systemic resistance in host plants resulting in reduction of disease development. In the recent decade, particular attention has been devoted to the activation of plant defense mechanisms in mycorrhizal plants. Systemic resistance against bacterial wilt has been previously reported in tomato (Zhu and Yao 2004). The induction of defense genes of the plant, following the "priming" induced by the AMF, is a defense mechanisms which can also be triggered as proposed by Cordier et al. (1998) and Pozo et al. (2010) who emphasize the key role of the induction of defense genes in the plant through AMF. Thus, jasmonic acid, salicylic acid and the PR protein, are involved in many plant-pathogen interactions (Van Wees, 2008). They are synthesized during the colonization of plant roots by the CMA. These metabolic and morphological changes are therefore able to play a key role in biological control of bacterial wilt by *G. mosseae*. Defense genes elicited during AMF root colonization may, thus, be of particular importance in the protection of plants against bacteria.

To be effective in decreasing soilborne diseases incidence, allelopathic substances, such as secondary metabolites, must be present at sufficiently high concentrations when reaching the roots of the receiver plant. In our experimental conditions roots of *C. spectabilis* and tomato are in very close proximity. However the soil environment is an important barrier for allelopathic interactions. Once chemical reach the soil, available concentrations quickly decline due to biotic and abiotic degradation, sorption on organic matter, and the formation of complexes with metals. Barto et al. (2012) propose that rapid infochemical movement through the soil matrix via Common Mycorrhizal Networks (CMN) may protect them by limiting their exposure to the soil environment. CMNs are formed by mycorrhizal fungi and exist as large, interconnected networks of fungal hyphae (Selosse et al. 2006). Barto et al. (2012) argue that the infochemical transport via CMNs allows for systemic defense signaling across plant populations and directed allelochemical delivery to target plants. Song et al. (2010) also indicated that CMNs may function as a plant-to-plant underground communication network where disease resistance and induced defence signals could be transferred. They showed after CMNs establishment with the AMF *Glomus mossae* between tomato plants, that uninfected receiver plants activated defense-related genes when the donor plants were in contact with the pathogen *Alternaria solani*.

Our results show the ability of *C. spectabilis* to create CMNs with tomato. Beyond their own bioprotective effects *C. spectabilis* and AMF may contribute to maintain the effect of each other: AMF by constituting common mycorrhizal networks (CMN) to transport chemicals produced by *C. spectabilis* and *C. spectabilis* by producing dense mycorrhizal networks favoring sustainable mycorrhization of neighboring plants.

Hage-Ahmed et al. (2013) tested arbuscular mycorrhizal fungi against *Fusarium oxysporum* F. sp. *Lycopersici* with tomato intercropped with leek, cucumber, basil, fennel or tomato itself. The bioprotective effects resulting in the decrease of *F. oxysporum* wilt disease severity depended on the intercropping partner more than on the degree of mycorrhizal colonization. The role of the intercropping partner is confirmed in our study. Intercropping mycorrhizal plants secreting allelopathic compounds is a key issue. Our results show not only *C. spectabilis* and *R. irregularis* have bioprotective effects but also they could sustain each other for an effective and reliable application.

The association of *C. spectabilis* and tomato with *R. irregularis* was performed (Figure 27) and inoculated or not with *R. solanacearum* but first results were not statistically exploitable.

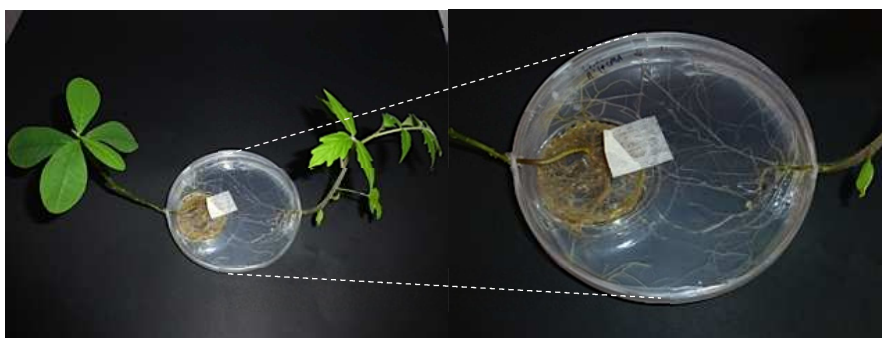


Figure 27 : *C. spectabilis* and tomato associated with *R. irregularis* in a MDP system.

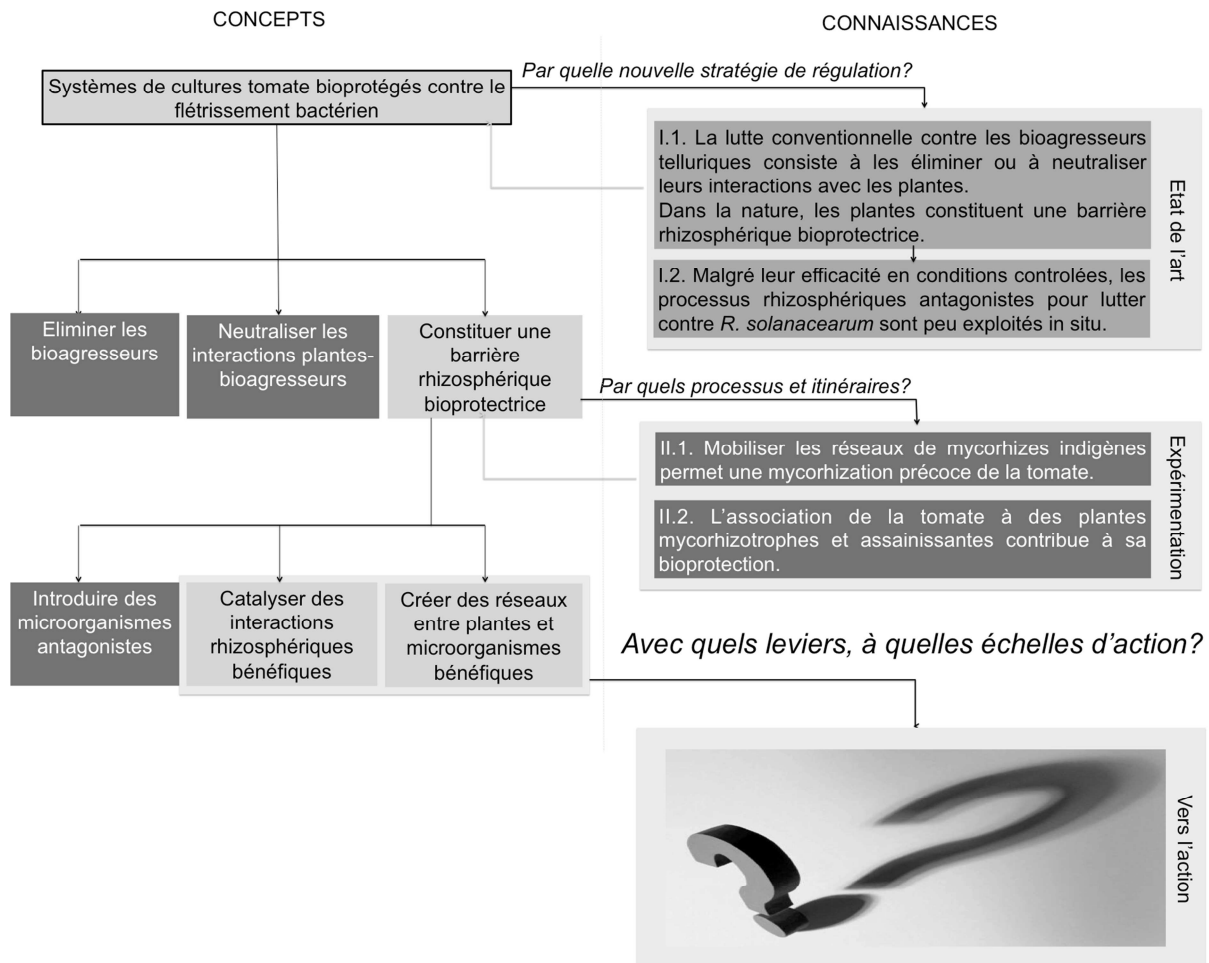


Figure 28. Représentation par le formalisme de la théorie de conception innovante C-K de la deuxième étape de la conception.

Différentes connaissances de l'espace K ont été mobilisées à partir de résultats expérimentaux. Le concept initial « constituer une barrière rhizosphérique bioprotectrice » est partitionné en trois sous-concepts. Un sous-concept restrictif qui relève naturellement du concept de la protection rhizosphérique contre les bioagresseurs telluriques : introduire des microorganismes et 2 sous-concepts originaux « catalyser les interactions rhizosphériques bénéfiques » et « créer des réseaux entre plantes et microorganismes bénéfiques » qui constituent une partition expansive.

III. Développer des leviers à différentes échelles d'action pour concevoir des systèmes de cultures bioprotégés.

Alors que différents processus de biorégulation rhizosphérique ont été explorés dans la littérature (introduction d'agents de biocontrôle en particulier cf. chapitre I.1.), les résultats expérimentaux précédents montrent que la mobilisation de réseaux mycorhiziens indigènes permet une mycorhization rapide de la tomate et « écologiquement compatible » (nouvelles connaissances de K). La mycorhization présente un potentiel multi-pathogènes et multi-services écosystémiques, permet des synergies entre processus, et peut être mobilisée par des pratiques complémentaires. L'association de plantes mycorhizotrophes et assainissantes telles que *C. spectabilis* a conduit à une diminution de l'incidence du flétrissement bactérien de la tomate en conditions contrôlées. L'expansion des connaissances permet de spécifier le concept « Constituer une barrière rhizosphérique bioprotectrice », qui est alors partitionné en sous-concepts. « Introduire des microorganismes antagonistes » est une proposition relevant naturellement du concept initial, elle est dite restrictive (Le Masson et al. 2006, p.283), alors que les propositions « catalyser des interactions rhizosphériques bénéfiques pour les cultures » ou de « créer des réseaux entre plantes et microorganismes bénéfiques » sont des propositions originales, dites expansives. Ces propositions peuvent être actionnées à différentes échelles (parcelle, exploitation ou par exemple plus globalement en intégrant les traits fonctionnels liés au « second génome » dans les programmes de sélection variétale, cf chapitre I.1). L'espace des concepts à nouveau élargi invite à la mobilisation de nouvelles connaissances de K pour la construction d'actions.

Pour construire ces actions et les intégrer à des démarches globales pour la santé des cultures, développer une approche systémique des interactions écologiques est nécessaire. En effet, la conception de systèmes de cultures mobilisant des processus bioprotecteurs à efficacité partielle nécessite une analyse préalable des interactions écologiques pour permettre des complémentarités voir des synergies entre processus. Le modèle d'étude invite à proposer un cadre conceptuel générique pour analyser les leviers d'action et leurs échelles. Comment identifier de nouveaux leviers pour concevoir des systèmes de cultures bioprotégés ? A quelles échelles les actionner ?

Le premier volet (chapitre III.1.) propose une grille d'analyse des leviers d'action à différentes échelles pour une approche holistique de stratégies innovantes de gestion de la santé des cultures. Générique dans un premier temps, l'application au cas d'étude présentée

dans cette thèse (interactions plantes-microorganismes du sol) permet de positionner les travaux précédents (chapitres I et II) et d'élargir à nouveau l'espace des concepts. La grille d'analyse proposée permet d'identifier de nouvelles voies à explorer pour contribuer à la santé des cultures par la mobilisation des interactions écologiques. L'application à notre cas d'étude montre que, contrairement aux systèmes conventionnels qui s'appuient sur les filières de production de semences ou de produits phytopharmaceutiques, dans des systèmes agroécologiques, l'innovation peut émerger à toutes les échelles d'action. Les trajectoires d'innovation ne prennent plus uniquement la forme de transferts technologiques « descendants » mais d'actions multidirectionnelles, caractéristiques des démarches d'ingénierie agroécologique. Chaque acteur des systèmes d'innovation agricole peut contribuer par une fertilisation croisée de ses connaissances et de connaissances scientifiques. Dans cette dynamique, une démarche d'apprentissage collectif est proposée pour co-construire des innovations avec les agriculteurs martiniquais engagés ou sensibilisés à l'agroécologie. Une analyse des freins et des leviers est développée afin de favoriser l'émergence de propositions d'innovations qui valorisent les régulations biologiques et en particulier les réseaux mycorhiziens dans les systèmes de cultures maraîchers.

III.1 Identifier des leviers à différentes échelles pour une ingénierie des régulations naturelles. Proposition d'un cadre conceptuel

Chave M, Angeon V, Ozier-Lafontaine H. (2015) Designing crop health from ecological interactions. A conceptual framework. En cours de rédaction

Key words: agroecology, crop protection, biodiversity, multi-scale approach.

Abstract

One of the greatest challenges of the 21st century is feeding a growing population with scarce resources while preserving the environment. As regards crop health, current management techniques (elite crop varieties, agrochemicals) suffer from major limitations, whereas mobilizing ecological interactions offers largely unexplored potential. Ecological engineering is therefore essential to design cropping systems based on new levers of action. To achieve this goal, a holistic multi-scale approach is required. We propose a generic analysis to grasp the ABCs of ecological interactions. It relies on key levers that can be implemented by actors (farmers, industries, policy makers, researchers, etc.) at any scale to both increase beneficial interactions and reduce damaging ones for crop health. We suggest three pairs of opposed key levers of action: *Add / Cut*, *Boost / Balance*, and *Connect / Avoid*. Crossing these key levers with different scales (ecological communities, field, farming system, landscape and territory) helps identify a set of potential solutions in order to guide actors' choices, depending on their agrosystem, territorial contexts, and other area of action. This approach highlights new prospects for designing multi-process agrosystems to achieve trade-offs and synergies between levers and spatial scales. It further underlines the need to support multi-directional flows of innovations in Agricultural Innovation Systems to enhance relevant initiatives, strategies, and coordination among the actors.

1 Introduction

Agriculture has undergone a major transformation since the second half of the last century. During the post-war reconstruction, total production and yields were increased to ensure food security in countries that suffered from the destruction of their infrastructure. This approach

was economically coherent and emphasized the productive function of agriculture. It relied on the manipulation of the environment by various means: mechanization, synthetic chemical inputs to make use of the full potential of monoculture of elite varieties coming from national or international breeding programs. As expected, this simplification of cropping systems increased productivity and yield, but it also had undesirable side effects. One of the most important side effects was the degradation of the environment. This degradation continues as a result of dramatic pollution episodes, leading to, for example, alteration of natural resources, loss of biodiversity, risk to human health, and vulnerability of those dependent on polluted resources. It thus calls for an agroecological transition.

The institutionalization of sustainable development in the 1990s created a window of opportunity for a growing recognition of the other functions of agriculture, both social and environmental. More recently, "ecologization," the emphasis of agroecological practices, rehabilitates biological regulation and ecological interactions (Jackson et al. 2010, Brussaard et al. 2010, Doré et al. 2011). This paradigmatic movement defends alternative systems and promotes a shift from chemical agriculture toward "smart" agriculture (FAO 2011) based on agroecological principles. Agroecology is the way of managing a highly performing complementary biotic/abiotic combination in agrosystems. The advantage over the paradigm of growing the best elite crop relies on the benefit of all the interactions between key components of the system over both short (synergism) and longer (sustainable) terms.

The consensus in support of agroecological principles gained more and more currency with the exacerbation of global changes (Tomich et al. 2011, Angeon et al. 2014). Numerous studies by the IPCC (2007, 2013) have concluded that the natural capacity of ecological systems (anthropized or not) to adapt to shocks is being exceeded, which reaffirms the importance of human intervention to promote their viability. It is therefore essential that innovative methods are set up to exploit ecological processes. Revealing, mobilizing, and promoting latent resources like biodiversity offer new lines of action. These processes necessitate relevant initiatives, strategies, and coordination among the actors (farmers, industries, policy makers, researchers, etc.) implied in the agricultural innovation system (Daane 2010). These actors are part of social systems and intervene in various ways, at different levels (institutional or organizational), and at appropriate scales of action to consistently manage ecological systems.

Crop protection is mainly dominated by strategies based on development, transfer and adoption of technologies such as elite varieties or pesticides (Schut et al. 2014). These

strategies show major limits. As stated by Savary et al. (2012, p. 54) “emerging crop health challenges continually call for new solutions in new contexts”. Novel approaches and methods are needed to encourage pest regulation provided by ecological interactions (Mediène et al. 2011). However ecological systems are complex and, by nature permanently self adjusting themselves: they are composed of communities belonging to different species in interaction (including food web interactions), their processes are not fully understood, they work across multiple scales and multiple levels, and their efficient management depends on their context (environmental, social, territorial, institutional). A holistic approach is required to comprehend the complexity of ecological systems and to define appropriate lines of action for their management. Hence, identifying levers of action and understanding how they might be complementary are critical for the sustainable management of crop health.

Ecological engineering, defined as “the design of sustainable ecosystems that integrate human society with its natural environment for the benefit of both,” has developed rapidly over the last 10 years (Mitsch 2012, p. 5). In this article, we argue that implementing the agroecological transition necessitates trade-offs between levers. On that basis, efficient ecological engineering results from the decision-making processes that enable such trade-offs. Unlike conventional agrosystems, agroecological systems allow higher productivity resulting from the optimization of key ecological interactions based on synergies, efficiency, complementary needs and resilience.

Face to the major limitations or in some cases the impasses of current crop protection strategies based on elite varieties or the use of pesticides, expansion of crop health management options is a key issue. In this perspective we suggest an analysis grid to grasp the key levers of action that reduce damaging ecological interactions and augment the beneficial ones (services) for crop health. The originality of this approach relies on its ability to identify novel levers to be explored and discriminate between the consistent scales at which the key levers can be efficiently activated.

Our reasoning proceeds in two steps. First, we present an analysis grid to identify and explore levers of action to enhance ecological interactions for crop health. Second, we provide an empirical application of the grid. We focus on ecological interactions of plants with their pests or biocontrol agents, using the example of the phytopathogenic bacterium *Ralstonia solanacearum* and the beneficial arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*.

2 Framing ecological engineering for crop health.

Implementing agroecological strategies is crucial for crop health as, in some cases, monoculture of elite varieties where pests are controlled by chemicals, results in impasses. Therefore, when extremely aggressive emergent pests or resistance breakage occur, no more production is possible. Although host resistance remains the most effective control strategy against diseases, resistance is often overcome due to the considerable variation among pathogen strains. Moreover, sometimes no chemical product is available for pest control. For example, the emergence of a new pathogenic variant of *R. solanacearum* was detected in 1999, first in the French West Indies island of Martinique, and recently in French Guiana (Wicker et al. 2009; Deberdt et al. 2014). Although Lebeau et al. (2011) assembled for the first time a worldwide collection of genetic resources, no resistance carried by tomato or pepper accessions was effective for controlling this extremely aggressive new strain.

As current conventional crop protection management strategies suffer from major limitations, then ecological engineering may be a promising alternative approach. The starting point for implementing agroecological management of crop health is to find alternative measures to design crop systems. A holistic approach is required. However as demonstrated by Schut (2014), “despite the increased attention for interactions between the different dimensions of crop protection, comprehensive conceptual and analytical frameworks to guide multi-dimensional analysis are generally absent in the crop protection literature” (Schut et al. 2014, p.105). In this article we attempt to fill this gap by producing an analytical and operational grid to identify solutions to enhance ecological interactions for crop health.

2.1 *Building an analytical grid: the ABCs of ecological interactions.*

The ABCs of ecological interactions grid helps us enrich the foundations and application to agriculture of ecological engineering, with the goal of designing sustainable agrosystems. The ABCs grid tackles the key levers used to manage beneficial or damaging interactions for crop health. The grid combines two symmetrical parts. The first part describes the levers managing the positive effects, while the second part presents the negative effects. As shown in Figure 29, *Add*, *Boost*, and *Connect* are likely to implement beneficial interactions (ecosystem services), while *Avoid*, *Balance*, and *Cut* are likely to limit the detrimental ones (disservices). Within an agrosystem, *Add* means introducing beneficial exogenous biological elements, *Boost* is the implementation of specific conditions to amplify beneficial interactions, and *Connect* designates the associated beneficial endogenous and/or exogenous biological

elements. In contrast, *Avoid* indicates impeding the realization of negative ecological interactions, *Balance* signifies neutralizing the negative effect of the interactions, and *Cut* implies reducing or eliminating damaging element(s). Thus, this double-faceted grid includes three pairs of opposed levers: *Add / Cut*, *Boost / Balance*, and *Connect / Avoid* (Figure 29).

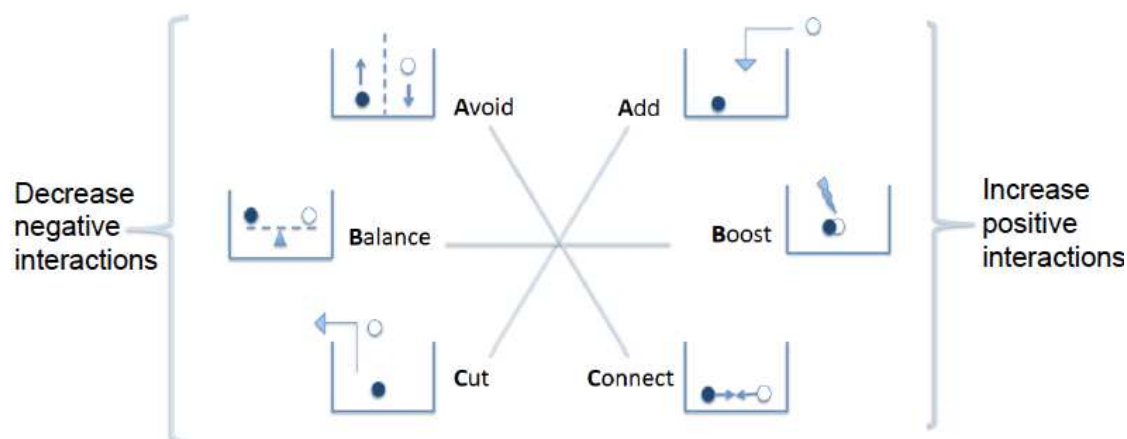


Figure 29 : The ABCs of ecological interactions: three pairs of opposed key levers to engineer beneficial or damaging interactions within an agrosystem.

Add means introducing beneficial exogenous biological elements, Boost is the implementation of specific conditions to catalyze beneficial interactions, and Connect designates the associated beneficial endogenous and/or exogenous biological elements. In contrast, Avoid indicates impeding the realization of negative ecological interactions, Balance signifies neutralizing the negative effect of the interactions, and Cut implies reducing or eliminating damaging element(s).

The ABCs grid provides a standard-based reference approach and a consistent guideline for action to identify and implement agroecological practices for crop health. In that way, it constitutes the ABCs of biological regulation that may be managed to implement an ecological transition of crop health management. The suggested approach is resolutely multi-scale. There are at least five main levels of life in agriculture management. These levels correspond to the following spatial scales (Jackson et al. 2010): plant and its associated organisms, field, farming system, landscape, and territory. Hence, the ecological interactions occur at these different spatial scales. According to Jackson et al. (2010), “Farmers and agricultural practices interact with different components of biodiversity at several spatial scales: from local fields and their surroundings; to the layout of agroecosystems at the farm level; and across the landscape at larger scales influencing the dispersal and movement of organisms and their ecological functions” (Jackson et al. 2010, pp. 81). In addition, the territory is an encompassing and crucial spatial unit of decision and action to enhance ecological interactions for crop health. In the following step, we intersect the six ABC levers with the five spatial scales. Table 5 summarizes this matrix of intersections.

Table 5: The ABCs of ecological interactions: An analysis grid of key levers for crop health.

The key levers intersect different scales.

Scale Lever	Plant and associated organisms	Field	Farming system	Landscape	Territory
Add	Introduce beneficial exogenous biological elements by				
	Inserting micro- or macroorganisms, natural-based products or biocontrol agents, alone or in mixtures	Inserting plants, microorganisms, macroorganisms, that interact within the field scale (i.e., relay plant, inundative release of parasitoids)	Planting alternate host crops or boundaries that interact between plots Introducing trees or animals	Planting hedges, forests, green spaces	Importing species or natural-based products by establishing favorable regulatory policies
Boost	Create specific conditions to amplify beneficial interactions by				
	Optimizing physical and chemical conditions (i.e., pH, microclimatic) Encouraging the dialogue between elements	Implementing favorable practices: agronomic (i.e., no tillage, organic amendments) and climatic (light, temperature and humidity management)	Refining farming systems with the least possible chemical inputs and the optimization of flows of fuel and matter (smart agriculture)	Shaping the components of the system to provide arrangements that increase their performance	Implementing governance to encourage learning (change farmers' practices) and innovative co-design to create systemic changes and cultural shift
Connect	Associate beneficial endogenous and/or exogenous biological elements by				
	Creating networks between microorganisms, macroorganisms, plants	Mixing varieties, plants, microorganisms, macroorganisms, (i.e., intercropping)	Creating flows between different crops, species, or with livestock for organic matter	Creating corridors to facilitate the mobility of living entities between habitats, fields, farming systems	Framing the rules of law that: (i) strengthen ecological interactions, and (ii) develop alternative markets
Avoid	Impede harmful ecological interactions by				
	Protecting plants against pests or toxic elements by the creation of biological or chemical barriers (i.e., pheromone, biological control agents)	Protecting crops against harmful organisms or toxic substances by the creation of biological, chemical, or physical barriers	Developing protected systems (soil-less crops, greenhouses)	Isolating crops, outbreaks, or pollution sources by the creation of (biological or physical) barriers and/or containment areas	Implementing quarantine procedures and/or containment areas
Balance	Neutralize the negative effect of the interaction by				
	Adopting resistant or tolerant varieties or stimulating plant defenses	Controlling the impacts of the interactions (trap plants, mixed cropping systems)	Implementing specific practices reinforcing the robustness of the agrosystem to maintain yields	Controlling the effects of the interactions by means of specific arrangements	Implementing breeding programs that select or create tolerant or resistant varieties (e.g., GMO)

Cut	Reduce or eliminate damaging element(s) by				
	Suppressing pests or pollutants by biological methods (i.e., biodisinfection)	Suppressing pests or pollutants through physical (i.e., solarization) or cultural (i.e., phytoextraction) practices	Eliminating pest host or pollutant with absorbent plants	Destroying dangerous species outbreaks, pest habitats, or pollution sources	Implementing eradication or remediation programs

2.2 Implementing the multi-scale ABCs grid

We discuss how the suggested ABCs of ecological interactions can be used. There are four main types of solutions characterizing the whole matrix:

- One lever at one scale

This configuration represents the most common case. Faced with a problem, an agent will activate a single solution at his current scale of action: one lever at one scale. Taken separately, each matrix cell illustrates this situation.

- Different levers at the same scale

According to their disciplinary practices and areas of specialization, researchers prioritize a single scale. For example, agronomists usually focus on field or farming systems; geneticists on plants and their associated community scale; economists on farming system or territory scales, etc. In the same way, stakeholders consider one or two scales for their decisions. For example, farmers usually focus on field or farming systems; decision-makers on farming systems or territory scales, etc. Each column of the matrix constitutes an illustration of the different levers implemented at a particular scale.

- A single lever at different scales

Under symmetry, we can also consider a specific lever and show how it is implemented at different scales. Each line of the matrix illustrates one lever implemented at different scales. It can be explained by the example of adding biological elements, such as biological control agents, at different scales: (1) at the ecological community level, adding beneficial micro- or macroorganisms directly onto plants; (2) at the field level, implementing inundative release methods; (3) at the farming system level, introducing alternate host crops or implementing *on farm* production of biological control agents; (4) at the landscape level, planting hedges to create habitat for biological control agents; and (5) at the territory level, encouraging importation of exotic antagonists.

- Combining different levers at different scales

This configuration is the most complex but also the most common. Agrosystems, either conventional or not, are composed of living entities in interaction. They are, by nature, multi-scale and multi-level. Ecological entities interact continuously (feedbacks occur between them) and, as they are also located on different spatial scales, feedbacks occur between scales. Moreover, the impact of a single lever can be partial; thus, the levers should be combined to be efficient (an illustration is provided in Section 2.2).

3 Ecological engineering through the ABCs: the example of plant and soil microorganisms

To illustrate the ABCs of ecological interactions, we analyze the example of plants and their interactions with soil microorganisms. The management of these interactions offers largely unexplored potential to enhance crop health and productivity (Brussaard et al. 2007; Ryan et al. 2009; Tomich et al. 2011) and necessitates a systemic multi-dimensional and multi-actor approach (Schut et al. 2014). Plants live in perpetual interaction with large communities of soil organisms that provide numerous ecosystem services (geochemical cycles, bioregulation, etc.), as well as disservices (diseases). For instance, crop losses of 10% are due to soil pests (Oerke 2006). We take examples of key levers to decrease interactions between plants and their enemies (e.g., the bacterium *Ralstonia solanacearum*) or to increase ecological interactions with their friends (e.g., the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*).

3.1 Plant interactions with *Ralstonia solanacearum* and *Rhizophagus irregularis*

R. solanacearum (Yabuuchi et al. 1995) is one of the world's most damaging phytopathogenic bacteria due to its lethality, persistence, wide host range (almost 200 plant species in 33 different plant families), and broad geographic distribution (Denny 2006). It invades plants through their roots and causes diseases whose common name depends on the host that is attacked (bacterial wilt in tomato or tobacco, Moko disease in banana, brown rot in potato, etc.). First, we conducted a literature review to analyse agroecological strategies for controlling soil pests (Chave et al. 2014). The most up-to-date protection practices consist of *balancing* plant-pathogen interactions by growing resistant or tolerant varieties, or *cutting* the

soil inoculum through the use of chemicals. These two strategies mobilize the B and C key levers of the ABC grid and are the top choices of farmers, particularly in conventional systems. Farmers employ various strategies to manage *R. solanacearum* diseases. We identified three main ways to reduce *R. solanacearum* disease incidence in an agrosystem: i) eliminate pathogens in the soil by chemical, physical, or biological practices (i.e., *Cut*); ii) neutralize plant-pathogen interaction effects by growing resistant or tolerant varieties; then the invasion of the plant by pests may occur without damage (i.e., *Balance*); and iii) isolate plants from pests, for example, by developing soilless cultures (i.e., *Avoid*). Although the use of resistant cultivars against diseases caused by *R. solanacearum* is a viable option, the occurrence and development of new pathogenic races is a never-ending problem (Wicker et al. 2007). Moreover, due to the soil-borne nature of this disease, the use of chemicals as disease control is hardly successful. Because the usual levers to deal with *R. solanacearum* are not always effective, the development of an ecological engineering approach that combines multi-scale levers is necessary (an illustration is suggested in Section 3.2).

Enhancing plant mycorrhization is one of the numerous agroecological practices available to biologically control soil pests (Azcón-Aguilar and Barea 1997). *R. irregularis* (Schüßler et al. 2001) is an arbuscular mycorrhizal fungus present in most soils worldwide. Its wide host range (more than 80% of crops) and major role in ecological regulation (plant nutrition, bioprotection, bioregulation) (Azcon and Barea 1997; Smith and Read 2008) make it one of the most studied and industrially-produced fungi (Verbruggen et al. 2012). We applied the left side of the ABC grid to the example of arbuscular mycorrhizal fungi. We analyzed different strategies to implement mycorrhization in an agrosystem: i) inoculate exogenous strains (Verbruggen et al. 2013) (i.e., *Add*); ii) promote natural mycorrhization by suitable practices (Plenchette et al. 2005) (i.e., *Boost*); and iii) associate plants with arbuscular mycorrhizal fungi by mobilizing plant-fungi networks (i.e., *Connect*). Adding exogenous *R. irregularis* strains selected for their fast reproductive cycle is a commonly-used option to enhance mycorrhization and to biologically control soil-borne pathogens. However, results in the field have been less conclusive than those in controlled conditions. Non-ecological persistence of the inoculant in soil due to unfavorable conditions and competition may lead to an ineffective association with plants. The inoculation of commercial strains mobilizes the A lever of the ABC grid. Alternative strategies based on *boost* and *connect* exist, which are respectively supported by applying mycorrhizal-friendly practices or associating mycorrhizal plants in space and time (an illustration is suggested in Section 3.2). In this example of mycorrhization, a holistic approach is also required to account for multi-scaled key levers.

Plant interactions with both *R. solanacearum* and *R. irregularis* can either threaten or enhance crop health. As a tool, the ABCs grid is a way of identifying the range of potential key levers to explore and manage ecological interactions and augment the resilience of the system.

3.2 Applying the ABCs to the example of plant-microorganism interactions.

Here, the ABCs grid is applied to *R. solanacearum* and *R. irregularis*. The soil-borne nature of these microorganisms allows four scales to be considered which are the most relevant (as identified in the literature) in terms of plant-soil microorganism interactions. Table 6 presents the matrix of the six key levers and the four scales to manage plant-beneficial or damaging microorganisms interactions explored in the literature dealing with both conventional and agroecological systems.

Table 6. The ABCs of ecological interactions: examples of key levers to manage bacterial wilt or mycorrhization

Plant-*Ralstonia solanacearum*/ plant-*Rhizopagus irregularis* interactions intersect with different relevant spatial scales (ecological communities, field, farming system, and territory). In orange, conventional levers implemented in crop protection management of *R. solanacearum* or enhancement of mycorrhization in agrosystems. In green, agroecological levers to manage bacterial wilt or mycorrhization are specified. Dark green: levers explored in the thesis; pale green: complementary levers explored in the agroecological literature.

Scale Lever	Plant and associated organisms	Field	Farming system	Territory
Add	Inoculating exogenous mycorrhiza strains (Verbruggen et al. 2013)	Introducing mycorrhizal plants in rotation (Germani and Plenchette 2005; Vestberg et al. 2005)	Inoculating mycorrhiza in nursery	Importing mycorrhiza (Ijdo et al. 2011; Schwartz et al. 2006; Adholeya 2013)
Boost	Creating physical and chemical conditions to catalyze the interaction (pH, soil moisture) Creating suitable habitat (Verbruggen et al. 2013)	Favoring life in soil, diminishing tillage (Plenchette et al. 2005)	Mycorrhiza on farm production (Douds et al. 2004; Pellegrino et al. 2011) Refining timing (mycorrhization in nursery) and crop successions	Designing breeding programs that take into account plant-mutualistic interactions (Bakker et al. 2012; Duhamel and Vandenkoornhuysen 2013)
Connect	Enhancing mycorrhizal networks (Selosse et al. 2006; Song et al. 2010) donor plants (Voets et al. 2009)	Intercropping plants to facilitate mycorrhizal networks (Hage-Ahmed et al. 2013)	Intercropping trees to sustain networks between annual crop cycles (Bainard et al. 2012)	Learning to share knowledge about mycorrhiza and help farmers to adapt to their needs (Angeon et al. 2014)
Avoid	Grafting (Rivard et al. 2012) Rhizospheric bioprotection barrier (Chave et al. 2014)	Prophylaxy: tools' disinfection etc. (Blancard et Prior 2013) Distance between plants (empirical knowledge) Mixing varieties (Hidding et al. 2010)	Soilless cultures with disinfection of irrigation water. Avoid planting the same crop in succession (empirical knowledge)	Quarantine procedures (EPPO) and global action (Fears et al. 2014)
Balance	Tolerant varieties Stimulating natural defenses (Anith et al. 2004, Zhu and Yao 2004, Doornbos et al. 2012)	Soil amendments to create unfavorable soil conditions for the development of the bacteria (Larkin 2008, Messiha et al. 2009)	Implementing specific practices to maintain yields (Yadessa et al. 2010)	Breeding programs (Lebeau et al. 2011) Genetic engineering Framing the rules of law that strengthen ecological interactions, and develop alternative markets
Cut	Suppressing by solarization (Schönfield et al. 2003), biological control agents (Wei et al. 2013), sanitizing plants (Yu 1999; Sangoyomi et al. 2011)	Biodisinfection by plant extracts (Deberdt et al. 2012, 2014); Solarization	Suppression of host crops or rotation with sanitizing plants (Yu 1999; Sangoyomi et al. 2011)	Eradication (EPPO)

Possible management strategies explored in Table 6 discriminate conventional from agroecological systems. More levers are identified for the agroecological systems than for the conventional ones. Figure 30 based on Table 6 shows the diversity of levers at different scales.

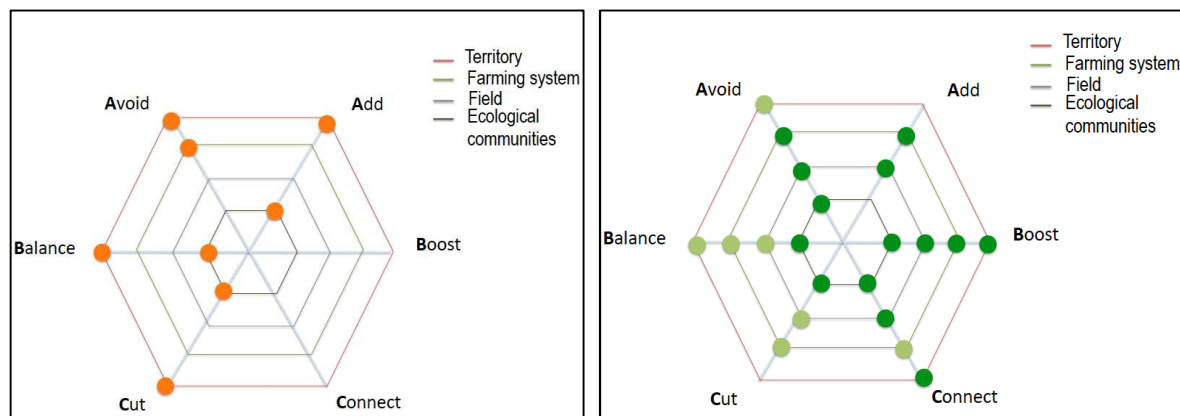


Figure 30 : Mapping the ABCs of ecological interactions.

Examples of key levers to manage bacterial wilt or mycorrhization in conventional agrosystems (in orange) and in agroecological systems (in green).

For the conventional systems, there are few levers implemented or explored; these levers are declined at few scales. *Add* and *Cut* are more commonly used as stated before.

To the contrary, **for agroecological systems**, all levers are mobilized and also all the spatial scales. Field and farming systems appear as relevant and privileged scales to implement efficient agroecological strategies. A literature review shows that agroecological strategies rely on a consistent combination of key levers (Chave et al. 2014).

In both conventional and agroecological systems levers of action are nested. Nevertheless the nature of the relationships between the scales is not the same.

For the conventional systems the widest scale imposes itself on the lower scales by top-down and mono-directional transfers of technologies (Schut et al. 2014). National and international innovation programs are declined at all the spatial scales (e.g. breeding programs or agrochemicals production).

For the agroecological systems, flows of innovation allow the activation of different levers at different scales. This approach is resolutely multi-directional (Schut et al. 2014) and intrinsically multi-spatial focus. Unlike conventional systems, agroecological systems do not depend mainly on widest spatial scales to implement actions for crop health. Individual or collective approaches by different actors may emerge at any scale and respond to local issues.

Table 6 lists potential levers to enhance ecological interactions to prevent from *R. solanacearum*-disease and favor mycorrhization at different scales. The lower scale can be decisive. As an example to benefit from plant-mutualistic interactions, such as mycorrhization, breeding and transferring plants for their ability to *connect* with mutualists (Wissuwa et al. 2009; Duhamel and Vandenkoornhuysen 2013) is not the unique innovative strategy. Indeed, intercropping plants that facilitate and maintain native arbuscular mycorrhizal networks at the field or the farming system scales, does not necessitate to wait until breeding programs integrate these plant-mutualistic functional traits. Moreover promoting multi-functional practices to overcome the limitations of conventional protection strategies can be implemented at the field and farming system scales. For example integrating species with strong ability to recruit beneficial microorganisms or secrete toxic compounds in mixed cropping systems is a potential method of establishing rhizosphere self-sustaining bioprotection. It could reduce the need for repeated *additions* of exogenous inocula and limit the problem of pests that evolve resistance to chemical treatments or genetic resistance-breaking. The *connection* of plants with *R. irregularis* could create ecological networks supporting dialogue between plants (Song et al. 2010). This strategy complements others aimed at *cutting* the pests (biodisinfection, for example) or *balancing* its effects (induction of resistance, for example) at farming systems or field scales.

Thus the ABCs grid offers a holistic approach to achieve synergies and trade-offs and highlights innovative strategies to improve crop health.

4 Discussion

The ABCs grid of ecological interactions provides a set of potential levers for increasing sustainable management of crop health and achieving the ecologization of agrosystems. Spatialized key levers of action are suggested to tackle this issue. Our generic analysis highlights new prospects for engineering multi-process practices and systems to create trade-offs and synergies between key levers and scales. In the field of agroecological management of crop health, to ensure sustainable plant production, we identify six key levers. The ABCs grid could be enlarged if confronted with other application areas. The ABCs grid could also be used for goals other than food production. As ecological engineering aims to restore ecosystems that have been substantially disturbed by human activities (Mitsch 2012), some of the levers implemented for the conservation and remediation of ecosystems damaged by environmental contamination could also be integrated in the ABCs grid.

However, the ABCs grid is a theoretical framework that provides an abstract structuration of potential preventing or mitigating actions into 6 classes. In practice, of course, an effective action can combine several levers. The ABCs grid does not offer a unique response, but helps to identify a set of potential solutions in order to guide the stakeholders' choices to explore new combinations of levers, depending on their agrosystem and territorial contexts. From an example of an emerging disease damaging a wide range of crops, we showed agroecological systems offer a wide diversity of levers of actions. Different actors implement the key levers depending on their area of action. Thus, it fits in with the smart approach required for the agroecological transition.

The continuous elucidation of ecological processes as well as farmers' ability to adapt scientific and empirical knowledge provides new avenues for designing and improving agricultural systems. The multi-directional flow of innovative strategies between scales needs to be supported. New types of collaborative innovation processes and institutional arrangements are needed to generate and share knowledge. Managing ecosystem integrity and agricultural resilience necessitates a holistic approach for revealing the relevant spatial and also temporal scales. For instance, the nature and the flows of innovations evolve over time with human needs. Hence, to be more complete, the approach should embrace temporal scales. This would include identifying potential feedbacks between process and practices, and fostering learning from past events to design the future of crop health systems. In that perspective, establishing pertinent institutional systems that secure ecological regulation is a particular challenge.

As most of the crop protection innovations still deal with technological transfer, agroecological engineering for crop health needs refining flows of innovation in Agricultural Innovation Systems (Schut et al. 2014). Indeed for more than ten years, the innovation process has changed from a linear top-down approach to an 'ecological vision' (Kammili et al. 2009; Daane. 2010). Currently, as far as innovation issues lead to multifunctional subjects and involve all types of partners at each step of the process, the linear representation of innovation no longer prevails. The old vision gave way to Agricultural Innovation Systems (AIS), defined by the World Bank (2006) as "organizations networks, companies and individuals focussing on bringing new products, new processes, and new forms of organization into economic use, together with the institutions and policies which affect their behaviour and performance". The AIS concept extends beyond the creation of knowledge to encompass the factors affecting demand for and use of knowledge in novel and useful ways.

Not only do AIS create knowledge, but they also provide access to, and share of knowledge, which fosters learning.

Since agrosystems are complex systems in permanent interaction with their environment, interfaces are needed to facilitate exchanges between the stakeholders on the one hand and further actions at each stage of innovation processes on the other hand. The challenge is to enhance further thought on how stakeholders could contribute to the transition from the top-down classical approach to AIS to create an enabling environment for crop health innovation.

Trajectoires d'innovation multidirectionnelles : vers une démarche de co-conception de systèmes de cultures innovants en Martinique

Le chapitre précédent propose une grille d'analyse générique. Nous avons montré que pour concevoir des systèmes de cultures agroécologiques bioprotégés, les innovations peuvent être initiées à toutes les échelles spatiales et se développer dans différentes directions contrairement aux systèmes de cultures conventionnels qui dépendent de l'approvisionnement en variétés issues des programmes de sélection et en intrants de synthèse (engrais et pesticides).

L'ingénierie agroécologique s'appuie ainsi sur des trajectoires d'innovation multidirectionnelles basées sur l'exploitation des régulations biologiques. Contrairement au transfert technologique de produits tels que les semences ou les intrants de synthèse, l'approche en terme d'ingénierie agroécologique n'offre pas une solution unique mais des méthodes et outils permettant aux agriculteurs d'adapter à leur propre situation les innovations exogènes les plus pertinentes, voire d'innover par eux-mêmes. Elle nécessite ainsi que les acteurs s'inscrivent dans des processus continus d'apprentissage et d'amélioration des connaissances. Le chapitre suivant présente une démarche d'apprentissage et de co-conception mise en œuvre en Martinique en collaboration avec Valérie Angeon, de l'Université des Antilles, suite à une demande de formation de la part de la FREDON sur la mycorhization.

III.2 Apprentissage et co-construction d'innovations basées sur la mobilisation des mycorhizes. Focus sur des systèmes de cultures à caractère agroécologique en Martinique

D'après Angeon V, Bilon R, Chave M (2014) Co-construire des innovations de rupture. Gouvernance et apprentissage dans le cadre de la filière de mycorhizes à la Martinique. Communication au colloque annuel de l'ASRDLF, du 6 au 9 Juillet 2014. Marne La Vallée.

Résumé

La valorisation de la biodiversité offre des stratégies innovantes pour promouvoir des agricultures doublement performantes. Parmi les processus de régulation biologique, la mobilisation des symbioses mycorhiziennes (associations bénéfiques entre plantes et champignons du sol) constitue une des voies alternatives à l'utilisation d'intrants de synthèse. Leur valorisation invite à une conception « intelligente » des systèmes de cultures. Cette dernière oblige à une approche systémique et nécessite un partage de connaissances, support d'une dynamique de co-innovation. A partir de l'exemple de la valorisation des mycorhizes indigènes à la Martinique, nous déterminons les freins et les leviers à la co-construction et à l'adoption d'innovations. Inspirée de la méthodologie KCP®, les résultats d'une démarche participative conduite avec un échantillon d'agriculteurs ouverts aux pratiques agroécologiques montrent que l'importance et la nature des freins diffèrent selon la dynamique d'apprentissage dans laquelle les agriculteurs s'insèrent. Ainsi les « mieux apprenants » passent plus facilement de la phase de partage de connaissances (K) à la conception d'innovations (C) en identifiant mieux que les « moins apprenants » les leviers d'action (P) à mettre en œuvre.

1 Introduction

La valorisation de la biodiversité offre des stratégies innovantes pour promouvoir des agricultures doublement performantes. Parmi les processus de régulation biologique, la mobilisation des symbioses mycorhiziennes (associations bénéfiques entre plantes et champignons du sol) constitue une des voies alternatives à l'utilisation d'intrants de synthèse. Les mycorhizes constituent des interactions complexes, dont l'efficacité est partielle et fortement dépendante des conditions environnementales (taux de phosphore biodisponible du sol en particulier). L'impact de leur mobilisation demeure néanmoins incertain et particulièrement difficile à observer. L'incomplétude des connaissances scientifiques et en particulier l'impossibilité de différencier au champ les souches de mycorhizes exogènes inoculées des souches indigènes, d'une part, ou de mesurer de manière rapide le potentiel mycorhizogène d'un sol ou d'un produit (6 semaines de délai actuellement), d'autre part, limitent les perspectives d'évaluation et d'optimisation de l'efficacité de la mycorhization en conditions naturelles (Gianinazzi et Votsaka, 2004). Considérant que l'incomplétude, le caractère incertain et le manque d'accès aux connaissances sont des freins majeurs à la valorisation des mycorhizes par les agriculteurs, nous avons élaboré un dispositif participatif de diffusion de l'information et de partage des connaissances.

Nous faisons l'hypothèse que la diversité des savoirs et des expériences permet d'ajuster les pratiques pour une mobilisation efficace des mycorhizes. Ainsi, la question de savoir comment les agriculteurs peuvent-ils apprendre à mobiliser les mycorhizes et à en apprécier les impacts se pose. Afin de faciliter les dynamiques d'apprentissage des agriculteurs et d'augmenter leur capacité de réponse pour gérer des systèmes complexes et évolutifs, nous avons élaboré une démarche d'animation participative locale. Celle-ci consiste en la conception et la mise en œuvre d'outils et de dispositifs pour la co-conception d'innovations visant à valoriser les mycorhizes dans les systèmes de cultures par les agriculteurs eux-mêmes.

Une démarche de recherche-action a été menée en partenariat avec la Fédération Régionale de lutte et de Défense contre les Organismes Nuisibles (FREDON Martinique)³ à l'origine d'une demande de formation sur la mycorhization pour les agriculteurs de son réseau de fermes agroécologiques. Institution investie de missions de service public, la FREDON veille à la mise en œuvre d'actions de protection de l'état sanitaire des végétaux et du patrimoine

³ Cette démarche financée par le POSEIDOM Phytosanitaire 2014 s'est inscrite dans le cadre d'une collaboration avec le centre Antilles-Guyane de l'INRA et l'Université des Antilles et de la Guyane.

naturel. Elle œuvre à la surveillance biologique du territoire martiniquais à travers différentes opérations de conseil, de recherche, de diffusion, de sensibilisation des propriétaires ou détenteurs de végétaux en matière de lutte biologique. Elle fédère des initiatives collectives d'information et de formation visant à faire de ses adhérents des acteurs responsables à même de promouvoir, par le développement de pratiques agroécologiques, une agriculture durable. Elle s'inscrit ainsi dans des démarches d'apprentissage.

L'apprentissage est le processus qui consiste à améliorer les actions par un approfondissement de la connaissance et de la compréhension (Fiol et Lyles, 1985). L'objectif de ce travail est de tester l'efficacité d'une démarche de partage des connaissances (situation individuelle et collective, faits marquants) et à évaluer les effets sur les dynamiques de changement opérés par les acteurs étudiés.

Argyris et Schön (2002) procèdent à une formalisation de l'apprentissage qu'ils différencient selon que l'apprentissage influe sur les pratiques des agents ou sur le système de valeurs qui président à l'action. Ils distinguent deux types d'apprentissage. Le premier, en *simple boucle*, s'effectue lorsque les membres de l'organisation incorporent des informations ou connaissances pour modifier leurs pratiques et leur stratégie d'action. On parle alors d'apprentissage opérationnel. L'apprentissage à *double boucle* renvoie à des mécanismes plus complexes que le premier car il s'observe non seulement à travers une transformation de l'agir des individus, mais surtout des « valeurs » qui sous-tendent leur action. On considère qu'il n'y a pas d'apprentissage lorsque les acteurs n'acquièrent pas de connaissances ou informations nouvelles (*apprentissage nul*). Par contre, lorsque s'opère un transfert direct d'information vers les acteurs sans qu'ils se les approprient réellement, on parlera, suivant certains auteurs, d'*apprentissage à boucle nulle* (Romme et van Witteloostuijn, 1999).

Nous faisons l'hypothèse que pour procéder à une gestion durable effective de leurs agrosystèmes, il est nécessaire que les agriculteurs développent prioritairement des apprentissages à double boucle, à différents niveaux (individuels et collectifs).

La littérature montre que les logiques d'apprentissages sont d'autant plus développées qu'elles sont générées dans un contexte collectif (Argyris et Schön, 1996, 2002 ; Godelier, 2006) et sur la base de faits marquants (événements frappant les acteurs dans leurs émotions ou leurs sens) qui seraient susceptibles de faire évoluer leurs représentations, valeurs et convictions courantes et par conséquent de faire évoluer leurs normes d'action (Buzan, 1995). Les dispositifs mis en œuvre correspondent aux phases clés que propose la méthode KCP® (Knowledge-Concept-Proposition) tirée de la théorie de la conception innovante C-K (Hatchuel et Weil 2002, 2003, 2009 ; Hatchuel et al. 2004, 2008). La théorie C-K formalise la

complexité du processus de conception. Cette théorie soutient l'émergence de dynamiques collectives pour concevoir des innovations. La méthode KCP® a été appliquée récemment au secteur agricole (Berthet, 2013).

L'objectif de notre travail est d'analyser comment les agriculteurs vont mobiliser leur champ de connaissance (K), pour concevoir des innovations (C) et construire des propositions d'action (P) (Hatchuel et al. 2009).

Nous cherchons à accompagner les agriculteurs dans une logique d'ingénierie agroécologique en favorisant des logiques d'apprentissage qui leur permettent d'avoir l'autonomie nécessaire pour penser leur exploitation de façon systémique. Les formes d'apprentissage visées sont à la fois individuelles (elles se traduiront par une modification profonde de leurs pratiques et de leurs valeurs) et collectives (elles permettront l'émergence de réseaux et de projets communs).

2 Matériel et Méthodes : Implémenter une démarche participative d'ingénierie agroécologique pour la valorisation des mycorhizes.

Pour favoriser l'utilisation de la mycorhization, nous avons élaboré et mis en œuvre une démarche participative éprouvée avec un groupe d'agriculteurs sensibilisés à l'agroécologie. Au regard des risques écologiques potentiels liés aux inocula importés et de l'historique des Antilles françaises en matière de pollution et de perte de biodiversité⁴, le parti pris assumé est de sensibiliser les acteurs à la mobilisation de champignons mycorhiziens indigènes à partir de plantes mycorhizotrophes. Il s'agit alors de favoriser l'apprentissage des agriculteurs pour créer des innovations de rupture en leur donnant les clés nécessaires à la mise en place de pratiques favorables aux mycorhizes.

2.1 Démarche et outils

La démarche mise en œuvre s'est inspirée de la méthode KCP® qui comporte 3 phases : la phase K (« état de l'art et du non art ») vise à partager et/ou faire état des connaissances et identifier les pistes en rupture et les connaissances manquantes ; la phase C (développement

⁴ Un polluant toxique et rémanent, héritage du modèle productiviste, a été massivement utilisé dans les sols cultivés en banane. On rappelle par ailleurs, que la Martinique est l'un des 34 hotspots de biodiversité mondiaux.

de « concepts projecteurs ») vise à organiser une démarche de créativité « dirigée » ; la phase P (proposition d'une stratégie de conception innovante) vise à agréger et recombinaison les propositions originales des phases K et C et à mettre en place une stratégie d'innovation sur le long terme (Hatchuel et al. 2009).

Dans le cadre de la collaboration FREDON-INRA-Université des Antilles dont l'objectif était non seulement de favoriser et évaluer les apprentissages mais aussi de concevoir des innovations de rupture, nous avons mis en œuvre une démarche en 3 temps : un atelier de partage de connaissances, une enquête sur les exploitations, un atelier de co-conception.

2.1.1 Atelier de partage de connaissances

Considérant que l'incomplétude et le manque d'accès aux connaissances, de même que l'incertitude liée aux retombées effectives, sont des freins majeurs⁵ à la valorisation des mycorhizes par les agriculteurs, nous avons, dans un premier temps, élaboré un dispositif participatif de partage des connaissances. Ce dispositif vise une modification profonde des pratiques et des systèmes de valeurs des agriculteurs. Il cherche à évaluer la capacité d'apprentissage des agriculteurs sur le rôle des mycorhizes et les pratiques agricoles les favorisant. Plus largement, il sensibilise les agriculteurs au caractère systémique de l'approche en matière de conduite agronomique des parcelles cultivées nécessaire pour une mobilisation efficace de la mycorhization.

L'animation s'est déroulée au cours d'une demi-journée selon 5 séquences. Les deux premières sont menées en séances plénières (quizz et fiche technique). Les séquences 3 et 4 mobilisent les agriculteurs autour d'objets expérimentaux à partir desquels ils interagissent collectivement (maquette interactive, dispositif expérimental sous serre). La dernière séquence (jeu du myc-mapping) est menée en séances parallèles (groupes de 3 à 4 agriculteurs).

La première séquence vise à évaluer le niveau de connaissances initiales des agriculteurs sur les mycorhizes. Elle comprend des questions relatives aux services rendus par ces microorganismes mais porte aussi sur les pratiques agricoles les favorisant. Les résultats de cette séquence servent d'étalon de mesure pour évaluer comment évoluent les connaissances des agriculteurs. Une fiche technique est présentée en **séquence 2**, dans un format classique de diffusion descendante des connaissances. Les agriculteurs sont ensuite invités à prendre

⁵ Les éléments énoncés sont d'ordre cognitifs et renvoient à des freins internes. Ils ne sont pas les seuls à influencer sur l'adoption des mycorhizes (Angeon et Chave 2014).

connaissance des dispositifs expérimentaux mis en place (**séquence 3**). Une maquette interactive (**séquence 4**) est ensuite proposée (Figure 31). Cette maquette vise à favoriser l'apprentissage et la discussion entre les agriculteurs autour d'un dispositif ludique et d'initier une réflexion participative. Elle permet également de partager autour de la nécessité d'une approche systémique pour contribuer à la transition agroécologique. La maquette interactive « Du tout chimique au tout intelligent » représente la transition d'un système conventionnel (les mycorhizes ne sont ni utiles/ni utilisées par les plantes) à un système agroécologique où les mycorhizes sont mobilisées et fournissent différents services écosystémiques. L'animateur présente les différents éléments de la maquette en rappelant une partie du contenu de la fiche technique, puis invite les agriculteurs à intervenir en déplaçant et modifiant les éléments en fonction des modalités envisagées (par exemple : que se passe-t-il si on supprime l'apport d'engrais chimique ?). La maquette est constituée d'un bac rectangulaire représentant le sol et permettant de positionner différents éléments : les plantes et leurs systèmes racinaires, les mycorhizes, l'eau, les nutriments et les bioagresseurs (bactérie, nématodes, champignons phytopathogènes). La situation initiale est celle d'un système conventionnel: monoculture, utilisation intensive d'engrais et de pesticides, labour profond. Dans ce contexte agro-systémique, les plantes ne développent pas de symbioses car elles n'en ont pas besoin. Les spores de mycorhizes persistent en petit nombre, leurs filaments ne sont pas développés et ne sont pas connectés aux plantes. Les agents pathogènes sont plus ou moins maîtrisés par les pesticides. L'animateur invite les agriculteurs à proposer des pratiques qui permettent la création d'un réseau mycorhizien entre les plantes. Petit à petit un système de culture multi-espèces est constitué. Les plantes y développent des réseaux via les mycorhizes pour aller chercher des ressources latentes. Le réseau permettra aux plantes de résister à des stress abiotiques (sécheresse, salinité) ou biotiques (attaques d'agents pathogènes). Il permet en effet d'obtenir des ressources : eau, N, P, K et microéléments (récupérés au fur et à mesure par les plantes via les filaments) et de se protéger des agents pathogènes (par différents processus tels que la compétition ou l'induction des défenses naturelles).



Figure 31 : Maquette interactive: les réseaux mycorhiziens: Quoi? Pourquoi? Comment?

Séquence S4 de l'atelier partage de connaissances : les agriculteurs proposent et appliquent des pratiques qui favorisent la constitution de réseaux mycorhiziens entre plantes (Mars 2014, FREDON, Le Lamentin, Martinique).

La dernière étape de l'atelier (séquence 5), réalisée en groupe de trois ou quatre personnes, consiste en un jeu de cartes appelé « Myc-mapping » dont l'objectif est de les aider à retenir ce que sont les mycorhizes, à apprécier leur rôle et à identifier les pratiques qu'ils peuvent ou non mettre en place au sein de leur exploitation. A partir de cartes-réponses et d'un plateau sur lequel sont inscrites des questions, l'agriculteur teste ses connaissances sur les pratiques mycorhizantes et réfléchit aux obstacles à leur mise en œuvre. Ce jeu fait alterner des phases de réflexion individuelle et de discussions collectives et permet de mesurer la propension des agriculteurs à adopter les pratiques qui leur sont suggérées. Un débat entre les joueurs est initié tout au long du jeu.

Le jeu se déroule en 2 étapes. La première étape du jeu consiste à choisir des cartes (4 parmi 10 pour chaque question) pour répondre aux questions : « A quoi servent les mycorhizes ? », « Quelles conditions de culture ne sont pas favorables aux mycorhizes ? », « Quelles pratiques favorisent le développement des mycorhizes ? ». Des cartes vierges sont également à disposition des joueurs. Pour chaque question l'agriculteur dispose d'une phase de réflexion individuelle (choix de cartes à argumenter), suivie d'une phase de discussion collective. A l'issue de chacune des 3 questions-discussions, 4 cartes sont retenues par l'ensemble des joueurs et apposées sur le plateau de jeu.

La dernière étape du jeu consiste à évaluer l'intention des agriculteurs de mettre en œuvre ou non des pratiques agricoles qui favorisent les mycorhizes. 10 cartes traitant de pratiques agricoles sont distribuées. Les agriculteurs doivent hiérarchiser les pratiques qu'ils mettent déjà en place, les pratiques qu'ils sont prêts à mettre en place dans un avenir proche jusqu'aux

pratiques qu'ils ne pourraient pas mettre en place. Les choix doivent être explicités.

Une discussion entre les participants et avec l'animateur sur les pratiques qui leur semblent accessibles ou non et sur leurs aménagements possibles est initiée. L'ensemble de ces discussions permet d'identifier collectivement les freins et les leviers à la mise en œuvre de pratiques qui favorisent les mycorhizes.

Ainsi, au cours de l'atelier, les informations sont livrées aux agriculteurs sous des formes plus ou moins inédites et représentent ainsi des faits marquants, davantage susceptibles d'être retenus. La démarche participative proposée et les séquences individuelles et collectives qui la structurent sont mises en relation avec les objectifs visés en termes de boucles d'apprentissage.

Tableau 7 : Grille d'évaluation du niveau d'apprentissage des agriculteurs interrogés

SAVOIRS ET CONNAISSANCES EN JEU	TYPES DE REPONSE FOURNIE	FORMES D'APPRENTISSAGE	NOTATION
Aucune connaissance	N'a jamais entendu parler du sujet	Apprentissage nul	3
	Se révèle incapable de répondre à la question posée (ne sait pas)		
Mémorisation d'une connaissance (plus ou moins active) sans effet sur les pratiques	A connaissance du sujet sans savoir nécessairement répondre correctement à la question posée	Apprentissage à boucle nulle	2
	Evoque lui-même le sujet mais n'a fait évoluer aucun de ces référentiels ou pratiques		
Appropriation de la connaissance et mise en pratique directe : changement incrémental	Semble convaincu de l'idée et déclare avoir fait évoluer ses pratiques par des actes simples	Apprentissage à simple boucle	1
Pratique sans savoir	Adopte la pratique sans être en mesure de la mettre en lien avec la connaissance spécifique		
Appropriation de la connaissance, mise en pratique et évolution des référentiels internes : changement radical de pratique	Est convaincu de l'idée, a fait évoluer ses pratiques et ses normes d'action (<i>i.e.</i> la conception de son système de culture)	Apprentissage à double boucle	0

2.1.2 Evaluation des apprentissages des agriculteurs

Les apprentissages concernent 2 volets : « approfondissement des connaissances sur la nature et les fonctions des mycorhizes » d'une part et la « représentation des pratiques et conception

de systèmes de cultures qui mobilisent les mycorhizes » d'autre part. Le niveau de connaissances initiales des agriculteurs est évalué par un questionnaire individuel en début de séance (quizz, séquence 1). Le degré d'appropriation de ces informations est mesuré lors de la séquence 5 (jeu Myc-mapping) mais également par voie d'enquêtes individuelles après l'atelier. Nous considérons dans un premier temps l'échantillon global.

Pour ce qui concerne le volet « approfondissement des connaissances », 4 variables peuvent être retenues : nature des mycorhizes, origine des mycorhizes, services écosystémiques rendus, gamme d'hôtes. L'évolution des apprentissages est évaluée lors du quizz et de l'enquête sur les exploitations.

Pour ce qui concerne le volet « représentation des pratiques et conception de systèmes de cultures », 2 variables sont retenues : conditions de culture défavorables aux mycorhizes (taux de phosphore, plantes non mycorhizotrophes, caractère très acide ou basique du sol etc.) et pratiques favorables aux mycorhizes (plantes mycorhizotrophes en rotation ou en association; réduction des intrants et du labour etc.). L'évolution des apprentissages est évaluée lors du quizz, au cours du Myc-mapping et de l'enquête sur les exploitations.

Les réponses apportées par les agriculteurs sont notées sur une échelle de 0 à 3. Les résultats sont agrégés pour constituer une note moyenne par volet et par séquence.

2.1.3 Enquêtes

Les enquêtes en exploitations ont un triple objectif. Le premier objectif est d'évaluer les savoirs acquis. Le deuxième est l'identification des freins (internes et externes) et leur pondération pour l'agriculteur interrogé. Le troisième est l'observation des pratiques effectivement mises en œuvre.

Chaque frein interne correspond à un ensemble de questions. Une note de 0 correspond à une absence totale du frein étudié. Par exemple, un agriculteur qui obtient la note de 0 sur le frein « contraintes agronomiques » n'identifie pas de frein agronomique pour l'adoption des mycorhizes. Un agriculteur qui obtient la note de 3 a, au contraire, identifié des contraintes fortes.

Parmi les freins internes analysés sont répertoriés les freins d'expérience, les freins agronomiques, l'aversion au changement et le désintérêt pour les pratiques agroécologiques :

- Le frein agronomique comprend toutes les contraintes biologiques et physico-chimiques du sol, du climat ainsi que les contraintes imposées par les choix d'assolement faits par les agriculteurs.

- Le frein d'expérience consiste à évaluer la dynamique d'entraînement potentiel qu'on pourrait observer entre les agriculteurs.
- L'aversion au changement interroge l'adoption de nouvelles pratiques. Elles nécessitent des ajustements de la gestion de l'exploitation voire des investissements que l'agriculteur n'est pas toujours prêt à faire.
- L'absence de préoccupations environnementales renseigne la volonté de l'agriculteur de réduire son impact environnemental.

Les leviers et propositions d'action sont répertoriés dans une « bibliothèque de propositions » tout au long du processus atelier de partage de connaissances - enquêtes - atelier de co-conception (Figure 32).

2.1.4 Atelier de co-conception

L'atelier de conception a permis dans un premier temps de rendre compte des résultats obtenus suite au premier atelier et au cours des enquêtes réalisées chez les agriculteurs (Séquence1'). Il s'agissait d'inviter les agriculteurs à prendre connaissance collectivement du degré d'information retenu à propos des mycorhizes et des différents types de freins identifiés. Dans un deuxième temps des résultats expérimentaux ont été présentés (Séquence2'). Une discussion est initiée à partir d'un exercice de prospective qui propose aux agriculteurs de réagir face à un « concept projecteur » (Hatchuel et Weil 2009). Nous avons proposé une projection à 5 ans avec la création de « MartiMyc : une start-up de production de mycorhizes locales » (Séquence3'). Enfin une discussion libre permet de faire émerger des propositions d'actions collectives (Séquence4').

Les différentes étapes de la démarche sont représentées dans la Figure 32.

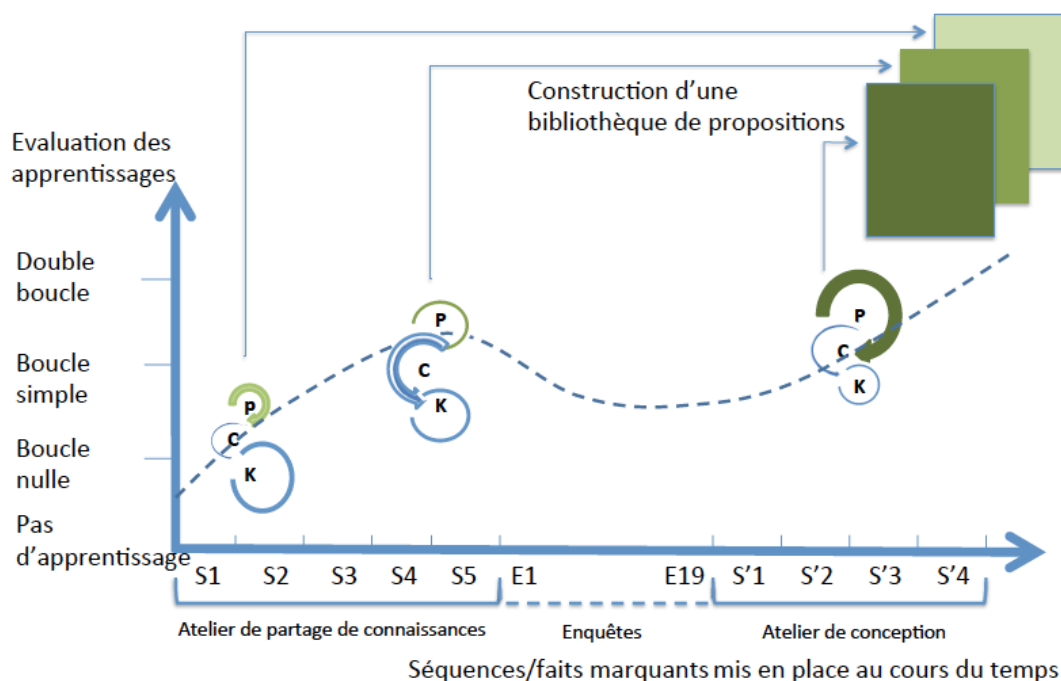


Figure 32 : Apprentissage et co-conception

Mise en œuvre et évaluation de séquences au cours de 3 étapes : un atelier de partage de connaissances (S1 : Quizz, S2 : Fiche technique, S3 : Présentation dispositif expérimental, S4 : Maquette interactive, S5 : Jeu du Myc-Mapping), des enquêtes individuelles chez les agriculteurs (19 agriculteurs ayant participé à l'atelier de partage de connaissances) et un atelier de co-conception (S'1 : Présentation des résultats atelier précédent et enquêtes, S'2 : Présentation des résultats expérimentaux, S'3 : échanges autour d'un « concept projecteur », S'4 : Echanges autour de propositions d'action). Les apprentissages de chaque agriculteur sont évalués au cours des séquences S1 et S5 et pendant les enquêtes. Les propositions d'action sont répertoriées dans une « bibliothèque » à toutes les étapes de la démarche.

2.2 Participants aux ateliers de partage de connaissances et aux enquêtes

19 agriculteurs ont participé aux ateliers de partage de connaissances qui se sont tenus les 14, 27 mars 2014. Ils ont tous été enquêtés entre le 3 avril et le 28 mai 2014. Cet échantillon d'agriculteurs spécialisés en cultures de diversification (maraichage ou arboriculture) est sensibilisé aux démarches agroécologiques. Ils sont affiliés à la FREDON soit en tant que membres parties prenantes du réseau de fermes agroécologiques animé par cette institution (12/19), soit en tant que participants réguliers à des activités de formation dispensées par elle (7/19). Si tous les agriculteurs de cet échantillon ne sont pas engagés dans une démarche d'agriculture biologique certifiés ou non (11/19), ils présentent une volonté plus ou moins marquée de réduction des intrants chimiques. 8/19 agriculteurs développent des pratiques conventionnelles ou sont en agriculture raisonnée. L'échantillon d'agriculteurs étudié n'est pas représentatif de la majorité des exploitants agricoles martiniquais dont les pratiques s'inscrivent pour l'essentiel dans le modèle conventionnel.

3 Résultats

3.1 Evaluation des apprentissages

(i) Pour ce qui concerne le volet « approfondissement des connaissances », 4 variables ont été retenues : nature des mycorhizes, origine des mycorhizes, services écosystémiques rendus, gamme d'hôtes. La moyenne des résultats obtenus est présentée en Figure 33.

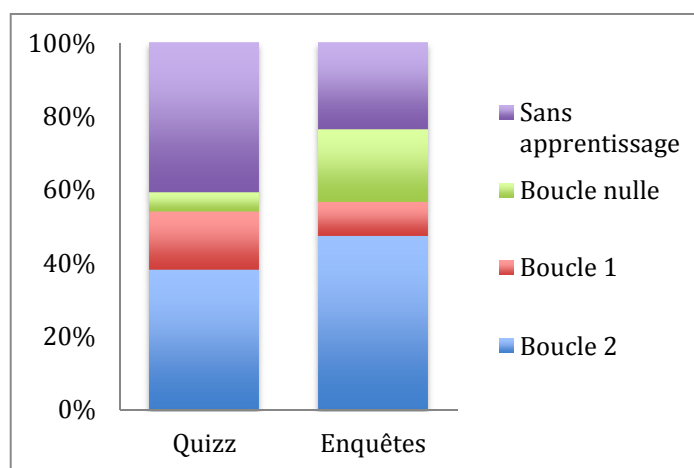


Figure 33 : Evolution du nombre moyen d'agriculteurs dans leurs dynamiques d'apprentissage
Résultats (en pourcentage) obtenus lors du quizz initial (S1) et de l'enquête (S5) sur les exploitations (volet Connaissances)

Le pourcentage d'agriculteurs « sans apprentissage » diminue. Le nombre d'agriculteurs en double boucle d'apprentissage augmente pour toutes les variables (nature, origine, services écosystémiques et gamme d'hôtes). La diminution du nombre d'agriculteurs sans apprentissage se reporte majoritairement sur un apprentissage en boucle nulle. De même la proportion d'agriculteurs enregistrés en boucle 1 a diminué au profit de la seconde boucle d'apprentissage.

(ii) Pour ce qui concerne le volet « conception de systèmes de cultures et représentation des pratiques », les résultats obtenus montrent une différence en termes d'apprentissage entre les deux variables. En effet, les agriculteurs possèdent un niveau de connaissance meilleur sur les conditions de culture à observer que sur les pratiques à adopter. Autre fait marquant, entre le quizz et le jeu, il y a une bonne (voire très bonne) progression des apprentissages qui s'estompe cependant au cours du temps sans pour autant revenir au niveau initial (Figure 34).

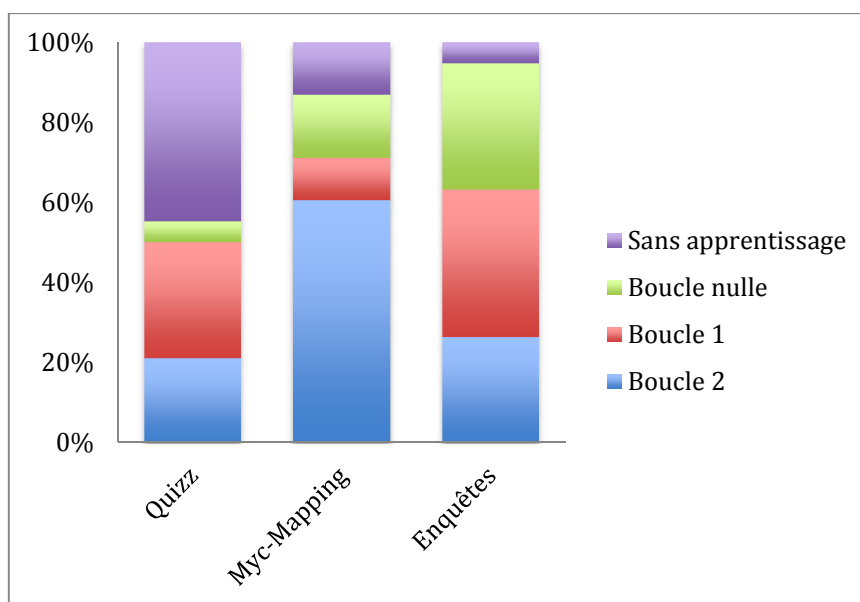


Figure 34 : Evolution du nombre moyen d'agriculteurs dans leurs dynamiques d'apprentissage (volet Conception-Pratiques).

Résultats obtenus lors du quizz initial (S1), jeu du Myc-Mapping (S5), enquête sur les exploitations

Pour les deux volets (« approfondissement des connaissances » et « conception de systèmes de culture et représentation des pratiques »), le pourcentage d'agriculteurs « sans apprentissage » diminue au cours du temps (du quizz au jeu et du jeu aux enquêtes). L'augmentation des apprentissages à double boucle est patente lors de l'atelier (du quizz au jeu). En revanche, l'acquisition de connaissances ne se stabilise pas en dehors de l'atelier même si le niveau des apprentissages post atelier est supérieur au niveau initial.

Au regard de l'ensemble des résultats obtenus et vu le taux de variabilité des réponses en matière d'apprentissage, il convient de différencier les plus apprenants des moins apprenants. Nous avons discriminé deux cohortes d'individus : les « très bons apprenants » dont les moyennes sont inférieures à 1 qui se situent ainsi en moyenne entre une boucle d'apprentissage simple et une boucle d'apprentissage double (7 individus avec un niveau moyen de notation des connaissances évalué à 0,7/3) et les « moins bons apprenants » dont les moyennes sont supérieures à 1, ce qui les place presque en boucle d'apprentissage nulle (12 individus avec un niveau moyen de notation des connaissances de 1,6/3). Ces deux cohortes sont significativement différentes (p -value < 0,05 d'après le test de Student, cf. résultats détaillés cf. Annexe 5). Par ailleurs, le groupe des « très bons apprenants » ne réunit que des producteurs qui n'utilisent aucun pesticide (agriculteurs biologiques labellisés ou non). Au sein du groupe des « moins bons apprenants », on trouve certains agriculteurs qui n'utilisent aucun pesticide (4 individus) (leur moyenne est de 1,4). On constate que les 2 agriculteurs qui

affichent les résultats les moins bons (moyenne supérieure à 2) mettent en œuvre des pratiques conventionnelles sur leurs exploitations.

Compte tenu de notre objectif qui est d'amener un maximum d'agriculteurs dans un processus d'apprentissage à double boucle, nous nous interrogeons sur les freins évoqués à l'encontre des pratiques d'ingénierie agroécologique proposées.

3.2 Identification des freins

Dans cette section, il s'agit de discuter en quoi le niveau d'apprentissage des agriculteurs limite ou non les freins à l'adoption de systèmes de culture à vocation agroécologique. En d'autres termes, être mieux apprenant permet-il aux agriculteurs de lever les freins (et lesquels ?) à la valorisation des mycorhizes et de concevoir des systèmes innovants ?

Pour répondre à cette question nous mettons en relation les notations des agriculteurs en matière d'évaluation des apprentissages avec l'identification et la force des freins. Nous avons dans un premier temps réalisé un test de Fisher dont les résultats montrent que les variables « niveau d'apprentissage » et « niveau des freins identifiés » sont corrélées ($p\text{-value} > 0,05$, on ne peut pas rejeter H_0 : Le rapport entre les variances est égale à 1, cf. test de Fisher Annexe 6). Dans un deuxième temps, nous avons réalisé un test de rang (test de Spearman) sur les notations moyennes obtenues par individu à la fois pour leur niveau d'apprentissage et le niveau des freins identifiés. Le test de Spearman permet de montrer l'intensité du lien entre les variables. Dans ce cas précis les variables sont fortement corrélées ($p\text{-value} < 0,01$ cf. test de Spearman Annexe 6). Il apparaît que les « très bons apprenants » sont aussi ceux pour lesquels les freins sont les moins importants.

Nous analysons alors la population étudiée en distinguant le groupe des agriculteurs « très bons apprenants » du groupe des « moins bons apprenants ». Pour chaque frein étudié, les cohortes d'agriculteurs sont significativement différentes ($p\text{-value} < 0,05$, le risque de rejeter l'hypothèse nulle : la différence entre les moyennes est égale à 0 est compris entre 2 et 3,5% cf. test de Student Annexe 6).

L'ensemble des résultats présentés est synthétisé dans la Figure 35. La valeur 3 désigne un niveau de contrainte élevé et 0 un niveau faible.

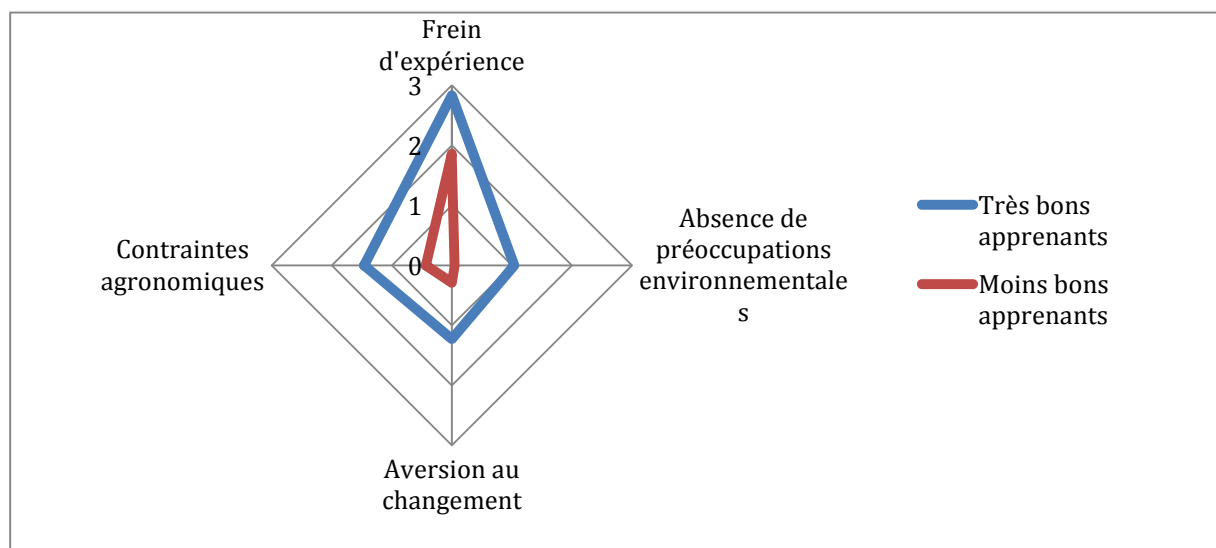


Figure 35 : Freins identifiés par les agriculteurs à l'utilisation de la mycorhization

Le frein le plus majoritairement cité est le frein d'expérience. On entend par là que les agriculteurs manquent de référence, d'encadrement, d'échanges pour situer le bienfondé des pratiques favorables à la mycorhization. Les agriculteurs les mieux apprenants accordent une importance moindre à ce frein (1,9/3 pour les agriculteurs les « très bons apprenants » et 2,8/3 pour les « moins bons apprenants »). On souligne que les « très bons apprenants » identifient moins de freins que leurs homologues.

Le deuxième frein désigné est la contrainte agronomique. Ces contraintes apparaissent plus pesantes et plus difficiles à lever pour les agriculteurs avec un niveau plus faible de connaissances : réduction du labour pour la limitation de l'enherbement, réduction des intrants chimiques pour la fertilisation et la lutte contre les bioagresseurs. Les « très bons apprenants » proposent d'eux-mêmes des solutions innovantes pour dépasser ces contraintes : réduction du labour par l'utilisation de mulch ou de techniques issues de la permaculture, association et rotation avec des plantes mycorhizotrophes.

Le troisième frein est l'aversion au changement de pratique. Le niveau de notation accordé à ce frein est faible (0,3/3 pour les « très bons apprenants » contre 1,2 pour les autres). Les agriculteurs se décrivent donc comme prêts à changer.

Enfin, le frein « désintérêt pour les pratiques environnementales » est lui aussi faiblement évoqué même si l'on note une différence significative entre les « moins bons apprenants » (1/3) et les « très bons » apprenants (0,1/3)⁶.

3.3 Construction d'une bibliothèque de propositions

Au cours des ateliers et enquêtes, les propositions formulées par les agriculteurs sont répertoriées.

Lors du premier atelier ou pendant les enquêtes individuelles, les agriculteurs font émerger individuellement des propositions qui sont discutées.

Pour lever les freins agronomiques à une utilisation efficace des mycorhizes, 18 propositions ont été formulées. i) En ce qui concerne la diversification des cultures, ont été proposés : d'établir et de diffuser un inventaire des plantes mycorrhizotrophes, d'éviter la monoculture, de privilégier des variétés rustiques, d'associer des arbres pour maintenir les réseaux (arbres fruitiers en particulier), d'associer des plantes ayant par ailleurs un effet bioprotecteur connu contre les maladies et ravageurs (basilic-cannelle par exemple), de maintenir certains réseaux racinaires après récolte, de limiter les cultures de choux et de navets, d'améliorer la disponibilité des semences destinées à l'agriculture biologique adaptées au milieu tropical. ii) Pour réduire l'apport d'intrants de synthèse, les pratiques proposées sont : utiliser du lombri-compost, de la chaux magnésienne et du fumier (avoir un atelier d'élevage à proximité par exemple) après avoir caractériser les besoins des différents types sols, greffer sur porte-greffe résistant aux principales maladies telluriques, utiliser les associations végétales traditionnelles. iii) Pour réduire la mécanisation, la mise en place de la permaculture, l'installation de bâches, l'utilisation de bois raméal fragmenté (avec proposition de l'achat collectif d'un broyeur) ou l'utilisation d'outils permettant un labour superficiel (grelinette) ont été proposés.

Différents leviers organisationnels dépassant le cadre d'application des mycorhizes ont été évoqués : favoriser la vente directe pour diminuer le prix des produits cultivés par des pratiques agroécologiques et favoriser leur valorisation, mutualiser les charges liées à l'emploi de salariés par la création d'une association d'employeurs, faciliter l'accès aux subventions.

⁶ Ce résultat n'est guère surprenant au regard du profil de la population étudiée puisqu'il s'agit d'agriculteurs sensibilisés aux principes de l'agroécologie.

Parmi ces propositions i) certaines sont déjà mises en œuvre au titre de leurs pratiques sur l'exploitation, les agriculteurs mettent alors en lien les pratiques qu'ils ont déjà adoptées avec la mycorhization ; ii) certaines propositions sont énoncées. L'agriculteur envisage de les mettre en pratique et le fait effectivement (nous avons pu le constater lors des enquêtes, exemple : associations tomates-oignons pour 11 agriculteurs sur 19) ; iii) d'autres propositions ont été énoncées mais n'ont pas de lien avec la mycorhization ou n'ont pas été suivi d'effets. On constate que les « mieux apprenants » passent plus facilement de la phase de partage de connaissances à la conception d'innovations en identifiant mieux que les autres les leviers d'action à mettre en œuvre.

Pour lever le frein d'expérience, le collectif d'agriculteurs présent à l'atelier de conception fait une double demande à la FREDON. D'une part, il s'agit de tester les sols des différentes « petites régions agricoles » afin d'évaluer leur capacité à favoriser les mycorhizes. D'autre part, le collectif d'agriculteur demande de fournir un répertoire les espèces végétales les plus mycorhizotrophes. L'évaluation technique et économique d'unités de production de mycorhizes locales est vivement sollicitée. Ces unités, qui pourraient être mises en place à la FREDON, par une structure collective (chez un agriculteur qui fournirait la « petite région agricole ») ou individuellement chez les agriculteurs. Une proposition d'action collective « coup de main » émerge pour la mise en place de prototypes de système de mycorhization on-farm.

A l'issue de l'atelier et suite à l'intérêt manifesté par les acteurs locaux (groupements de producteurs en maraîchage, cultures vivrières et arboriculture), la FREDON Martinique construit, avec notre expertise, le projet MYCOBIOTECH . MYCOBIOTECH vise à étudier la faisabilité d'une valorisation de mycorhizes locales en accompagnant les agriculteurs pour la mise en place de pratiques agroécologiques. Il s'agit d'aboutir à l'utilisation effective des mycorhizes sur le terrain par les agriculteurs pour contribuer à la promotion d'une agriculture familiale viable.

Les sous-objectifs du projet MYCOBIOTECH sont i) transférer et diffuser les connaissances sur les pratiques agroécologiques qui favorisent les mycorhizes aux agriculteurs ; ii) analyser les situations d'usage potentiel de multiplication des mycorhizes dans les systèmes de culture martiniquais ; iii) construire et évaluer un prototype de production de mycorhizes sur l'exploitation à partir des souches locales.

Ce projet tel que conçu prolonge le partenariat initié avec l'INRA et l'université des Antilles et s'inscrit pleinement dans la phase P de la méthode KCP®.

4 Discussion

Nous avons mis en place une démarche d'apprentissage et de conception innovante dans un cadre participatif associant des agriculteurs impliqués dans une dynamique agroécologique centrée sur la valorisation de la mycorhization. Ce dispositif collectif a permis de faire évoluer les apprentissages des agriculteurs en les inscrivant dans des phases de partage des connaissances et de conception de pratiques innovantes. Les résultats montrent que les agriculteurs inscrits dans des boucles d'apprentissage simple ou double sont plus enclins à lever les freins et à concevoir et à adopter des pratiques agroécologiques.

On souligne que les « très bons apprenants » identifient moins de freins que leurs homologues. Ce résultat peut s'interpréter d'une double manière. Une évolution du système de valeurs de ces agriculteurs (puisque les enquêtes sont réalisées postérieurement au premier atelier) peut en être l'origine. Au contraire ce résultat peut être le reflet de systèmes de normes et de valeur différenciés dès le départ chez ces agriculteurs.

Néanmoins, un certain nombre de limites à la démarche doivent être soulignées. L'atelier, réalisé en temps contraint, convoque l'immédiateté des réponses. Ce caractère ponctuel des réponses permet de faire s'exprimer l'agriculteur sur la plausibilité de la stratégie de mobilisation de mycorhizes indigènes sans que ces normes d'action évoluent. Néanmoins, le matériau de recueil de données étant basé sur les dires des acteurs, nous n'avons aucun moyen de vérifier la fiabilité des informations livrées en séance. Le protocole mis en place ne permet pas de déjouer les biais stratégiques liés au fait que les acteurs maîtrisant leurs discours et les informations qu'ils choisissent de partager peuvent se prêter ou non au jeu de révélation de leurs préférences sans que l'équipe de recherche soit en réelle mesure de le percevoir. Un exemple en est donné à travers les propositions énoncées ne sont pas suivies d'effet. Il reste à déterminer l'origine des difficultés rencontrées pour mettre en œuvre les propositions (i.e. effet d'annonce, difficulté agro-technique, économique, organisationnelle, etc.).

Les démarches et les outils mis en œuvre ont permis de souligner l'intérêt d'utiliser un objet intermédiaire comme support d'échanges entre les parties prenantes. Un objet intermédiaire est un objet appropriable par ses différents types d'utilisateurs et qui leur permet de faire exprimer aux parties prenantes leurs différents points de vue, niveau de connaissance et représentations. Il est défini comme "an entity shared by several different communities but viewed or used differently by each of them, being both plastic enough to adapt to local needs and the constraints of the several parties employing them, yet robust enough to maintain a

common identity across sites” (Star and Griesemer, 1989, p. 393). En effet à partir d’un même support, les agriculteurs apprennent et les chercheurs évaluent les apprentissages pour la co-construction d’innovations.

Cash et al. (2003) propose un cadre conceptuel repris par Martin (2015) pour positionner les objets intermédiaires qui sont destinés à créer une connexion entre les participants qui conçoivent des solutions candidates et discutent les avantages et les inconvénients de ces solutions.

Ce cadre d’analyse s’appuie sur les 3 propriétés auxquelles doivent répondre les objets intermédiaires : saillance, crédibilité et légitimité (Cash et al. 2003). « La saillance traite de la pertinence de l’évaluation des besoins des décideurs. La crédibilité implique la pertinence scientifique de la preuve et des arguments techniques. La légitimité reflète le respect dans la production de l’information et de la technologie des valeurs et des croyances divergentes des parties prenantes, au sein d’une démarche impartiale dans sa conduite, et juste dans le traitement des points de vue et des intérêts opposés » (Cash et al. 2003).

Au regard de la saillance, la démarche développée est le fruit d’une reformulation avec la FREDON de sa demande initiale pour une formation sur la mycorhization à destination des agriculteurs de son réseau de fermes agroécologiques. Elle correspond de ce point de vue au critère de saillance recherchée. La co-construction d’une démarche participative a permis une compréhension mutuelle des attentes et des contraintes des différents participants à la démarche : chercheurs en sciences biotechniques et sciences de la société, technicien de la FREDON et agriculteurs. L’intégration des spécificités de l’échantillon d’agriculteurs avec lesquels nous avons travaillé (agriculture de plein champ, tradition d’association de cultures, forte volonté d’écologisation des pratiques) permet de situer la démarche, ce qui contribue également à la saillance de l’outil. Quant au caractère systémique, il est au cœur de la démarche qui invite les agriculteurs à repenser leurs systèmes de cultures en intégrant leur complexité, l’incertitude et l’imperfection des résultats obtenus.

La crédibilité scientifique est assurée par le fait que nous sommes des chercheurs extérieurs aux institutions de conseil agricole qui, de l’aveu des agriculteurs, ont perdu en crédibilité parce qu’ils soutenaient, jusqu’à récemment, ces technologies inscrites dans le paradigme productiviste (chimisation, simplification des systèmes de culture). Etant des représentants d’institutions qui sont connues et reconnues localement pour leur rôle actif joué dans la promotion de pratiques agroécologiques, les connaissances, supports de la démarche, n’ont été contestées ni par la FREDON ni par les agriculteurs. L’intégration de connaissances scientifiques très récentes sur les réseaux mycorhiziens de même que la prise en compte des

considérants socio-économiques lors des enquêtes sont au cœur de la démarche. Face à la grande complexité, à l'incertitude et au caractère non-observable des processus, le choix d'un outil *software* est pertinent pour permettre aux agriculteurs de s'inscrire dans une logique d'apprentissage systémique. On rappelle en outre que les processus en jeu ne sont ni modélisables, ni sécables. Ils ne peuvent être non plus évalués isolément.

La légitimité de la démarche est quant à elle assurée par la transparence autour du programme de recherche et par la mobilisation de différents types de savoirs : scientifiques et profanes. Les points de vue de différents acteurs sont présentés et discutés.

La mise en œuvre de cette démarche d'apprentissage collectif a donné lieu à la conception d'un outil intermédiaire actuellement en cours de développement. Cet outil sera utilisé pour mettre en œuvre et comparer les résultats d'autres démarches participatives visant à favoriser apprentissage et co-conception d'innovations dans des contextes agro-systémiques et territoriaux variés (projets de recherche REACTION et SYSTEMYC⁷).

⁷ **REACTION** : REgulations naturelles et leviers d'ACTION : Focus sur la bioprotection préventive de la tomate par les symbioses mycorhiziennes. Projet Méta-programme INRA SMaCH (Sustainable Management of Crop Health), appel à projets 2014 « Mobiliser les régulations naturelles, surveiller, diagnostiquer, anticiper les risques pour la santé des cultures ». Coordination M Chave

SYSTEMYC : Conception de SYSTEmes de culture basés sur l'utilisation de la MYCorhization pour le biocontrôle des bioagresseurs telluriques de la tomate. Projet Pour et Sur le Plan Ecophyto, appel à projets 2014 « Contribuer à l'essor du biocontrôle ». Coordination M Chave

Partie 3 : Discussion

Maintenir la productivité des systèmes de cultures tout en réduisant leurs impacts environnementaux nécessite de concevoir des systèmes de cultures innovants. La mobilisation des régulations naturelles offre de nouvelles voies de gestion de la santé des cultures, alternatives à l'utilisation de produits phytopharmaceutiques ou à la sélection de variétés résistantes, dont la durabilité est fortement remise en question. Dans cette discussion, nous rappelons les principaux résultats de cette thèse et indiquons certaines difficultés et limites de notre travail ainsi que les perspectives que nous identifions.

I. Rappel des principaux résultats de la thèse

Cette thèse a contribué à produire des connaissances et des outils tout en élargissant l'espace des alternatives par une démarche de conception innovante de systèmes de cultures bioprotégés.

I.1 Connaissances

Les connaissances, issues de l'analyse de la littérature et synthétisées **dans le premier chapitre de la partie « Conception innovante de systèmes de cultures bioprotégés »**, montrent que la mobilisation de processus rhizosphériques antagonistes est une stratégie de régulation des bioagresseurs telluriques potentiellement efficace, fondée sur les multiples mécanismes d'interaction des plantes avec leur microbiome, ou « second génome » (Berendsen et al. 2012) (2^{ème} partie, chapitre I.1.). La cible est la biorégulation rhizosphérique, dont le potentiel est largement sous-exploité en agriculture. C'est le cas en particulier dans la lutte contre des bioagresseurs telluriques tels que la bactérie phytopathogène, *Ralstonia solanacearum*, comme le montre l'analyse des pratiques (amendements du sol, associations végétales, rotations, inoculation d'agents de biocontrôle, biodésinfection, utilisation de stimulateurs de défenses des plantes), des processus et des fonctions associées (réduction de l'inoculum du sol, induction des défenses de la plante, bioprotection rhizosphérique), à la gestion agroécologique des maladies causées par cette bactérie (2^{ème} partie, chapitre I.2). Les processus rhizosphériques bioprotecteurs sont cependant extrêmement complexes et difficiles à étudier puisqu'ils font intervenir une multitude d'organismes (bactéries, champignons, oomycètes mais aussi de nombreux invertébrés), en interaction, avec la plante et entre eux, dans un milieu opaque. Une difficulté supplémentaire est liée à la pérennisation dans le temps de ces processus bénéfiques de

biorégulation. De plus ils doivent être pilotés au regard et en complémentarité d'autres processus, participant d'une approche multicritère et systémique des interactions dans les agroécosystèmes. Cependant, même si la compréhension des processus rhizosphériques bioprotecteurs nécessite encore de très nombreuses connaissances, les connaissances actuelles permettent de mobiliser certains processus clés. La mycorhization, par exemple, est un des processus potentiellement mobilisables pour contribuer à une gestion agroécologique de *R. solanacearum*.

Dans le deuxième chapitre, la pérennisation et la complémentarité des processus de biorégulation associés à la mycorhization, représentant des verrous majeurs pour une mobilisation efficace, ont été abordés par une approche expérimentale. Nous avons montré que la mobilisation de réseaux mycorhiziens indigènes par une plante donneuse telle que *Allium fistulosum* permet une mycorhization précoce de la tomate associée, reproduisant ainsi l'effet-donneur de mycorhizes démontré *in vitro* par Voets et al. (2009). Intégrer ces résultats dans les stratégies de valorisation de la mycorhization pour la santé et la productivité des cultures invite non seulement à une reconception des systèmes de cultures mais aussi des systèmes d'innovation agricoles pour l'émergence et l'accompagnement de niches qui se différencient de la technologie d'inoculation de souches exogènes (amplification de souches de mycorhizes indigènes, on-farm ou par une structure dédiée : organisation collective d'agriculteurs, pépinière, entreprise). Dans un deuxième temps, nous nous sommes penchés sur la complémentarité entre processus bioprotecteurs, mais également entre leviers d'action. Nous avons mis en oeuvre pour la première fois *in vitro*, le système Half-Arbuscular Mycorrhiza-Plant conçu par Voets et al. (2009) avec *C. spectabilis* comme plante donneuse, d'une part, et la tomate en receveuse, d'autre part. Nous avons montré, en conditions contrôlées, que l'association de plantes mycorhizotrophes aux propriétés allélopathiques, telles que *Crotalaria spectabilis* conduit à une réduction de l'incidence du flétrissement bactérien, bien qu'en présence de la souche émergente de *R. solanacearum*, extrêmement agressive. L'effet bioprotecteur de la mycorhization est significatif mais inférieur à l'effet de *C. spectabilis*. Nous avons pu associer les 4 organismes étudiés (i.e. tomate, *C. spectabilis*, *R. solanacearum* et *R. irregularis*) et observer les dynamiques du flétrissement bactérien obtenus avec les systèmes associant *C. spectabilis* à la tomate via un réseau dense de mycélium de *R. irregularis*. Cependant les difficultés techniques liées aux contraintes d'entretien des systèmes, inhérentes aux dispositifs *in vitro* utilisés dans les expérimentations, ne nous ont pas permis d'interpréter statistiquement les résultats. Par ailleurs, les mécanismes

moléculaires impliqués sont complexes et restent à investiguer par des outils qui n'étaient pas accessibles sur place (suivi des exsudats racinaires de *C. spectabilis* dans le temps, marqueurs moléculaires d'induction des défenses de la tomate, microscopie pour évaluer la colonisation racinaire, etc.). Le développement d'un design expérimental qui permette d'analyser les échanges entre plantes, reliées par un réseau mycorhizien et soumis à des agents pathogènes, fait partie des travaux à venir programmés dans le cadre du projet REACTION⁸. La pérennisation des processus bioprotecteurs au champ pourrait être assurée par le développement de réseaux mycorhiziens via l'association de plantes mycorhizotrophes, d'une part, et le transport des molécules allélopathiques d'une plante donneuse à une plante réceptrice, d'autre part. Ces hypothèses n'ont encore jamais été validées (Barto et al. 2012).

Dans le troisième chapitre, face à la diversité des leviers et des échelles d'action offerts par l'ingénierie agroécologique pour la conception innovante de « systèmes de cultures bioprotégés », nous montrons que le choix des leviers dépend du contexte agrosystémique et territorial. De plus, contrairement au transfert de technologies (produits phytopharmaceutiques, variétés résistantes) qui fondent les systèmes actuels confrontés à l'émergence continue de nouvelles problématiques phytosanitaires, une démarche d'ingénierie agroécologique permet la co-construction d'une grande diversité d'innovations qui peuvent émerger à différentes échelles. L'implication des acteurs du système d'innovation agricole local (agriculteurs, conseillers, chercheurs etc.) dans des démarches participatives, permet d'identifier les freins et de co-construire des propositions d'action innovantes. L'analyse d'un premier échantillon d'agriculteurs martiniquais (maraîchers et arboriculteurs sensibilisés aux démarches d'agroécologie) montre qu'un meilleur apprentissage augmente la capacité des acteurs à faire des propositions pour lever les freins liés à la conception et à la mise en œuvre d'innovations agroécologiques.

I.2 Outils

En termes de produits génériques: 2 grilles d'analyse et 2 outils innovants ont été conçus et développés. Une attention renforcée sera portée à leur « situation d'usage » pour continuer le

⁸ **REACTION** : REgulations naturelles et leviers d'ACTION : Focus sur la bioprotection préventive de la tomate par les symbioses mycorhiziennes. Projet Métaprogramme INRA SMaCH (Sustainable Management of Crop Health), appel à projets 2014 « Mobiliser les régulations naturelles, surveiller, diagnostiquer, anticiper les risques pour la santé des cultures ». Coordination M Chave

processus de conception innovante de chacun d'entre eux (Cerf et al. 2012).

Le premier chapitre propose une grille d'analyse « pratiques agroécologiques-processus-fonctions » en différenciant 3 fonctions pour l'ingénierie agroécologique, appliquée à la protection des cultures contre les maladies du sol : réduire l'inoculum du sol, bioprotéger les racines, neutraliser les interactions avec la plante. Ce cadre a été utilisé pour l'analyse bibliographique des publications qui évaluent des stratégies de gestion agroécologique de *R. solanacearum*. Il pourrait être transposé à l'étude d'autres agents pathogènes telluriques (nématodes, champignons, oomycètes phytopathogènes).

Dans le troisième chapitre, nous proposons une grille d'analyse générique pour identifier des leviers d'action visant à mobiliser des interactions écologiques favorables ou défavorables pour contribuer à la santé des cultures. Outil conçu pour l'exploration de nouvelles voies de régulations naturelles, cette grille permet également de comparer des stratégies mises en œuvre (i.e. systèmes conventionnels/systèmes agroécologiques).

La grille des ABCs nous a permis de positionner les voies explorées dans les chapitres précédents dans un cadre multi-scalaire et d'identifier de nouvelles voies de régulation naturelles pour la santé des cultures. Elle a été appliquée aux interactions entre plante et microorganismes (i) pathogènes d'une part (avec un focus sur *R. solanacearum*) et (ii) bénéfiques d'autre part (avec un focus sur *R. irregularis*). Sa portée générique et son utilité pour positionner et identifier de nouvelles voies de régulation pour la santé des cultures pourront être confirmées à partir d'autres cas d'étude. Il s'agirait par exemple de mener une analyse systémique, à différentes échelles, des stratégies de régulation naturelles des ravageurs aériens telles que la lutte biologique par acclimatation ou par lâchers inondatifs (Add), la gestion des couverts végétaux qui favorisent les parasitoïdes ou les prédateurs (Boost), la mise en place de corridors écologiques qui favorisent la circulation des biodéfenseurs entre parcelles (Connect), les stratégies push-pull ou par la mise en place de filet insect-proof (Avoid). Une approche de conception innovante pourrait permettre d'identifier et d'explorer de nouvelles stratégies de régulation, voire d'élargir la grille des ABCs.

Parmi les produits innovants conçus à partir des résultats du **chapitre II.1.**, un dispositif optimisé de mycorhization *on farm* basé sur la mobilisation de réseaux de mycorhizes

indigènes est en cours de développement. Il sera mis en œuvre dans le cadre du projet REACTION.

Par ailleurs, suite aux besoins exprimés dans le cadre de la démarche participative (**chapitre III.2.**) un outil intermédiaire permettant, d'une part, de favoriser les apprentissages et, d'autre part, d'analyser ces apprentissages a été conçu sous la forme d'un jeu de plateau. Elaboré dans le cadre du projet REACTION, il sera utilisé au cours des ateliers participatifs programmés dans le projet SYSTEMYC⁹ dans différentes régions : Guadeloupe, Roussillon, Provence-Alpes-Côte-d'Azur.

I.3 Démarche de conception innovante

Le formalisme de la conception innovante a été utilisé pour construire et présenter la démarche de cette thèse, ainsi que ses résultats. La formalisation des étapes du raisonnement via la théorie C-K a permis d'« explorer sans se disperser, et sans s'enfermer dans des directions choisies arbitrairement », en comparaison de méthodes dites « de créativité » ou de « conception réglée » (Le Masson et al. 2006). Cette démarche a permis de mobiliser différents types de connaissances - issues de l'analyse de la littérature, de l'expérimentation, de savoirs profanes, de l'analyse du contexte socio-économique - qui permettent d'affiner un concept initial jusqu'à la « co-conception de systèmes de culture innovants recourant aux plantes mycorhizotrophes pour la bioprotection de la tomate ». En Martinique ces systèmes de culture associent tomates et *Allium fistulosum* en interrang, ou s'appuient sur des dispositifs de mobilisation de mycorhizes indigènes on-farm. Alors qu'une démarche de conception réglée aurait pu conduire à la production d'un produit à base de racines mycorhizées, le type d'objet produit n'était pas prévisible au début de notre processus de conception. A l'issue de notre démarche, c'est une organisation collective basée sur l'exploitation de mycorhizes locales (projet RITA2 MYCOBIOTECH) qui est proposée ainsi que des outils (dispositif, jeu,

⁹ **SYSTEMYC** : Conception de SYSTEmes de culture basés sur l'utilisation de la MYCorhization pour le biocontrôle des bioagresseurs telluriques de la tomate. Projet Pour et Sur le Plan Ecophyto, appel à projets 2014 « Contribuer à l'essor du biocontrôle ». Coordination M Chave

bibliothèque de propositions) mobilisables par différents acteurs pour de nouvelles explorations.

Au cours de cette thèse, les transitions entre chapitres explicitent le cheminement de la conception au sein d'« espaces de travail, dans lesquels les apprentissages nécessaires au raisonnement de conception sont possibles », appelés « espaces de conception » dans la théorie C-K (Le Masson et al. 2006). L'espace de conception est « issu » d'un espace d'exploration plus global, « espace de pilotage de la valeur » qui initie les espaces de conception et en synthétise les apprentissages. La théorie C-K s'appuie sur l'« espace de pilotage de la valeur » pour proposer des outils de management de la fonction Innovation qui permettent d'organiser le processus de conception (comités décisionnels, planification, évaluation des coûts, définition des critères de réussite etc.) (Le Masson et al. 2006, p.290). La théorie C-K est une théorie du raisonnement de conception à vocation universelle. Elle a donné lieu à des avancées en sciences de gestion plutôt tournées vers les entreprises industrielles pour les aider à développer des stratégies d'innovation, à se doter d'outils et de méthodes de conception et de nouvelles formes d'organisation. Dans certaines entreprises, la fonction Innovation s'est matérialisée par la création d'un service différencié des services de Recherche et Développement tel que le *Innovation Hub* de Thalès par exemple (Weil 2014 communication pers.).

La mise en œuvre d'outils et de méthodes de conception tirées de la théorie C-K dans le domaine agricole, comme l'a proposée Berthet (2013), présente de nombreuses différences avec une application au domaine industriel. Dans le domaine agricole, la diversité des acteurs impliqués dans le processus de conception est importante. Les verrouillages cognitifs et socio-techniques sont nombreux. Agriculteurs, pouvoirs publics, industriels, conseillers, prescripteurs, chercheurs, ont des cultures, des échéances, des intérêts et des objectifs différents, qui peuvent parfois être antagonistes ou incompatibles (Berthet 2013). De plus la question de la légitimité des « concepteurs » se pose. Le passage d'approches linéaires de l'innovation à l'approche interactive « systèmes d'innovation agricoles » demande la mise en œuvre de dispositifs d'interface et de gouvernance de l'innovation agricole à différentes échelles territoriales (Chave et al. 2012). La recherche agronomique tient une place particulièrement importante pour la construction de la gouvernance de la conception innovante en agriculture. Alors qu'elle est jusqu'ici majoritairement orientée vers la production de connaissances transférées ou diffusées par d'autres, l'intégration à une dynamique participative de conception innovante est nécessaire dans le cadre du changement de paradigme associé à la transition agroécologique.

II. Quelques difficultés et limites du travail présenté

II.1 Ingénierie agroécologique et incertitudes

Soulignons que la mise en œuvre de démarches d'ingénierie agroécologique s'inscrit dans un contexte de fortes incertitudes. Ces dernières sont de diverses natures :

- i) scientifique : les connaissances se construisent *in itinere*, la production et le transfert de connaissances ne relèvent plus seulement de démarches descendantes mais sont de plus en plus le fait d'interactions entre acteurs. Ce contexte d'incertitude induit de la confusion et tend à altérer le crédit scientifique ;
- ii) relationnelle : comme un grand nombre d'acteurs interviennent désormais dans la production et le partage des connaissances, ces nouveaux acteurs de la chaîne d'innovation doivent se coordonner et mettre en place des routines de fonctionnement ;
- iii) liée à l'évolution du métier de l'agriculteur : ce dernier est en effet sur-sollicité pour faire émerger et s'approprier de nouvelles pratiques alors que le message technique n'est pas lui-même stabilisé, et que l'agriculteur n'est pas suffisamment accompagné pour souscrire au nouveau paradigme technologique.

Dans ce contexte de multiples incertitudes, l'incomplétude et le manque d'accès aux connaissances sont des freins majeurs à la conception et à l'adoption de pratiques agroécologiques (Angeon et al. 2014).

II.2 Transition agroécologique

Cette thèse propose une démarche qui s'inscrit dans la dynamique de la transition agroécologique, c'est à dire une démarche holistique, transdisciplinaire, participative, orientée vers l'action et située (territorialisée) (Mendez et al. 2013, Duru et al. 2014, Angeon et al. 2014). Certaines difficultés et limites de ce type d'approche doivent cependant être soulignées.

- i) Le caractère holistique permet d'envisager des complémentarités ou des synergies entre processus de régulation naturelle mais il nécessite également d'identifier les rétro-actions, les interactions défavorables, d'arbitrer les compromis et d'anticiper les dis-services ce qui requière également une démarche exploratoire.

- ii) La transdisciplinarité, qui nécessite de créer une vision commune des problématiques et de leurs solutions, se heurte à de nombreux verrouillages cognitifs issus de routines défensives de la part de tous les types d'acteurs.
- iii) L'orientation vers l'action dans un contexte de forte incertitude est difficile à mettre en œuvre : les acteurs ne sont pas prêts à prendre certains risques. Le coût et la durée de la phase de transition sont limitants.
- iv) La dynamique participative doit répondre aux attentes des utilisateurs, les agriculteurs dans notre cas. Les critères de crédibilité, légitimité et saillance doivent être respectés (Cash et al. 2003, Martin 2015). Le positionnement du chercheur est délicat entre les fortes attentes des acteurs de terrain sollicités et la nécessité d'intégrer les démarches dans un cadre scientifique global.
- v) La nécessité de situer les démarches d'ingénierie agroécologique questionne leur généricité.

III. Santé des cultures et innovation: ouverture de l'espace des alternatives

III.1 Bioprotection rhizosphérique

Ce travail de thèse a permis l'exploration d'un concept nouveau de gestion de la santé des cultures pour la conception de « systèmes de cultures bioprotégés par la mobilisation de processus rhizosphériques ». Il s'appuie sur les propositions de différents auteurs, tels que Duhamel et Vandenkoornhuyse (2013), Gopal et al. (2013), Orrell et Bennett (2013), Berg et al. (2014), encourageant l'exploitation du « second génome des plantes » et considérant les plantes et leur microbiome associé comme des méta-organismes ou *holobiontes* (Hartmann et al. 2014). La littérature récente est particulièrement riche sur cette thématique. L'ensemble des auteurs s'accorde ainsi à dire que l'immense « trésor » de biodiversité que représentent les microorganismes de la rhizosphère, va ouvrir de nouvelles perspectives pour une production agricole durable dans le contexte des changements globaux. Ainsi, les progrès sans précédent des technologies d'étude des interactions entre plantes et microorganismes rhizosphériques (métagénomique, transcriptomique, métabolomique et autres -omiques) permettent d'imaginer des modalités originales d'exploitation de ces micro-organismes. Nous ne sommes qu'au tout début de l'utilisation de la première source de biodiversité au monde !

Différents leviers sont proposées dans la littérature : intégrer la capacité des plantes à créer des symbioses aux critères des sélectionneurs (Gopal et al. 2013) ; caractériser, multiplier pour ré-inoculer des communautés microbiennes issues de sols suppressifs dans d'autres parcelles, ou modifier génétiquement ces communautés dans l'espoir d'optimiser leur efficacité (Sanders 2010), « tayloriser » l'enrobage des graines avec des microorganismes symbiotiques (Orrell et Bennett 2013). Les principaux leviers proposés sont actionnables à une échelle globale: sélection variétale, production de complexes microbiens sélectionnés ou modifiés génétiquement destinés à l'inoculation, introduction d'agents de biocontrôle dans l'enrobage des graines. Ces différentes propositions s'inscrivent très majoritairement dans les stratégies actuelles de protection des plantes visant à optimiser ou substituer les intrants (qu'ils soient ou non biologiques). Par projection à long terme dans des stratégies de gestion de la santé des cultures au champ, on peut imaginer des innovations du même type que celles qui sont portées par le paradigme productiviste, portées par le même type de trajectoires descendantes, inscrites dans le régime socio-technique dominant. Elles s'inscrivent dans une perspective d'écologisation faible de l'agriculture (Duru et al. 2014). Duru et al. distinguent en effet *« deux formes de modernisation écologique de l'agriculture. La forme « faible » correspond à la mise en œuvre de bonnes pratiques pour améliorer l'efficacité des intrants ou en réduire les impacts environnementaux. La forme « profonde » correspond à un changement de paradigme dans la mesure où l'on cherche à substituer aux intrants classiques (notamment chimiques) les services rendus par la diversité biologique des agroécosystèmes. Sa mise en œuvre est complexe car il est nécessaire de réviser les modes de gestion des exploitations, des filières et des ressources dans un territoire. »* Or les processus rhizosphériques sont extrêmement complexes et de très nombreux facteurs influencent les communautés microbiennes de la rhizosphère (Berg et Smalla 2009). La gestion de la durabilité des processus mobilisés de même que l'anticipation des dis-services, sont des questions cruciales.

L'exemple de la mobilisation des mycorhizes présenté dans cette thèse, montre que des stratégies alternatives mobilisant les micro-organismes indigènes peuvent être explorées et présentent de réels atouts quant à la durabilité des processus. Adaptés aux conditions locales, les micro-organismes qui seraient récoltés sur une parcelle, multipliés *on farm* par des dispositifs dédiés à l'extérieur de la parcelle, et réintroduits par la suite, présente une probabilité plus élevée d'installation durable, sans s'exposer à priori au risque d'invasion d'écosystèmes non-cibles. Ils peuvent aussi être multipliés directement sur la parcelle par l'association de plantes mycorhizotrophes. Une telle amplification d'un processus écologique,

source de services écosystémiques intrants, s'inscrit dans une perspective « d'écologisation profonde » de l'agriculture (Duru et al. 2014). Comme nous l'avons montré elle doit être appuyée par des actions à différentes échelles. On constate cependant que, malgré un consensus de la part des chercheurs sur la pertinence de mobiliser les mycorhizes indigènes et sur sa faisabilité (chapitre II.1), très peu de projets de recherches ont pour objectif d'explorer cette biodiversité (Angeon et Chave 2014). La mise en œuvre de démarches participatives locales doit être encouragée pour une « écologisation profonde » de l'agriculture.

III.2 Réseaux mycorhiziens et agriculture

L'exploitation des réseaux mycorhiziens en agriculture est une approche innovante. Les processus de facilitation, de distribution des ressources ou d'échanges de molécules entre plantes via les réseaux mycorhiziens commencent tout juste à être explorés alors que l'impact écologique des mycorhizes, est largement reconnu et associé à une très large distribution (gamme d'hôtes importante, présence dans de nombreux écosystèmes) (Van der Heijden et Horton 2009). L'exceptionnelle durabilité des symbioses mycorhiziennes, qui ont passé avec succès « le filtre de l'évolution » depuis plus de 450 millions d'années, soulève toujours de nombreuses questions. L'intérêt réciproque des partenaires - plante et champignon- a été démontré dans différentes études telles que celle de Kiers et al. (2011) qui montre comment plantes et champignons monnayent leurs échanges au sein d'un « *plant-fungi market-place* » (Selosse 2011). Cette réciprocité n'existe cependant pas ou plus dans certaines interactions mycorhiziennes (cas des orchidées par exemple). De nombreux mécanismes du signalement de défense via le réseau mycorhizien ne sont encore que théoriques. Le signal pourrait par exemple ne pas être chimique mais électrique (Babikova et al. 2013.). Achatz et al. (2014) montrent, pour la première fois au champ à notre connaissance, que les hyphes mycorhiziennes jouent un rôle important dans l'extention de la zone d'action des molécules allélopathiques. Ils démontrent que les réseaux mycorhiziens souterrains sont susceptibles de constituer des « autoroutes » qui facilitent le transport des molécules allélopathiques tel que l'ont proposé Barto et al. (2012) avec le modèle NeBaZ (Network Enhanced Bioactive Zone model). Notons que si les réseaux mycorhiziens facilitent le transport de molécules, le propre métabolisme du champignon doit également être pris en compte.

L'intégration des réseaux mycorhiziens dans la conception innovante de systèmes de cultures contribue à renforcer le passage d'une vision phytocentrée de la « protection des plantes » à une vision holistique de la « santé des cultures ». La perspective d'exploitation de

collaborations entre plantes via la circulation de molécules allélopathiques ou de molécules signal, voir de microorganismes bénéfiques, ouvre de réelles perspectives de conception de systèmes de cultures bioprotégés durablement. Babikova et al. (2013) évoque, par exemple, la culture de plantes « sentinelles » qui seraient les premières attaquées et « diffuseraient l’alerte » pour le reste de la culture via les réseaux mycorhiziens. Les dis-services potentiels devront bien sûr également être explorés. Le développement de méthodes et d’outils pour étudier les interactions entre plantes en réseau et leurs effets de bioprotection vis-à-vis des bioagresseurs (tels que les systèmes mis en œuvre dans le chapitre 2.2) est tout aussi nécessaire que l’intégration des connaissances nouvelles sur ces interactions dans les démarches de conception.

Conclusion

Nos recherches ont porté sur l'exploration d'alternatives aux stratégies conventionnelles de protection des cultures par une démarche d'ingénierie agroécologique. Cette démarche, visant la conception de systèmes de cultures bioprotégés, s'est appuyée sur des interactions multiples entre différents types de connaissances souvent incomplètes et incertaines (savoirs scientifiques, savoirs des agriculteurs, éléments du contexte socio-technique) dont l'assemblage a requis la mise en œuvre d'une méthodologie de conception innovante. De nouvelles stratégies de régulation des bioagresseurs valorisant les services rendus par la biodiversité ont ainsi pu être explorées. Certaines « preuves de concept » ont été apportées et continueront à être investiguées. Dans cet objectif, nous avons conçu et mis en œuvre différents types d'interfaces permettant de partager et de faire progresser les connaissances (dispositif expérimental, atelier participatif, objet intermédiaire, grille d'analyse générique). Ces outils ont contribué à la co-construction d'une vision transdisciplinaire de systèmes de cultures recourant aux plantes mycorhizotrophes.

Les connaissances et outils produits dans cette thèse seront mobilisés et développés dans d'autres contextes agro-systémiques et territoriaux dans le cadre des projets REACTION et SYSTEMYC que je coordonne aujourd'hui. Ces projets visent en effet à valoriser les réseaux mycorhiziens pour la santé des cultures maraîchères (systèmes de cultures tomate en plein champ ou sous abris froids, inscrits dans une dynamique de réduction d'intrants (i.e. agriculture biologique, permaculture, agroforesterie) en Guadeloupe, Provence-Alpes-Côte-d'Azur, Languedoc-Roussillon et Pyrénées Orientales.

Cette dynamique pourrait être élargie à des territoires où l'agriculture familiale est fortement représentée. Ces systèmes réunissent, dans de nombreuses situations, les conditions favorables au développement de démarches d'ingénierie agroécologique, du fait des pratiques qui y sont développées (faible apport d'intrants, cultures associées, etc.) et de la capacité des agriculteurs à s'adapter et à s'organiser. Ce sont par ailleurs, les systèmes les plus représentés numériquement aujourd'hui et pour lesquels les enjeux de satisfaction alimentaire d'une planète en démographie croissante devront être saisis.

L'inscription de ma thèse dans une démarche d'ingénierie agroécologique m'a permis d'être moi-même à l'interface entre différents types de connaissances et différents acteurs, positionnement qui correspond à ma sensibilité.

Références bibliographiques

- Abdel-Monaim MF and Abo-Elyousr KA (2012) Effect of preceding and intercropping crops on suppression of lentil damping-off and root rot disease in New Valley–Egypt. *Crop Science* 32 :41–46
- Achatz M, Morris EK, Müller F, Hilker M, Rillig MC (2014) Soil hypha-mediated movement of allelochemicals: arbuscular mycorrhizae extend the bioactive zone of juglone. *Functional Ecology* 28 : 1020-1029
- Adhikari TB and Basnyat RC (1998) Effect of crop rotation and cultivar resistance on bacterial wilt of tomato in Nepal. *Canadian Journal Plant Pathology* 20: 283-287.
- Adholeya A (2013) Application of AMFs in global farming interventions: towards a full circle. In Abstracts, 7th international conference on mycorrhiza “Mycorrhiza for all : an under-earth revolution”. 6-11 January 3013, New Delhi, India.
- Agogué M (2013) L'innovation orpheline. Presses des MINES.
- Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H (2005) Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435:824–827
- Akköprü A, Demir S (2005) Biological control of *Fusarium* wilt in tomato caused by *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* by AMF *Glomus intraradices* and some rhizobacteria. *Journal Phytopathology* 153:544–550
- Aliye N, Fininsa C, Hiskias Y (2008) Evaluation of rhizosphere bacterial antagonists for their potential to bioprotect potato *Solanum tuberosum* against bacterial wilt *Ralstonia solanacearum*. *Biological Control* 47: 282-288
- Altieri MA (1983) *Agroecology: the scientific basis of alternative agriculture*. Berkeley: Div. Biol. Control, Univ. Calif. 162 pp.
- Altieri MA (1995) *Agroecology: the science of sustainable agriculture* (No. 2. ed.). Westview Press.
- Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 19-31
- Altieri MA, Nicholls C, Funes F (2012) The scaling up of agroecology: spreading the hope for food sovereignty and resiliency, A contribution to discussions at Rio+20 on issues at the interface of hunger, agriculture, environment and social justice, SOCLA's Rio+20 position paper, 20p.

- Alvarez B, Biosca EG, López MM (2010) On the life of *Ralstonia solanacearum*, a destructive bacterial plant pathogen. In Current research, technology and education topics in applied microbiology and microbial biotechnology. Mendez-Vilas A, Ed., 1 : 267-279
- Angeon V (2008) L'explicitation du rôle des relations sociales dans les mécanismes de développement territorial, *Revue d'Economie Régionale et Urbaine*, n° 4, pp. 237-250
- Angeon V, Ozier-Lafontaine H, Lesieur-Jannoyer M, Larade A (2014) Agroecology, theory, controversy and governance. In: Ozier-Lafontaine H, Lesueur- Jannoyer M (ed) *Agroecology and Global Change. Sustain Agr Rev* 15 pp 1-22.
- Anith KN, Momol MT, Kloepper JW, Marois JJ, Olson SM, Jones JB (2004) Efficacy of plant growth-promotin-rhizobacteria, acibenzolar-S-methyl, and soil amendment for integrated management of bacterial wilt on tomato. *Plant Disease* 88:669–73
- Argyris C and Schön DA (1996) *Organizational learning. 2. Theory, method, and practice.* Addison-Wesley.
- Argyris C and Schön DA (2002) *Apprentissage organisationnel: théorie, méthode, pratique.* De Boeck Supérieur.
- Avenier MJ et Schmitt C (2007) *La construction de saviors pour l'action.* Eds. L'hamattan
- Azcón-Aguilar C and Barea JM (1997) Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens – an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6: 457-464.
- Azcón-Aguilar C and Barea JM (1997) Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens—an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6: 457–464.
- Azcón-Aguilar C and Barea JM (1997). Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens—an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6: 457-464
- Babikova Z, Johnson D, Bruce T, Pickett J, Gilbert L (2014) Underground allies: How and why do mycelial networks help plants defend themselves? *BioEssays* 36: 21-26
- Badri DV and Vivanco JM (2009) Regulation and function of root exudates. *Plant Cell Environnement* 32: 666–681
- Bago B, Pfeffer PE, Shachar-Hill Y (2000) Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhiza. *Plant physiology* 124:949-957
- Bainard LD, Koch AM, Gordon AM, Klironomos JN (2012) Temporal and compositional differences of arbuscular mycorrhizal fungal communities in conventional monocropping and tree-based intercropping systems. *Soil Biology Biochemistry* 45 : 172–180

- Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review Plant Biology* 57: 233–266
- Bakker MG, Manter DK, Sheflin AM, Weir TL, Vivanco JM (2012) Harnessing the rhizosphere microbiome through plant breeding and agricultural management. *Plant soil* 360:1-13
- Barahona E, Navazo A, Martinez-Granero F, Zea-Bonilla T, Perez-Jimenez RM, Martin M, Rivilla R (2011) A *Pseudomonas fluorescens* F113 mutant with enhanced competitive colonization ability shows improved biocontrol activity against fungal root pathogens. *Applied Environmental Microbiology* 77: 5412–5419
- Barrios E (2007) Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics* 64:269–285
- Baroiller JF, Cerf M, Monod H, Ozier-Lafontaine H, Reboud X (2011) Ecole Pratique de Management de la Recherche Agronomique (EPMRA) - 3ème promotion. L'ingénierie à l'Inra. Dossier de direction INRA.
- Barto EK, Weidenhamer JD, Cipollini D, Rillig MC (2012) Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends in Plant Science* 17: 633–637
- Berendsen RL, Pieterse CMJ, Bakker PAHM (2012) The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science* 17: 478–486
- Berg G, Smalla K (2009) Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. *FEMS Microbiology Ecology* 68: 1–13
- Berg G, Grube M, Schloter M, Smalla K (2014) Unraveling the plant microbiome: looking back and future perspectives. *Plant-Microbe Interaction* 5 :148
- Berg G, Zachow C, Lottmann J, Götz M, Costa R, Smalla K (2005) Impact of plant species and site on rhizosphere-associated fungi antagonistic to *Verticillium dahliae* Kleb. *Applied Environmental Microbiology* 171: 4203–4213
- Berthet E (2013) Contribution à une théorie de la conception des agro-écosystèmes. Fonds écologiques et inconnu commun. Thèse de doctorat ParisTech délivré par l'Ecole nationale supérieure des mines de Paris.
- Biancotto A (2012) Micorrizzazione del ranuncolo, un primo passo per l'introduzione dei funghi micorrizici arbuscolari in floricoltura. Poster, Istituto regionale per la floricoltura, Torino, Italia.

- Blancard D, Prior P (2013) Méthodes de protection contre *Ralstonia solanacearum* (flétrissement bactérien). ePhytia.
- Boshou, L., 2005. A broad review and perspective on breeding for resistance to bacterial wilt, in: Bacterial Wilt Disease and the *Ralstonia Solanacearum* Species Complex. C. Allen, Ph. Prior & A. C. Hayward, St-Paul, Minnesota, pp. 225–238.
- Bolwerk A, Lagopodi A, Wijfjes A, Lamers G, Chin-A-Woeng TFC, Lugtenberg B, Bloemberg G (2003) Interactions in the tomato rhizosphere of two *Pseudomonas* biocontrol strains with the phytopathogenic fungus *Fusarium oxysporum* f.sp. *radicis-lycopersici*. Molecular Plant Microbe Interaction 16: 983–993
- Borrero C, Ordovas J, Trillas MI, Aviles M (2006) Tomato Fusarium wilt suppressiveness. The relationship between the organic plant growth media and their microbial communities as characterised by Biolog (R). Soil Biology Biochemistry 38: 1631–1637
- Boudreau MA (2013) Diseases in Intercropping Systems. Annual Revue Phytopathology 51:499-519
- BRIO project - Banking Rhizosphere Micro-Organisms European - Russian Initiative. FP7-KBBE.2010.1.4-06: EU-Russia Partnership initiative in Microbes-Plant Biodiversities.
- Brussaard L, de Ruiter PC, Brown GG (2007) Soil biodiversity for agricultural sustainability. Agriculture Ecosystems Environnement 121: 233–244
- Buddenhagen I, Kelman A (1964) Biological and Physiological Aspects of Bacterial Wilt Caused by *Pseudomonas Solanacearum*. Annual Review of Phytopathology 2, 203–230
- Buzan T (1995) Dessine-moi l'intelligence. Guide d'accès à la dynamique mentale, les éditions d'organisation.
- Cabidoche YM, Achard R, Cattan P, Clermont-Dauphin C, Massat F, Sansoulet J (2009) Long-term pollution by chlordecone of tropical volcanic soils in the French West Indies: A simple leaching model accounts for current residue. Environmental pollution 157:1697-1705
- Cash DW, Clark WC, Alcock F, Dickson NM, Eckley N, Guston DH, Jäger J, Mitchell RB, 2003. Knowledge systems for sustainable development. P. Natl. Acad. Sci. USA 100: 8086–91.
- Cerf M, Jeuffroy MH, Prost L, Meynard JM (2012) Participatory design of agricultural decision support tools: taking account of the use situations. Agronomy for sustainable development, 32: 899-910
- Cetintas R, Dickson DW (2004) Persistence and suppressiveness of *Pasteuria penetrans* to *Meloidogyne arenaria* race 1. Journal of Nematology 36: 540–549

- Chaparro JM, Sheflin AM, Manter DK, Vivanco JM (2012) Manipulating the soil microbiome to increase soil health and plant fertility. *Biology Fertility Soils* 48:489–499
- Chave M, Dabert P, Brun R, Godon JJ, Poncet C (2008) Dynamics of rhizoplane bacterial communities subjected to physicochemical treatments in hydroponic crops. *Crop Protection* 27: 418–426
- Chave M, Ozier-Lafontaine H, Noël Y (2012) Towards Agricultural Innovation Systems: Designing an operational interface, *Outlook on Agriculture*, 40 (2): 81-86.
- Chave M, Tchamitchian M, Ozier-Lafontaine H (2014). Agroecological Engineering to Biocontrol Soil Pests for Crop Health. In *Sustainable Agriculture Reviews 14*. Springer International Publishing: 269-297
- Chellemi DO, Olson SM, Mitchell DJ, Secker I, McSorley R (1997) Adaptation of soil solarization to the integrated management of soilborne pests of tomato under humid conditions. *Phytopathology* 87: 250-258
- Chen Y, Yan F, Chai Y, Liu H, Kolter R, Losick R, Guo JH (2013) Biocontrol of tomato wilt disease by *Bacillus subtilis* isolates from natural environments depends on conserved genes mediating biofilm formation. *Environmental Microbiology* 15:848–864
- Chin-A-Woeng TFC, Bloemberg GV, van der Bij AJ, van der Drift KMG, Schripsema J, Kroon B, Scheffer RJ, Keel C, Bakker PAHM, Tichy HV, de Bruijn FJ, Thomas-Oates JE, Lugtenberg BJJ (1998) Biocontrol by phenazine-1-carboxamide-producing *Pseudomonas chlororaphis* PCL1391 of tomato root rot caused by *Fusarium oxysporum* f.sp. *radicis-lycopersici*. *Molecular Plant Microbe Interaction* 11:1069–77
- Collange B, Navarrete M, Peyre G, Mateille T, Tchamitchian M (2011) Root-knot nematode (Meloidogyne) management in vegetable crop production: the challenge of an agronomic system analysis. *Crop Protection* 30: 1251–1262
- Cordier, C., Gianinazzi, S., & Gianinazzi-Pearson, V. (1996). Colonisation patterns of root tissues by *Phytophthora nicotianae* var *parasitica* related to reduced diseases in mycorrhizal tomato. *Plant Soil* (185): 223–232.
- DAAF Martinique (2013) <http://daaf972.agriculture.gouv.fr/spip.php?rubrique63>
- Daane J (2010) Enhancing performance of agricultural innovation systems. *Rural Development News*. 1: 76-82
- Dalpe Y, Cranenbrouck S, Séguin S, Declerck S (2005) The monoxenic culture of arbuscular mycorrhizal fungi as a tool for systematics and biodiversity. In Declerck, S., Strullu, D. G., Fortin, J. A. eds. *In vitro Culture of Mycorrhizas*. 31-48.

- Damour G (2004) Analyse et modélisation des interactions pour l'eau et bilan de services dans une association banane-canavalia. MS Thesis, Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, France.
- Datnoff LE, Nemeček S, Pernezny K (1995) Biological control of *Fusarium* crown and root rot of tomato in Florida using *Trichoderma harzianum* and *Glomus intraradices*. *Biological Control* 5 : 427–431
- De Schutter O (2010) Agroécologie et droit à l'alimentation, Rapport présenté à la 16ème session du Conseil des droits de l'homme de l'ONU.
- Deberdt P, Guyot J, Coranson-Beaudu R, Launay J, Noreškal M, Rivière P, Wicker E (2014) Diversity of *Ralstonia solanacearum* in French Guiana Expands Knowledge of the “Emerging Ecotype”. *Phytopathology* 104 : 586-596
- Deberdt P, Perrin B, Coranson-Beaudu R, Duyck PF, Wicker E (2011) Effect of allium fistulosum extract on *Ralstonia solanacearum* populations and tomato bacterial wilt. *Plant Disease* 96(5):687-692.
- Declerck S, Buysens C, Cranenbrouck S, Boulois HD de, Sipel A, Bivort C, Anda CCO, Ferrais F, Lalaymia I, Plouznikoff K, Alaux P-L, Sosa-Rodriguez T, Potten V, Moreau V (2012). International training on in vitro culture of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. CESAMM. Université Catholique de Louvain.
- Declerck S, Strullu DG, Fortin A (2005) In vitro culture of mycorrhizas. Springer, Germany
- Denny TP (2006) Plant pathogenic *Ralstonia* species. In *Plant-Associated Bacteria*. SS Gnanamanickam, ed. Springer. 573-644
- Diedhiou PM, Hallmann J, Oerke EC, Dehne HW (2003) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and a non-pathogenic *Fusarium oxysporum* on *Meloidogyne incognita* infestation of tomato. *Mycorrhiza* 13: 199-204
- Ding C, Shen Q, Zhang R, Chen W (2013) Evaluation of rhizosphere bacteria and derived bio-organic fertilizers as potential biocontrol agents against bacterial wilt (*Ralstonia solanacearum*) of potato. *Plant Soil* 366: 453-466
- Doornbos RF, van Loon LC, Bakker PAHM (2012). Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 227–243
- Doré T, Makowski D, Malezieux E, Munier-Jolain N, Tchamitchian M, Tittone P (2011) Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concepts and knowledge. *Eur J Agron* 34:197–210

- Douds DDJr, Lee J, Rogers L, Lohman ME, Pinzon N, Ganser S (2012) Utilization of inoculums of AM fungi produced on-farm for the production of *Capsicum annuum* : A summary of seven years of field trials on a conventional vegetable farm. *Biology Agriculture Horticulture* 28 : 129-145.
- Douds DDJr, Nagahashi G, Pfeffer PE, Kayser WM, Reider C (2005) On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculums. *Canadian Journal Plant Science* 85: 15-21.
- Douds DDJr, Nagahashi G, Pfeffer PE, Reider C, Kayser WM (2006) On-farm production of AM fungus inoculums in mixtures of compost and vermiculite. *Bioresource technology* 97 : 809-818.
- Duhamel M and Vandenkoornhuyse P (2013) Sustainable agriculture: possible trajectories from mutualistic symbiosis and plant neodomestication. *Trends Plant Science* 18(11): 597-600.
- Duijff BJ, Pouhair D, Olivain C, Alabouvette C, Lemanceau P (1998) Implication of systemic induced resistance in the suppression of *Fusarium* wilt of tomato by *Pseudomonas fluorescens WCS417* and by nonpathogenic *Fusarium oxysporum Fo47*. *European Journal Plant Pathology* 104:903–10
- Duru M, Farès M, Therond O (2014) Un cadre conceptuel pour penser maintenant (et organiser demain), la transition agroécologique de l'agriculture dans les territoires. *Cahiers Agricultures*. 23:84-95
- Ephinstone JG (2005). The current bacterial wilt situation: a global overview. In Allen C, Prior P, Hayward AC, eds. *Bacterial wilt disease and the *Ralstonia solanacearum* species complex*. St. Paul, MN: APS Press. 2005: 9
- EPPO (2013) Data Sheets on Quarantine Pests: *Ralstonia solanacearum*.
- Fears R, Aro EM, Pais MS, ter Meulen V (2014) How should we tackle the global risks to plant health?. *Trends Plant Science* 19(4): 206-208.
- Fegan M and Prior P (2005) How complex is the “*Ralstonia solanacearum* species complex”? In Allen C, Prior P, Hayward AC, eds. *Bacterial wilt disease and the *Ralstonia solanacearum* species complex*. St. Paul, MN: APS Press. 2005:449
- Fiol CM and Lyles MA (1985) Organizational learning. *Academy of management review*. 10: 803-813.
- Foldy and Creed (1999) Action learning, fragmentation and the interaction of single, double and triple loop change. *The journal of applied behavioural science*. Vol. 35: 207-227.

- Francis C, Lieblein G, Gliessman S, Breland TA, Creamer N, Harwood R, Poincelot R (2003) Agroecology: the ecology of food systems. *Journal sustainable agriculture* 22: 99-118
- Fuchs JG, Moëgne-Loccoz Y, Défago G (1997) Non-pathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47 induces resistance to *Fusarium* wilt in tomato. *Plant Disease* 81: 492-496
- Gallou A, De Jaeger N, Cranenbrouck S, Declerck S (2010) Fast track in vitro mycorrhization of potato plantlets allow studies on gene expression dynamics. *Mycorrhiza*. 20: 201-207
- Gallou A, Mosquera HPL, Cranenbrouck S, Suarez JP, Declerck S (2011) Mycorrhiza induced resistance in potato plantlets challenged by phytophthora infestans. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 76: 20–26
- Garbeva P, Van Veen JA, van Elsas JD (2004) Microbial Diversity in Soil: Selection of Microbial Populations by Plant and Soil Type and implications for Disease Suppressiveness. *Annual Review Phytopathology* 42: 243–70
- Garcia-Garrido JM, Ocampo, JA (1989) Effect of VA mycorrhizal infection of tomato on damage caused by *Pseudomonas syringae*. *Soil Biology and Biochemistry*. 21 : 165-167
- Geels FW (2005) The dynamics of transitions in socio-technical systems: a multi-level analysis of the transition pathway from horse-drawn carriages to automobiles (1860–1930). *Technology Analysis & Strategic Management* 17: 445–476
- Geels FW, Schot J (2007) Typology of sociotechnical transition pathways. *Research Policy*. 36: 399-417
- Génin S and Denny TP (2012) Pathogenomics of the *Ralstonia solanacearum* species complex. *Annual review of phytopathology* 50: 67-89
- Germani G and Plenchette C (2005) Potential of *Crotalaria* species as green manure crops for the management of pathogenic nematodes and beneficial mycorrhizal fungi. *Plant soil* 266: 333-342.
- Ghini R and Morandi MAB (2006) Biotic and abiotic factors associated with soil suppressiveness to *Rhizoctonia solani*. *Sci Agric* 63: 153–160
- Gianinazzi S and Vosatka M (2004) Inoculum of arbuscular mycorrhizal fungi for production systems. *Science meets business*. *Canadian Journal of Botany*. 82: 1264–1271.
- Gianinazzi S, Golotte A, Binet MN, Van Tuinen D, Redecker D, Wipf D (2010) Agroecology: the key role of mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza*. 20: 519-53
- Gianinazzi S, Vosatka M (2004) Inoculum of arbuscular mycorrhizal fungi for production systems. *Science meets business*. *Canadian Journal of Botany*. 82: 1264–1271.
- Gliessman SR (2007) *Agroecology: the ecology of sustainable food systems*. CRC Press.
- Godelier E (2006) *La culture d'entreprise*. Repères Gestion, Paris, la découverte.

- Gopal M, Gupta A, Thomas GV (2013). Bespoke microbiome therapy to manage plant diseases. *Frontiers in microbiology*. 4.
- Gorissen A, Van Overbeek LS, Van Elsas JD (2004) Pig slurry reduces the survival of *Ralstonia solanacearum* biovar 2 in soil. *Canad J Microbiol* 50: 587-593
- Gosling P, Hodge A, Goodlass G, Bending GD (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agriculture ecosystems environment* 113: 17-35
- Gosselin F (2008) Redefining ecological engineering to promote its integration with sustainable development and tighten its links with the whole of ecology. *Ecological Engineering*, 32: 199-205
- Grey B, Steck TR (2001) The viable but nonculturable state of *Ralstonia solanacearum* may be involved in long-term survival and plant infection. *Appl. Environ. Microbiol.* 97: 3866-3872
- Guillou M, Guyomard H, Huyghe C, Peyraud JL (2013) Le projet agroécologique: vers des agricultures doublement performantes pour concilier compétitivité et respect de l'environnement. Propositions pour le ministre de l'Agriculture, de l'agro-alimentaire et de la Forêt remis le 11 Juin 2013. 163 p.
- Haas D and Defago G (2005). Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nat Rev Microbiol* 3:307–319
- Hacisalihoglu G, Ji P, Longo LM, Olson S, Momol TM (2007). Bacterial wilt induced changes in nutrient distribution and biomass and the effect of acibenzolar-S-methyl on bacterial wilt in tomato. *Crop Prot* 26(7), 978-982.
- Hage-Ahmed K, Krammer J, Steinkellner S (2013) The intercropping partner affects arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* interactions in tomato. *Mycorrhiza* 23:543–550
- Harrier LA and Watson CA (2004). The potential role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in the bioprotection of plants against soil-borne pathogens in organic and/or other sustainable farming systems. *Pest Management Science* 60: 149-157.
- Hartmann A, Rothballer M, Hense BA, Schröder P (2014). Bacterial quorum sensing compounds are important modulators of microbe-plant interactions. *Frontiers in plant science*. 5.
- Hase S, Takahashi S, Takenaka S, Nakaho K, Arie T, Seo S, Ohashi Y, Takahashi H (2008) Involvement of jasmonic acid signalling in bacterial wilt disease resistance induced by biocontrol agent *Pythium oligandrum* in tomato. *Plant Pathol* 57: 870–876

- Hassan S and Mathesius U (2012) The role of flavonoids in root–rhizosphere signalling: opportunities and challenges for improving plant–microbe interactions. *J Exp Bot* 63: 3429-3444
- Hastings A, Byers JE, Crooks JA, Cuddington K, Jones CG, Lambrinos JG, Talley TS, Wilson WG (2007) Ecological engineering in space and time. *Ecol Lett* 10: 153–164
- Hatchuel A and Weil B (2002) La théorie C-K : Fondements et usages d'une théorie unifiée de la conception. *Colloque Sciences de la conception*
- Hatchuel A and Weil B (2003) A new approach of innovative design: an introduction to C-K theory. *Proceedings of the international conference on engineering design (ICED'03)*, Stockholm, Sweden, p. 109–124
- Hatchuel A and Weil B (2009) C-K design theory: An advanced formulation, *Research in Engineering Design*, 19(4):181–192
- Hatchuel A, Le Masson P, Weil B (2009) Design theory and collective creativity: a theoretical framework to evaluate KCP process. *International conference of engineering design*. 24 - 27 August 2009, Stanford University, USA
- Hatchuel A, Le Masson P, Weil B (2004) C-K Theory in Practice: Lessons from Industrial Applications, 8th International Design Conference, D. Marjanovic, (Ed.), Dubrovnik, 18–21 May 2004: 245–257.
- Hatchuel A, Le Masson P, Weil B (2008) Studying creative design: the contribution of C-K theory. *Studying design creativity: Design Science, Computer Science, Cognitive Science and Neuroscience Approaches*, Aix-en-Provence, France, 10–11 March 2008
- Hayward AC (1991) Biology and epidemiology of bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum*. *Annu Rev Phytophthol* 29:65-87
- Helman Y, Chernin L (2014) Silencing the mob: disrupting quorum sensing as a means to fight plant disease. *Molecular plant pathology*.
- Hiddink GA, Termorshuizen AJ, Raaijmakers JM, van Bruggen AHC (2004) Effect of mixed cropping on rhizosphere microbial communities and plant health. In *Book of abstracts international congress rhizosphere 2004*, Munich, Germany, 12-17 Sept 2004
- Hiddink GA, Termorshuizen AJ, van Bruggen AHC (2010) Mixed cropping and suppression of soilborne diseases. *Sustain Agric Rev* 4:119–46
- Hikichi Y, Yoshimochi T, Tsujimoto S, Shinohara R, Nakaho K, Kanda A, Ohnishi K (2007) Global regulation of pathogenicity mechanism of *Ralstonia solanacearum*. *Plant biotechnology*. 24: 149-154

- Hiltner L (1904) Über neue Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderes Berücksichtigung der Grundungen und Brauche. Arb Dtsch Landwirt Ges Berl 98: 59–78
- Hong JC, Momol TM, Ji P, Olson SM, Colee J, Jones JB (2011) Management of bacterial wilt in tomatoes with thymol and acibenzolar-*S*-methyl. Crop Prot 30: 1340-1345
- Hooks CR, Wang KH, Ploeg A, McSorley R (2010) Using marigold (*Tagetes* spp.) as a cover crop to protect crops from plant-parasitic nematodes. Appl Soil Ecol 46: 307-320.
- Ijdo M, Cranenbrouck S, Declerck S (2011) Methodes for large-scale production of AM fungi: past, present, and future. Mycorrhiza 2 : 1-16.
- Inderjit KI (1999) Allelopathy: Principles, Procedures, Processes, and Promises for Biological Control, in: Donald L. Sparks (Ed.), Advances in Agronomy. Academic Press, pp. 141–231
- IPCC 2007 Fourth Assessment Report (IPCC AR4) (Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change), Geneva, Switzerland
- IPCC 2013 Climate change. The physical science basis, Working group I contribution to the Fifth Assessment Report, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA
- Irikiin Y, Nishiyama M, Otsuka S, Senoo K (2006) Rhizobacterial community-level, sole carbon source utilization pattern affects the delay in the bacterial wilt of tomato grown in rhizobacterial community model system. Appl Soil Ecol 34: 27–32
- Islam TM and Toyota K (2004) Suppression of bacterial wilt of tomato by *Ralstonia solanacearum* by incorporation of composts in soil and possible mechanisms. Microb Environ, 19: 53-60
- Jackson L, van Noordwijk M, Bengtsson J, Foster W, Lipper L, Pulleman M, et al. (2010) Biodiversity and agricultural sustainability: from assessment to adaptive management. Curr Opin Env Sust 2(1): 80-87.
- Jones DL and Hinsinger P (2008) The rhizosphere: complex by design. Plant Soil 312:1–6
- Kamilova F, Lamers G, Lugtenberg B. 2008. Biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* WCS365 inhibits germination of *Fusarium oxysporum* spores in tomato root exudate as well as subsequent formation of new spores. Environ Microbiol 10:2455–61
- Kammili T, Brossier J, Hubert B, Tourrand JF (2009) Partnerships, Innovation, Agriculture. Open Science Network Meeting 3 June 2008, Ed. INRA – CIRAD, Paris.

- Karasawa T, Kasahara Y, Takebe M (2001) Variable response of growth and arbuscular mycorrhizal colonization of maize plants to preceding crops in various types of soils. *Biol. Fertil. Soils* 33 : 286-293.
- Kattge J, Díaz S, Lavorel S, et al (2011) TRY – a global database of plant traits. *Glob Change Biol* 17: 2905–35
- Kelman A. (1998). One hundred and one years of research on bacterial wilt. Pages 1-5 in: *Bacterial Wilt Disease: Molecular and ecological aspects*. P. Prior, C. Allen, and J. Elphinstone, ed Springer.
- Kiers ET, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah JA, Franken O, Verbruggen E, Bücking H (2011) Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*. 333 : 880-882
- Kievit TR and Iglewski BH (2000) Bacterial Quorum Sensing in Pathogenic Relationships. *Infect Immun* 68: 4839-4849
- Kiirika LM, Stahl F, Wydra K (2013) Phenotypic and molecular characterization of resistance induction by single and combined application of chitosan and silicon in tomato against *Ralstonia solanacearum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 81: 1–12
- Kinkel LL, Bakker MG, Schlatter DC (2011) A coevolutionary framework for managing disease-suppressive soils. *Annu Rev Phytopathol* 49: 47–67
- Koffi MC, Vos C, Draye X, Declerck S (2013). Effects of *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 on the reproduction of *Radopholus similis* in banana plantlets grown under in vitro culture conditions. *Mycorrhiza*. 23: 279-288
- Koide RT and Mosse B (2004) A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza*, 14: 145-163
- Kowalchuk GA, Buma DS, De Boer W, Klinkhamer PGL, van Veen JA. 2002. Effects of above-ground plant species composition and diversity on the diversity of soil-borne microorganisms. *Anton Leeuw* 81:509–20
- Kumar N, Krishnappa K, Reddy BMR, Ravichandra NG, Karuna K (2005) Intercropping for the management of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* in vegetable-based cropping systems. *Indian J Nematol* 35 : 46-49
- L'Etang M (2012) Effet de différents paramètres de l'environnement sur le déterminisme biochimique d'exsudats racinaires de *Crotalaria* spp.: Application à la nématoregulation en production végétale. Thèse de doctorat sous la direction de H. Ozier-Lafontaine. Université des Antilles et de la Guyane.

- Lambers H, Mougel C, Jaillard B, Hisinger P (2009) Plant-microbe interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant Soil* 321: 83–115
- Larkin RP (2008) Relative effects of biological amendments and crop rotations on soil microbial communities and soilborne diseases of potato. *Soil Biol Biochem* 40: 1341–1351
- Larkin RP, Hopkins DL, Martin FN (1996) Suppression of Fusarium wilt of watermelon by nonpathogenic *Fusarium oxysporum* and other microorganisms recovered from a disease-suppressive soil. *Phytopath* 86:812–19
- Le Masson P, Dorst K, Subrahmanian E (2013) Design theory: history, state of the art
- Le Masson P, Weil B, Hatchuel A (2006) Les processus d'innovation: Conception innovante et croissance des entreprises. Hermes science publ.
- Leake J, Johnson D, Donnelly D, Muckle G, Boddy L, Read D (2004) Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Revue canadienne de botanique* 82: 1016-1045
- Lebeau A, Daunay MC, Frary A, Palloix A, Wang JF, Dintinger J, Wicker E, Prior P (2011) Bacterial wilt resistance in tomato, pepper, and eggplant: genetic resources respond to diverse strains in the *Ralstonia solanacearum* species complex. *Phytopathology* 101 : 154-165
- Lemessa F and Zeller W (2007) Screening rhizobacteria for biological control of *Ralstonia solanacearum* in Ethiopia. *Biol Control* 42:336–34
- Lin CH, Hsu ST, Tzeng KC, Wang JF (2008) Application of a preliminary screen to select locally adapted resistant rootstock and soil amendment for integrated management of tomato bacterial wilt in Taiwan. *Plant Dis* 92: 909-916
- Lioussanne L (2007) Rôles des modifications de la microflore bactérienne et de l'exsudation racinaire de la tomate par la symbiose mycorhizienne dans le biocontrôle sur le *Phytophthora nicotianae*. Ph D. thesis, Université de Montréal, Montréal
- Lioussanne L, Jolicoeur M, St-Arnaud M (2008) Mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices* and development stage of transformed tomato roots significantly modify the chemotactic response of zoospores of the pathogen *Phytophthora nicotianae*. *Soil Biol Biochem* 40:2217–2224
- Lopez-Escudero FJ and Mercado-Blanco J (2011) Verticillium wilt: a case study to implement an integrated strategy to control a soil-borne pathogen. *Plant Soil* 344:1–50
- Lugtenberg BJ, Dekkers L, Bloemberg GV (2001) Molecular determinants of rhizosphere colonization by *Pseudomonas*. *Annu Rev Phytopathol.* 39:461–90

- Lwin M and Ranamukhaarachchi SL (2006) Development of biological control of *Ralstonia solanacearum* through antagonistic microbial populations. *Int J Agri Biol* 8: 657–660
- M'Piga P, Belanger RR, Paulitz TC, Benhamou N (1997) Increased resistance to *Fusarium oxysporum f. sp. radicis-lycopersici* in tomato plants treated with the endophytic bacterium *Pseudomonas fluorescens* strain 63-28. *Physiol Mol Plant Pathol* 50:301-320
- MAAF 2012 Le projet agroécologique pour la France. <http://agriculture.gouv.fr/agroecologie-une-force-pour-la-france>
- MAAF 2014 Plan d'action global pour l'agroécologie. <http://agriculture.gouv.fr/plan-action-agroecologie>.
- Mandal S, Kar I, Mukherjee AK, Acharya P (2013) Elicitor-induced defense responses in *Solanum lycopersicum* against *Ralstonia solanacearum*. *The Scientific World Journal*. 1-9
- Manici LM, Caputo F, Baruzzi G (2005) Additional experiences to elucidate the microbial component of soil suppressiveness towards strawberry black root rot complex. *Ann Appl Biol* 146: 421–431
- Marschner H. (1995) Mineral nutrition of higher plants. Academic Press (Eds). Orlando, FL.
- Martin G (2015) A conceptual framework to support adaptation of farming systems—Development and application with Forage Rummy. *Agricultural Systems*. 132: 52-61
- Masunaka A, Nakaho K, Sakai M, Takahashi H, Takenaka S (2009) Visualization of *Ralstonia solanacearum* cells during biocontrol of bacterial wilt disease in tomato with *Pythium oligandrum*. *Journal of General Plant Pathology*. 75: 281-287.
- Mazzola M (2004) Assessment of soil microbial community structure for disease suppression. *Annu Rev Phytopathol* 42:35–59
- Mazzola M and Gu YH (2000) Impact of wheat cultivation on microbial communities from replant soils and apple growth in greenhouse trials. *Phytopathol* 90:114–19
- McGonigle TP, Miller MH, Evans DG, Fairchild GL, Swan JA (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 115 : 494-501
- Médiène S, Valantin-Morison M, Sarthou JP, de Tourdonnet S, Gosme M, Bertrand M, Doré T (2011). Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agronomy for sustainable development*, 31(3), 491-514.
- Mendes R, Garbeva P, Raaijmakers JM (2013) The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiol Rev* 37: 634–663

- Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, Dekkers E, van der Voort M, Schneider JHM, Piceno YM, DeSantis TZ, Andersen GL, Bakker PAHM, Raaijmakers JM (2011) Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science* 332:1097–1100
- Méndez VE, Bacon CM, Cohen R (2013) Agroecology as a transdisciplinary, participatory, and action-oriented approach. *Agroecology and Sustainable Food Systems*. 37: 3-18
- Messiha NAS, Van Diepeningen AD, Farag NS, Abdallah SA, Janse JD, Van Bruggen AHC (2007) *Stenotrophomonas maltophilia*: a new potential biocontrol agent of *Ralstonia solanacearum*, causal agent of potato brown rot. *Europ J Plant Pathol* 118: 211-225
- Meynard JM, Dedieu B, Bos AB (2012). Re-design and co-design of farming systems. An overview of methods and practices. In *Farming Systems Research into the 21st century: The new dynamic* (pp. 405-429). Springer Netherlands.
- Michel VV and Mew TW (1998) Effect of a soil amendment on the survival of *Ralstonia solanacearum* in different soils. *Phytopathol* 88: 300-305
- Millenium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-being: synthesis*. Washington, DC: Island. 137pp.
- Milling A, Babujee L, Allen C (2011). *Ralstonia solanacearum* extracellular polysaccharide is a specific elicitor of defense responses in wilt-resistant tomato plants. *PLoS ONE* 6(1) e15853
- Millner PD and Kitt DG (1992) The Betsville method for soilless production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 2 : 9-15.
- Minuto A, Spadaro D, Garibaldi A, Gullino ML (2006) Control of soilborne pathogens of tomato using a commercial formulate of *Streptomyces griseoviridis* and solarization. *Crop Prot* 25:468–475
- Mitsch (2012) What is ecological engineering? *Ecological engineering* 45: 5-12
- Mitsch WJ (2012) What is ecological engineering? *Ecol Eng* 45:5-12.
- Mitsch WJ and Jorgensen SE (2003) Ecological engineering: A field whose time has come. *Ecological Engineering*. 20:363-377
- Moonen AC and Barberi P (2008) Functionnal biodiversity: An agroecosystem approach. *Agr Ecosyst Environ* 127: 7–21
- Myresiotis CK, Karaoglanidis GS, Vryzas Z, Papadopoulou-Mourkidou E (2012) Evaluation of plant growth promoting rhizobacteria, acibenzolar-S-methyl and hymexol for integrated control of *Fusarium* crown and root rot on tomato. *Pest Manag Sci* 68 :404–411

- Navarette M, Tchamitchian M, Aissa Madani C, Collange B, Taussig C (2010) Elaborating innovative solutions with experts using a multicriteria evaluation tool. ISDA 2010: Montpellier, France.
- Navarrete M, Collange B, Montfort F, Mateille T, Tavoillot J, Martiny B, Tchamitchian M (2013). Alternative cropping systems can have contrasting effects on various soil-borne diseases: relevance of a systemic analysis in vegetable cropping systems. *Crop Prot.* (in press).
- Ndoye F, Kane A, Bakhoum N, Sanon A, Fall D, Diouf D, Sylla SND, Bâ AM, Sy MO, Noba K (2013) Response of *Acacia senegal* (L.) Willd. to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi isolates in sterilized and unsterilized soils in Senegal. *Agroforestry Systems.* 87: 941-452
- Neumann G, Timothy SG, Plassard C (2009) Strategies and methods for studying the rhizosphere—the plant science toolbox. *Plant Soil* 321: 431–456
- Nguyen MT and Ranamukhaarachchi SL (2010) Soil-borne antagonists for biological control of bacterial wilt disease caused by *Ralstonia Solanacearum* in tomato and pepper. *J Plant Pathol* 92:395–406
- Nion AA and Toyota K (2008) Suppression of bacterial wilt and fusarium wilt by a *Burkholderia nodosa* strain isolated from Kalimantan soils, Indonesia. *Microbes Environ* 23:134–141
- Nowak J and Shulaev V (2003) Priming for transplant stress resistance in *in vitro* propagation. *In vitro Cell Dev-Pl* 39:107–124
- Oerke EC (2006) Crop losses to pests. *J Agric Sci* 144:31–43
- Oka Y (2010) Mechanisms of nematode suppression by organic soil amendments-A review. *Appl Soil Ecol* 44: 101–115
- Orrell P, Bennett AE (2013) How can we exploit above–belowground interactions to assist in addressing the challenges of food security? *Front plant science* 4 : 1-11
- Ozier-Lafontaine H, Boval M, Alexandre G, Chave M, Grandisson M (2011) Vers l'émergence de nouveaux systèmes agricoles durables pour la satisfaction des besoins alimentaires aux Antilles-Guyane. *Innovations agronomiques.* 16: 135-152
- Pahl-Wostl C, Mostert E, Tabara D (2008) The Growing Importance of Social Learning in Water Resources Management and Sustainability Science, *Ecology and Society*,13(1).
- Pellegrino E, Bedini S, Avio L, Bonari E, Giovannetti M (2011) Field inoculation effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi in a Mediterranean agricultural soil. *Soil Biology and Biochemistry* 43:367-376.

- Phillips JM and Hayman DS (1970) Improved procedures for clearing roots and straining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *J. British Mycological Society* 55 :158-161
- Plenchette C, Clermont-Dauphin C, Meynard JM, Fortin JA (2005) Managing arbuscular mycorrhizal fungi in cropping systems. *Can J Plant Sci* 85(1): 31-40. doi: 10.4141/P03-159
- Posas MB and Toyota K (2010) Mechanism of tomato bacterial wilt suppression in soil amended with lysine. *Microbes Environ* 25:83–94
- Posas MB, Toyota K, Islam TMD (2007) Inhibition of bacterial wilt of tomato caused by *Ralstonia solanacearum* by sugars and amino acids. *Microbes Environ* 22:290–296
- Postma J, Schilder MT, Bloem J, van Leeumen-Haagsma WK (2008) Soil suppressiveness and functional diversity of the soil microflora in organic farming systems. *Soil Biol Biochem* 40: 2394–2406
- Pozo MJ, Azcón-Aguilar C (2007) Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Current Opinion in Plant Biology* 10: 393–398
- Pradhanang PM, Ji P, Momol MT, Olson SM, Mayfield JL, Jones JB (2005) Application of acibenzolar-S-methyl enhances host resistance in tomato against *Ralstonia solanacearum*. *Plant dis* 89: 989-993
- Prasanna R, Chaudhary V, Gupta V, Babu S, Kumar A, Shivay YS, Nan L (2013) Cyanobacteria mediated plant growth promotion and bioprotection against *Fusarium* wilt in tomato. *Eur J Plant Pathol* 136: 337–353
- Prithviraj B, Zhou X, Souleimanov A, Kahn WM, Smith D (2003). A host-specific bacteria-to-plant signal molecule (Nod factor) enhances germination and early growth of diverse crop plants. *Planta* 216: 43–445
- Raaijmakers JM, Paulitz TC, Steinberg C, Alabouvette C, Moëgne-Loccoz Y (2009) The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant Soil* 321: 341–361
- Radwan MA, El-Maadawy EK, Kassem SI, Abu-Elamayem MM (2009) Oil cakes soil amendment effects on *Meloidogyne incognita*, root-knot nematode infecting tomato. *Arch Phytopathol Plant Prot* 42: 58–64
- Ren L, Lou Y, Sakamoto K, Inubushi K, Amemiya Y, Shen Q, Xu, G (2010). Effects of arbuscular mycorrhizal colonization on microbial community in rhizosphere soil and *Fusarium* wilt disease in tomato. *Com Soil Sci Plan* 41: 1399–1410

- Rengel Z and Marschner P (2005) Nutrient availability and management in the rhizosphere: Exploiting genotypic differences. *New Phytol* 168:305–312
- Rey F, Gosselin F, Doré A (2014) Ingénierie écologique: Action par et/ou pour le vivant?. Editions Quae.
- Rivard CL, O'Connell S, Peet MM, Welker RM, Louws FJ (2012) Grafting tomato to manage bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum* in the southeastern United States. *Plant Dis* 96(7): 973-978.
- Romme AGL and Van Witteloostuijn A (1999) Circular organizing and triple loop learning. *Journal of Organizational Change Management*, 12(5), 439-454.
- Rosenberg N (1976) On technological expectations. *The Economic Journal*. 523-535
- Rumbos CI, Mendoza A, Sikora R, Kiewnick S (2008) Persistence of the nematophagous fungus *Paecilomyces lilacinus* strain 251 in soil under controlled conditions. *Biocontrol Sci Technol* 18: 1041–1050.
- Ryan PR, Dessaux Y, Thomashow LS, Weller DM (2009) Rhizosphere engineering and management for sustainable agriculture. *Plant Soil* 321: 363–383
- Sanders IR (2010) ‘Designer’mycorrhizas?: Using natural genetic variation in AM fungi to increase plant growth. *The ISME journal*. 4: 1081-1083
- Sangoyomi TE, Owoseni AA, Adebayo OS, Omilani OA (2011) Evaluation of some botanicals against bacterial wilt of tomatoes. *Int Res I Microbiol* 2: 365-369.
- Savary S, Horgan F, Willocquet L, Heong KL (2012). A review of principles for sustainable pest management in rice. *Crop Protection*. 32: 54-63
- Schönfeld J, Gelsomino A, Overbeek, LV, Gorissen A, Smalla K, Elsas JV (2003) Effects of compost addition and simulated solarisation on the fate of *Ralstonia solanacearum* biovar 2 and indigenous bacteria in soil. *FEMS Microbiol Ecol* 43(1): 63-74.
- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C (2001) A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol*. 105, 1413–1421.
- Schut M, Rodenburg J, Klerkx L, van Ast A, Bastianns L (2014) Systems approaches to innovation in crop protection. A systemic literature review. *Crop Prot* 56: 98-108
- Schwartz MW, Hoeksema JD, Gehring CA, Johnson NC, Klironomos JN, Abbott LK, Pringle A (2006) The promise and the potential consequences of the global transport of mycorrhizal fungal inoculums. *Ecology Letters* 9 : 501-515.
- Selosse MA, Richard F, He X, Simard SW (2006) Mycorrhizal networks: « des liaisons dangereuses »? *Trends Ecol Evol* 21: 621-628
- Selosse MA, Rousset F (2011). The plant-fungal marketplace. *Science*. 333 : 828-829

- Simard SW, Durall DM (2004) Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany* 82: 1140-1165.
- Shiomi Y, Nishiyama M, Onizuka T, Marumoto T (1999) Comparison of bacterial community structures in the rhizoplane of tomato plants grown in soils suppressive and conducive towards bacterial wilt. *Appl Environ Biol* 65: 3996–4001
- Smith S and Read J (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Ed. Hardcover. 800 p.
- Song YY, Wang RL, Wei XC, Lu YJ, Tang ZY, Wu GZ, Su YJ, Zeng RS (2011) Mechanism of tomato plants enhanced disease resistance against early blight primed by arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Chin J of Appl Ecol* 22: 2316–2324.
- Song YY, Zeng RS, Xu JF, Li J, Shen X, Yihdego WG (2010) Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks. *PloS One*, 5(10)
- Srivastava R, Khalid A, Singh US, Sharma AK (2010) Evaluation of arbuscular mycorrhizal fungus, fluorescent *Pseudomonas* and *Trichoderma harzianum* formulation against *Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici* for the management of tomato wilt. *Biol Control* 53: 24–31
- Star SL, Griesemer JR (1989) Institutional Ecology, ‘Translations’ and Boundary Objects: Amateurs and Professionals in Berkeley’s Museum of Vertebrate Zoology, 1907-39, *Social Studies of Science* 19: 387-420.
- Steinkellner S, Mammeler R, Vierheilig H (2008) Germination of *Fusarium oxysporum* in root exudates from tomato plants challenged with different *Fusarium oxysporum* strains. *Eur J Plant Pathol* 122: 395–401
- Sturz AV, Christie BR, Nowak J (2000) Bacterial endophytes: potential role in developing sustainable systems of crop production. *Crit Rev Plant Sci* 19:1–30
- Tahat MM, Radziah O, Kamaruzaman S, Kadir J, Masdek, NH (2008) Role of plant host in determining differential responses to *Ralstonia solanacearum* and *Glomus mosseae*. *Plant Pathol. J* 7:140-147
- Taiwo LB, Adebayo DT, Adebayo OS, Adediran JA (2007) Compost and *Glomus mosseae* for management of bacterial and *Fusarium* wilts of tomato. *International journal of vegetable science* 13: 49-61
- Takenaka S, Sekiguchi H, Nakaho K, Tojo M, Masunaka A, Takahashi H (2008) Colonization of *Pythium oligandrum* in the tomato rhizosphere for biological control of bacterial wilt disease analyzed by real-time PCR and confocal laser-scanning microscopy. *Phytopathol* 98: 187-195.

- Tan H, Zhou S, Deng Z, He M, Cao L (2011) Ribosomal sequence-directed selection for endophytic streptomycete strains antagonistic to *Ralstonia solanacearum* to control tomato bacterial wilt. *Biol Control* 59: 245–254
- Tan S, Jiang Y, Song S, Huang J, Ling N, Xu Y, Shen Q (2013) Two *Bacillus amyloiquefaciens* strains isolated using the competitive tomato root enrichment method and their effects on suppressing *Ralstonia solanacearum* and promoting tomato plant growth. *Cop Protection* 43: 134–140
- Tchamitchian M, Collange B, Navarrete M., Peyre G (2011) Multicriteria evaluation of the pathological resilience of in-soil vegetable protected cropping systems. *Acta Hort* 893: 1239–1246
- Tomich T P, Brodt S, Ferris H, Galt R, Horwath WR, Kebreab E, Leveau J, Liptzin D, Lubell, M, Merel P, Michelmore R, Rosenstock T, Scow K, Six J, Williams N, Yang J (2011) Agroecology: A review from a global-change perspective. *Ann Rev Environ Resour* 36: 193–222
- Trenbath BR (1976) Plant interactions in mixed crop communities. In Papendick RI, Sanchez PA, Triplett GB (eds) *Multiple cropping*. ASA, SSSA, CSSA, Madison, WI, 27: 129–169
- Trotta A, Varese G, Gnani E, Fusconi A, Sampo S, Berta G (1996) Interactions between the soil-borne root pathogen *Phytophthora nicotianae var parasitica* and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* in tomato plants. *Plant Soil* 185: 199–209.
- Trouvelot A, Kough JL, Gianinazzi-Pearson V (1986). Mesure du taux de mycorhization VA d'un système racinaire. Recherches et méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. *Aspects physiologiques et génétiques des mycorhizes*, INRA, 7-221.
- Tscharntke T, Clough Y, Wanger TC, Jackson L, Motzke I, Perfecto I, Vandermeer J, Whitbread A (2012) Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biology Conservation* 151(1): 53-59.
- Utkhede R (2006) Increased growth and yield of hydroponically grown greenhouse tomato plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*. *Biocontrol* 51: 393–400
- Validov S, Kamilova F, Qi S, Stephan D, Wang JJ, Makarova N, Lugtenberg B (2006) Selection of bacteria able to control *Fusarium oxysporum* f.sp. *radicis lycopersici* in stonewool substrate. *Journal of Applied Microbiology* 102: 461–471
- Van Bruggen AHC and Semenov AM (2000) In search of biological indicators for soil health and disease suppression. *Applied Soil Ecology* 15:13–24

- Van der Heijden M and Horton T (2009) Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology* 97: 1139-1150
- Van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM (2008) The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 296–310
- Van overbeek LS, Cassidy M, Kozdroj J, Trevors JT, van Elsas JD (2002) A polyphasic approach for studying the interaction between *Ralstonia solanacearum* and potential control agents in the tomato phytosphere. *Journal of microbiology methods* 48 : 69-86
- Van Tol RWHM, Van Der Sommen ATC, Boff MIC, Van Bezooijen J, Sabelis MW, Smits, PH (2001) Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecology Letters* 4 : 292–294
- Van Wees S, Van der Ent S, Pieterse CM (2008). Plant immune responses triggered by beneficial microbes. *Current opinion in plant biology*. 11: 443-44
- Vanloqueren G, Baret PV (2009) How agricultural research systems shape a technological regime that develops genetic engineering but locks out agroecological innovations. *Research policy* 38: 971-983.
- Verbruggen E, van der Heijden M, Rillig MC, Kiers ET (2012) Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success. *New Pathology* 197 : 1104-1109.
- Veresoglou SD and Rillig MC (2012) Suppression of fungal and nematode plant pathogens through arbuscular mycorrhizal fungi. *Biology letters* 8: 214-217.
- Vestberg M, Saari K, Kukkonen S, Hurme T (2005) Mycotrophy of crops in rotation and soil amendment with peat influence the abundance and effectiveness of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi in field soil. *Mycorrhiza* 15: 447-458.
- Vierheilig H, Coughlan AP, Wyss U, Piché Y (1998) Ink and vinegar, a simple staining technique for arbuscular-mycorrhizal fungi. *Applied and environmental microbiology* 64: 5004-5007
- Voets L, de la Providencia I, Fernandez K, Ijdo M, Cranenbrouck S, Declerck S (2009). Extraradical mycelium network of arbuscular mycorrhizal fungi allows fast colonization of seedlings under in vitro conditions. *Mycorrhiza* 19: 347-356
- Voets L, Dupré de Boulois H, Renard L, Strullu D, Declerck S (2005) Development of an autotrophic culture system for the in vitro mycorrhization of potato plantlets. *FEMS Microbiology Letters* 248 : 111-118

- Vos C, Schouteden N, van Tuinen D, Chatagnier O, Elsen A, De Waele D, Gianinazzi-Pearson V (2013) Mycorrhiza-induced resistance against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* involves priming of defense gene responses in tomato. *Soil Biology and Biochemistry* 60: 45-54
- Wachira PM, Kimenju JW, Okoth SA, Mibey RK (2009). Stimulation of nematode-destroying fungi by organic amendments applied in management of plant parasitic nematode. *Asian J Plant Sci* 8: 153–159
- Wang KH, Sipes BS, Schmitt DP (2002) Crotalaria as a cover crop for nematode management: a review. *Nematropica* 32: 35–58
- Wei Z, Huang JF, Tan SY, Mei XL, Shen QR, Xu YC (2013) The congeneric strain *Ralstonia pickettii* QL-A6 of *Ralstonia solanacearum* as an effective biocontrol agent for bacterial wilt of tomato. *Biol Control* 65: 278–285
- Wei Z, Yang XM, Yin SX, Shen QR, Ran W, Xu YC (2011) Efficacy of Bacillus-fortified organic fertiliser in controlling bacterial wilt of tomato in the field. *Appl Soil Ecol* 48:152–159
- Welbaum GE, Sturz AV, in Dong Z, Nowak J (2004) Managing soil microorganisms to improve productivity of agro-ecosystems. *Crit Rev Plant Sci* 23: 175–193
- Weller DM, Raaijmakers JM, Gardener BBM, Thomashow LS (2002) Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annu Rev Phytopathol* 40: 309–348.
- Wezel A, Bellon S, Doré T, Francis C, Vallod D, David C (2011) Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agr sustain dev* 29: 503-515
- Wicker E, Grassart L, Coranson-Beaudu R, Mian D, Guilbaud C, Fegan M, Prior P (2007) *Ralstonia solanacearum* Strains from Martinique (French West Indies). Exhibiting a new pathogenic potential. *Appl Environ Microbiol* 73 : 6790–6801
- Wicker E, Grassart L, Coranson-Beaudu R, Mian D, Prior P (2009) Epidemiological evidence for the emergence of a new pathogenic variant of *Ralstonia solanacearum* in Martinique (French West Indies). *Plant pathol* 58 : 853-861
- Widnyana I K, Suprpta DN, Sudana IM, Temaja IGRM (2013). *Pseudomonas alcaligenes*, potential antagonist against *fusarium oxysporum f. sp. lycopersicum* the cause of fusarium wilt disease on tomato. *J Biol Agric Healthc* 3 : 163–169
- Wissuwa M, Mazzola M, Picard C (2009) Novel approaches in plant breeding for rhizosphere-related traits. *Plant soil* 321: 409–430

- World Bank (2006) Enhancing Agricultural Innovation: How to Go Beyond the Strengthening of Research Systems, Economic Sector Work report, Washington.
- Wu H, Pratley J, Lemerle D, Haig T (2001) Allelopathy in wheat (*Triticum aestivum*). *Ann Appl Biol* 139: 1–9.
- Xue QY, Ding GC, Li SM, Yang Y, Lan CZ, Guo JH, Smalla K (2013) Rhizocompetence and antagonistic activity towards genetically diverse *Ralstonia solanacearum* strains – an improved strategy for selecting biocontrol agents. *Appl Microbiol Biotech* 97: 1361–1371
- Yabuuchi E, Kosako Y, Yano I, Hotta H, Nishiuchi Y (1995) Transfer of two *Burkholderia* and an *Alcaligenes* Species to *Ralstonia* Gen. Nov. *Microbiol Immunol* 39: 897–904
- Yadessa GB, Van Bruggen AHC, Ocho FL (2010) Effects of different soil amendments on bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum* and on the yield of tomato. *J Plant Pathol*
- Yao J and Allen C (2006) a. The role of bacterial aerotaxis in *Ralstonia solanacearum* interactions with hosts plants. *Phytopathol* 96: 128-135
- Yao J and Allen C (2006) b. Chemotaxis is required for virulence and competitive fitness of the bacterial wilt pathogen *Ralstonia solanacearum*. *J Bacteriol* 188: 3697-3708
- Yu JQ (1999) Allelopathic suppression of *Pseudomonas solanacearum* infection of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in a tomato-Chinese chive (*Allium tuberosum*) intercropping system. *J Chem Ecol* 25: 2409–2417
- Zhang W, Ricketts TH, Kremen C, Carney K, Swinton SM (2007) Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecol Econom* 64: 253-260
- Zhu HH and Yao Q (2004) Localized and systemic increase of phenols in tomato roots induced by *Glomus versiforme* inhibits *Ralstonia solanacearum*. *J Phytopathol* 152: 537–542

Communications/posters

- Chave M., Deberdt P. and Ozier-Lafontaine H. (2013) Effect of previous mycorrhizal crop on AMF and bacterial wilt incidence of Tomato. Poster in : 7th International Conference on Mycorrhiza (ICOM), New Dehli, India, 6-11 January 2013
- Chave M., Angeon V., Tchamitchian M., Ozier-Lafontaine H. (2013) Ingénierie Agroécologique, Ingénierie Territoriale : Comment optimiser les interactions écologiques et sociales? Poster présenté au séminaire « Ingénieries (agro)-écologiques ». Montpellier Décembre 2013.
- Angeon V, Bilon R., Chave M. (2014) Co-construire des innovations de rupture. Gouvernance et apprentissage dans le cadre de la filière de mycorhizes à la Martinique. Communication au colloque annuel de l'ASRDLF du 6 au 9 Juillet 2014. Marne La Vallée.
- Angeon V and Chave M (2014) Implementing the agroecological transition: weak or strong modernization of agriculture? Focus on the mycorrhiza supply chain in France. Communication in ERSA 54th congress, Regional development and globalization: Best practices. 25-28th August 2014, Saint Petersburg.

Stages encadrés sur la période de la thèse

- Moisy C., encadrée par Chave M. (2012) Potentiel bioprotecteur des Champignons Mycorhiziens à Arbuscules contre le flétrissement bactérien de la tomate : Evaluation du potentiel mycorrhizogène de plantes de service au champ, rapport de stage de césure, SupAgro Montpellier, Institut des Régions Chaudes.
- Quinquenel S., encadrée par Chave M. (2012) Evaluation de l'impact d'un précédent cultural « Plantes de service mycorrhizotrophes » sur la mycorhization de la tomate lors d'un essai plein champ, rapport de stage de licence professionnelle Protection des Cultures et Développement Durable. Université de Bretagne occidentale.
- Pierre S., encadré par Chave M. et Dupré de Boulois H. (2012) Potentiel bioprotecteur des Champignons Mycorhiziens à Arbuscules contre le flétrissement bactérien de la tomate- Evaluation in vitro, rapport de stage de master 2 bio-ingénieur, Université Catholique de Louvain.
- Munoz C. co-encadrée par Chave M. et Diman JL (2012) Ingénierie agroécologique des systèmes de culture maraîchers, rapport de stage de master 1, Ecole des Mines d'Albi.

- Samson D, encadrée par Chave M. (2013) Pratiques agroécologiques pour stimuler la mycorhization en systèmes de culture maraîchers, rapport de stage de licence professionnelle, Lycée Croix-Rivail, Le Lamentin.
- Schneider E., co-encadrée par Chave M. et Deberdt P. (2013) Evaluation d'une stratégie innovante de mycorhization in situ de la tomate via *Allium fistulosum* en Martinique. Impact sur le flétrissement bactérien de la tomate. Rapport de master Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement. AgroParisTech.
- Crozilhac P., co-encadré par Chave M. et Declerck S (2013) Evaluation *in vitro* du potentiel bioprotecteur des champignons mycorhiziens à arbuscules contre le flétrissement bactérien de la tomate. Rapport de stage de master 2 bio-ingénieur, Université Catholique de Louvain.
- Pigeon N. co-encadré par Ovarbury T. et Chave M. (2014) Etude de stratégies agroécologiques de mobilisation de mycorhizes indigènes issues des connaissances de la recherche et des agriculteurs en Martinique. Rapport de stage de Master 2 « De l'agronomie à l'agroécologie ». AgroParisTech.
- Bilon R. co-encadrée par Chave M. et Angeon V. (2014) Analyse des freins et des leviers pour la co-construction d'innovations agroécologiques. Focus sur la mobilisation des réseaux mycorhiziens. Rapport de stage de Master 2 « De l'agronomie à l'agroécologie ». AgroParisTech.
- Wildshutz F., co-encadré par Chave M. et Declerck S. (2014) Evaluation in vitro du potentiel bioprotecteur d'une champignon mycorhizien et d'une plante de services (*Crotalaria spectabilis*) contre le flétrissement bactérien de la tomate causé par *Ralstonia solanacearum*. Rapport stage de master 2 bio-ingénieur, Université Catholique de Louvain.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Implementing the agroecological transition: weak or strong modernization of agriculture? The example of the mycorrhiza supply chain in France



Implementing the agroecological transition: weak or strong modernization of agriculture?

The example of the mycorrhiza supply chain in France

(Provisory draft)

Valérie Angeon*⁽¹⁾ and Marie Chave⁽²⁾

**corresponding author*

⁽¹⁾ : Université des Antilles et de la Guyane (French West Indies and Guiana University)
Ceregmia Research Unit Caribbean Agroenvironmental Campus, Petit Morne, 97232, Le Lamentin, Martinique and INRA UR 143 Unité de Recherche en Zootechnie F-97170 Petit-Bourg

Valerie.Angeon@martinique.univ-ag.fr

⁽²⁾ INRA UR 1321 ASTRO Agrosystèmes Tropicaux F-97170 Petit-Bourg France

Marie.Chave@antilles.inra.fr

Abstract

The modernization of agriculture is under scrutiny. It is currently debated within the growing concept and practice of agroecology that applies ecological fundamentals to the design and the management of sustainable agroecosystems. In matter of ecologization of agriculture, agroecological transition may be considered as a privileged pathway. It relies on two main forms: the weak (that intends to reduce the use of chemicals by alternative practices such as their substitution by biological inputs) versus strong modernization of agriculture (based on the valorization of biodiversity providing ecosystemic services). In this article, through an analysis of the technological innovations used for the enhancement of mycorrhiza (symbiotic interactions between plants and soil microorganisms) as an illustration of the implementation

of the agroecological transition in France, we wonder in what extent a strong modernization of agriculture is likely to occur.

This paper shows how the conceptual framework of socio-technical regime is useful to analyze the dynamics of the agroecological transition. Our demonstration relies on an empirical material (survey of the main actors of the mycorrhiza supply chain) that permits to understand how is structured the dominant system and how it impedes the development of the alternative niche. We then give some prerequisites in terms of public action to define in what extent the niche can be supported and can compete the current system.

Key words: Agroecological transition, socio-technical regime, technological paradigm, evolutionary economics

ANNEXE 2 : Exemples de biocontrôle des bioagresseurs telluriques de la tomate induit par la mycorhization en conditions contrôlées

Bioagresseur	Souche de CMA	Incidence sur la maladie	Effet sur la plante	Références
Bactéries				
<i>Pseudomonas syringae</i>	<i>G. mosseae</i>	Diminution significative des CFU de <i>P. syringae</i> par gramme de sol rhizosphérique	Augmentation de la croissance des plantes	Garcia-Garrido & Ocampo, 1989
<i>Ralstonia solanacearum</i>	<i>G. versiforme</i>	Diminution des populations de <i>R. solanacearum</i> (rhizosphère, racines, xylème)	Augmentation de la teneur en phénols des tissus racinaires	Zhu & Yao 2004
Champignons				
<i>Alternaria solani</i>	<i>G. intraradices</i> BEG 87	Diminution significative de l'infection	Aucun effet	Fritz <i>et al.</i> , 2006
<i>Fusarium oxysporum</i> f. <i>sp. radidis-lycopersici</i>	<i>G. intraradices</i>	Sévérité : - 10 à - 34%	Aucun effet sur la production de fruits	Datnoff <i>et al.</i> , 1995
	<i>G. intraradices</i> OM/95	Sévérité : - 12%	Poids frais des racines : +48%	Akkopru & Demir, 2005
	<i>G. monosporum</i>	Plantes infectées : - 30%	Rendement : +14.3%	Utkhede, 2006
	<i>G. etunicatum</i>	Diminution de l'indice de la maladie	Augmentation de la croissance racinaire	Ren <i>et al.</i> , 2010
<i>Rhizoctonia solani</i>	<i>G. mosseae</i> BEG12	Infection racinaire : - 87%	Poids frais des racines : + 198%	Berta <i>et al.</i> , 2005
Nématodes				
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>G. mosseae</i> BEG12	Nombre de juvéniles : - 85% Nombre de femelles : - 75%	Pas d'effet significatif	Talavera <i>et al.</i> , 2001
	<i>G. coronatum</i>	Galles : - 42%	Pas d'effet significatif	Diedhiou <i>et al.</i> , 2003
	<i>G. mosseae</i> BEG12	Infection significativement plus faible		Vos <i>et al.</i> , 2013
Oomycètes				
<i>Phytophthora parasitica</i>	<i>G. mosseae</i>	Nécrose racinaire : - 63 and -89%	Diminution de la perte de poids	Trotta <i>et al.</i> , 1996
	<i>G. intraradices</i> <i>G. mosseae</i>	Diminution de la colonisation racinaire par le pathogène		Lousiane <i>et al.</i> , 2010
	<i>G. mosseae</i> BEG12	Nécrose racinaire : - 50%	Poids frais des racines : +121%	Cordier <i>et al.</i> , 1996

ANNEXE 3 : Exemples de produits à base de mycorhizes homologués en France

(http://e-phy.agriculture.gouv.fr/telechargement/catalogue_MF_2013_07.pdf)

Produits	Société	Nationalité	Homologation AFSSA/ANSES n°	Première homologation	Remarque
Agribiotech MYC	ITHEC / LALLEMAND PLANT CARE	Canada	6080001	2008, extension en 2010	Produit identique à Premier Tech MC 101
Endorize	Agronature SAS	France	9810002	1998, renouvelé en 2010	Requalification en engrais refusée en 2010
Glomygel	Valorhiz	France	2011-9042	2012	
Mycor					
Ozor	IFTECH	France	Ozor : 1301002		
Mycor : 1301001	Ozor : 2012				
Mycor : 2013					
Premier Tech MC 101	Premier Tech Biotechnologies	Canada	2012-2744, dossier lié n°60604 et 2010-912	2013	Produit identique à Agribiotech MYC
Solrhize	Agrauxine (filiale Lesaffre)	France	1020004	2002	
Symbivit	Inoculum Plus	France	2012-0098	2012	Mélange de 10 souches

ANNEXE 4 : Différentes stratégies de mycorhization

Origine des CMA	Production	Itinéraire	Références
Collection	<i>in vivo</i>	Inoculation de propagules	Gryndler et al., 2003 Millner and Kitt, 1992
	<i>in vitro</i>		Bécard and Fortin, 1988 Voets et al., 2005
		Graines enrobées de propagules	Adholeya, 2013
Indigènes	<i>in vivo</i> en pépinières locales	Inoculation de propagules	Biancotto, 2012
	<i>in vivo</i> sur l'exploitation		Douds et al., 2012 ;2004 ;2005 Pellegrino et al., 2011
		Rotation culturale avec plantes mycorhizotrophes	Karasawa et al., 2001 Vestburg et al., 2005

ANNEXE 5. Résultats des tests statistiques du chapitre II.2

Evaluation in vitro du potentiel bioprotecteur de R. irregularis MUCL 41833 contre le flétrissement bactérien de la tomate (extrait mémoire de P Crozilhac, 2013, p. 44)

L'expérience a été répétée trois fois dans les mêmes conditions. Nous présentons ici les résultats du suivi du flétrissement selon le pourcentage de plantes flétries (PWP).

Les tests de normalité et d'homogénéité de la variance sur les résidus étant valables pour les facteurs étudiés, la signification des résultats et l'incidence des traitements ont pu être analysées grâce à des analyses de variances (ANOVA) modèle mixte, avec effet aléatoire sur les plantes et des tests de Student ($p < 0.05$).

Test des effets	
Facteurs testés	P-value
Jours	< 0,0001*
Traitement	< 0,0001*
Jour x Traitement	< 0,0001*
Expériences	0.5574

Une analyse des différents effets pris en compte dans notre modèle (ANOVA) montre un effet significatif du 'jour', du 'traitement' et de l'interaction 'jour*traitement' sur le flétrissement bactérien. En revanche le facteur 'expérience' n'a pas montré d'effets significatifs. Il nous est dès lors possible de grouper les résultats de chaque expérimentation.

Nous considérons dans un premier temps, les résultats des trois expériences séparément, pour l'analyse des graphiques, puis dans leurs globalités pour les analyses de PWP et d'AUDPC.

L'évolution du flétrissement bactérien est suivie sur les 12 plantes de chaque traitement. Dans un premier temps. Pour les trois expériences, les résultats des tests de Student ($\alpha \pm 0.05$) montrent un effet significatif du traitement (Myc + / Myc -) sur la phase transitoire (intervalle qui sépare l'apparition des premiers symptômes du flétrissement et le flétrissement complet de la plante. Un test de Student ($\alpha \pm 0.05$) a montré un effet significatif du traitement : la phase transitoire est significativement plus longue dans le cas du traitement avec les plantes mycorhizées quelle que soit l'expérience.

Selon cette méthode d'évaluation du flétrissement, un test de Student ($\alpha \pm 0.05$) sur les moyennes du PWP pour chaque expérience montre un effet significatif du traitement à partir du septième jour après inoculation.

L'analyse statistique de l'ensemble des données des trois expériences montre de façon significative, que 75 % des plantes mycorhizées (Myc +) sont flétries avec un retard $2,55 \pm 0.36$ jours par rapport aux plantes non mycorhizées (Myc -).

Analyse du nombre de jours au bout desquels 75% des plantes sont flétries.

PWP – Pourcentage de plantes flétries	
75 % des plantes flétries ^a	
Traitements ^b	
MYC + / R +	10,11 ± 0.36 jours (A)
MYC - / R +	7,56 ± 0.36 jours (B)

^a Moyenne des moindres carrés des trois expériences; les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil $p < 0.05$ (Test de Student). ^b Myc+/ R+ : Plants de tomates pré-mycorhizés inoculés avec *R. solanacearum* ; Myc-/ R+ : Plants de tomates non mycorhizés inoculés avec *R. solanacearum*.

L'analyse statistique (test de Student, $\alpha \pm 0.05$, sur la moyenne des moindres carrés des deux traitements, les trois expériences confondues), permet de mettre en évidence des différences significatives. L'AUDPC des plants de tomates mycorhizées est significativement inférieure de 21 % à celle des tomates non mycorhizées.

ANNEXE 6. Résultats des tests statistiques du chapitre III.2.

Test de Fisher

Y a-t-il une corrélation entre le niveau d'apprentissage et la capacité à lever les freins identifiés ?

Test F de Fisher/Test bilatéral :

Intervalle de confiance autour du rapport des variances :

] 0,385; 2,596 [

Rapport	1,000
F (Valeur observée)	1,000
F (Valeur critique)	2,596
DDL1	18
DDL2	18
p-value (bilatérale)	1,000
Alpha	0,05

Interprétation du test :

H0 : Le rapport entre les variances est égal à 1.

Ha : le rapport entre les variances est différent de 1.

Etant donné que la p-value est supérieure au niveau de signification seuil $\alpha=0,05$, on ne peut pas rejeter l'hypothèse nulle H0.

Le risque de rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie est de 100%.

Test de Spearman

Quelle est l'intensité de la corrélation entre le niveau d'apprentissage et la force des freins identifiés ?

Matrice de corrélation (Spearman)

Variables	Rg Apprentissage	Rg Freins
Rg Apprentissage	1	0,761
Rg Freins	0,761	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

p-values :

Variables	Rg Apprentissage	Rg Freins
Rg Apprentissage	0	0,000
Rg Freins	0,000	0

H0 : Les variables ne sont pas corrélées

Ha : Les variables sont corrélées

Etant donné que la p-value est inférieure au niveau de signification $\alpha=0,05$, on doit rejeter l'hypothèse nulle H0 et retenir l'hypothèse alternative Ha.

Test de Student

Les « bons apprenants » sont-ils significativement différents des « moins bons apprenants » ?

Différence	1,091
t (Valeur observée)	4,750
t (Valeur critique)	2,131
DDL	15
p-value (bilatérale)	0,000
Alpha	0,05

Interprétation du test

H0 : La différence entre les moyennes est égale à 0

Ha : La différence entre les moyennes est différente de 0.

Etant donné que la p-value est inférieure au niveau de signification $\alpha=0,05$, on doit rejeter l'hypothèse nulle H0 et retenir l'hypothèse alternative Ha.

Le risque de rejeter l'hypothèse nulle H0 alors qu'elle est vraie est inférieur à 0,03%.

Tests de Student

Les « bons apprenants » lèvent-ils mieux les freins que les « moins bons apprenants » ?

- Frein préoccupations environnementales

Test t pour deux échantillons indépendants/Test bilatéral :

Frein « préoccupations environnementales/cohorte « bons apprenants » vs « mauvais apprenants »

Différence	0,870
t (Valeur observée)	2,600
t (Valeur critique)	2,131
DDL	15
p-value (bilatérale)	0,020
alpha	0,05

Interprétation du test

H0 : La différence entre les moyennes est égale à 0

Ha : La différence entre les moyennes est différente de 0.

Etant donné que la p-value est inférieure au niveau de signification $\alpha=0,05$, on doit rejeter l'hypothèse nulle H0 et retenir l'hypothèse alternative Ha.

Le risque de rejeter l'hypothèse nulle H0 alors qu'elle est vraie est inférieur à 2%.

- Frein d'expérience

Test t pour deux échantillons indépendants/Test bilatéral :

Frein « expérience/cohorte « bons apprenants » vs « mauvais apprenants »

Différence	1,167
t (Valeur observée)	2,410
t (Valeur critique)	2,120
DDL	16
p-value (bilatérale)	0,028
Alpha	0,05

Interprétation du test

H0 : La différence entre les moyennes est égale à 0

Ha : La différence entre les moyennes est différente de 0.

Etant donné que la p-value est inférieure au niveau de signification $\alpha=0,05$, on doit rejeter l'hypothèse nulle H_0 et retenir l'hypothèse alternative H_a .

Le risque de rejeter l'hypothèse nulle H_0 alors qu'elle est vraie est inférieur à 2,84%.

- Frein « aversion au changement »

Test t pour deux échantillons indépendants/Test bilatéral :

Frein « aversion au changement/cohorte « bons apprenants » vs « mauvais apprenants »

Différence	0,948
t (Valeur observée)	2,482
t (Valeur critique)	2,110
DDL	17
p-value (bilatérale)	0,024
alpha	0,05

Interprétation du test

H_0 : La différence entre les moyennes est égale à 0

H_a : La différence entre les moyennes est différente de 0.

Etant donné que la p-value est inférieure au niveau de signification $\alpha=0,05$, on doit rejeter l'hypothèse nulle H_0 et retenir l'hypothèse alternative H_a .

Le risque de rejeter l'hypothèse nulle H_0 alors qu'elle est vraie est inférieur à 2,38%.

- Frein « contrainte agronomique»

Test t pour deux échantillons indépendants/Test bilatéral :

Frein « contrainte agronomique/cohorte « bons apprenants » vs « mauvais apprenants »

Différence	0,958
t (Valeur observée)	2,341
t (Valeur critique)	2,120
DDL	16
p-value (bilatérale)	0,033
alpha	0,05

Interprétation du test

H_0 : La différence entre les moyennes est égale à 0

H_a : La différence entre les moyennes est différente de 0.

Etant donné que la p-value est inférieure au niveau de signification $\alpha=0,05$, on doit rejeter l'hypothèse nulle H_0 et retenir l'hypothèse alternative H_a .

Le risque de rejeter l'hypothèse nulle H_0 alors qu'elle est vraie est inférieur à 3,25%.