



**Analyse exploratoire des variables structurant la
capacité des communautés de nématodes phytoparasites
à limiter l'implantation du nématode d e quarantaine
Meloidogyne chitwoodi**

Nathan Garcia

► **To cite this version:**

Nathan Garcia. Analyse exploratoire des variables structurant la capacité des communautés de nématodes phytoparasites à limiter l'implantation du nématode d e quarantaine Meloidogyne chitwoodi. Biologie végétale. Agrocampus Ouest, 2017. Français. NNT : 2017NSARC132 . tel-01814724

HAL Id: tel-01814724

<https://theses.hal.science/tel-01814724>

Submitted on 13 Jun 2018

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.

AGRO CAMPUS OUEST

Nathan GARCIA • 19 décembre 2017

Thèse AGROCAMPUS OUEST
sous le label de l'Université Bretagne Loire
pour obtenir le grade de
DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST
Spécialité Biologie des organismes

ÉCOLE DOCTORALE • Écologie, Géosciences, Agronomie et
Alimentation (EGAAL)

LABORATOIRE D'ACCUEIL • INRA - Institut de génétique,
environnement et protection des plantes (IGEPP)
ANSES - Laboratoire de la Santé des Végétaux (LSV) /
Unité de Nématologie

**Analyse exploratoire
des variables structurant la
capacité des communautés
de nématodes phytoparasites
à limiter l'implantation du
nématode de quarantaine
*Meloidogyne chitwoodi***

Anne LE RALEC

Professeure, AGROCAMPUS OUEST, UMR IGEPP / *présidente*

Caroline DJIAN-CAPORALINO

Ingénieure de recherche, INRA Tours / *rapporteuse*

Wim WESEMAEL

Professeur, ILVO Merelbeke / *rapporteur*

Thierry MATEILLE

Directeur de recherche, IRD Montpellier / *examineur*

Pascal BOIREAU

Directeur de recherche, ANSES Maison-Alfort / *examineur*

Éric GRENIER

Chargé de recherche, INRA Rennes / *directeur de thèse*

Laurent FOLCHER

Chef d'unité, ANSES Rennes / *co-directeur de thèse*

Analyse exploratoire des variables structurant la capacité des communautés de nématodes phytoparasites à limiter l'implantation du nématode de quarantaine *Meloidogyne chitwoodi*

Nathan Garcia

19 Décembre 2017

Thèse AGROCAMPUS OUEST
sous le label de l'Université de Bretagne Loire
pour obtenir le grade de
DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST
Spécialité Biologie des organismes

Laboratoires d'Accueil

UMR INRA - Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes (IGEPP)
ANSES – Laboratoire de la Santé des Végétaux (LSV) – Unité de Nématologie

Composition du jury

Caroline Djian-Caporalino
Wim Wesemael
Thierry Mateille
Pascal Boireau
Anne Le Ralec
Éric Grenier
Laurent Folcher

Ingénieure de recherche, INRA Sophia Antipolis
Professeur, ILVO Merelbeke
Directeur de recherche, IRD Montpellier
Directeur de recherche, ANSES Maison-Alfort
Professeure, Agrocampus-Ouest Rennes
Chargé de recherche, INRA Rennes
Chef d'unité, ANSES Rennes

Rapportrice
Rapporteur
Examineur
Examineur
Présidente du jury
Directeur de thèse
Co-directeur de thèse

Notes

Notes

Résumé : Les nématodes phytoparasites (NPP) sont des vers ronds généralement microscopiques que l'on retrouve communément en communautés dans les sols agricoles. Les NPP les plus communs n'occasionnent pas, ou très peu, de dégâts sur les cultures malgré leur mode de vie. En revanche, il existe certaines espèces, notamment les *Meloidogyne* spp. (aussi appelés nématodes à galles), qui peuvent engendrer d'importantes diminutions de rendement en se multipliant sur de très nombreuses plantes d'intérêt agronomique. Durant cette thèse, nous nous sommes plus particulièrement focalisés sur *M. chitwoodi*, un nématode de quarantaine, réglementé à l'échelle européenne. En France, cet organisme n'a pour l'heure été recensé que dans quelques foyers maintenant sous contrôle et un plan de surveillance du territoire est mis en place chaque année pour détecter d'éventuelles introductions. De par sa gamme de plantes hôtes extrêmement large, son mode de reproduction à parthénogénèse facultative et son cycle de vie de quelques semaines, ce nématode peut se multiplier rapidement et s'étendre par dispersion passive dans les cultures. Afin de mieux caractériser le risque d'implantation de *M. chitwoodi* nous nous sommes intéressés aux communautés natives présentes en France afin d'identifier les communautés à même de limiter le développement post-introduction de *M. chitwoodi* et d'identifier les variables environnementales et pratiques agricoles impactant le plus ces communautés. Nous avons dans un premier temps décrit les communautés de NPP à l'échelle d'un paysage agricole correspondant à la zone d'étude INRA de Fénay, puis à l'échelle de neuf régions françaises correspondant à des parcelles prospectées dans le cadre du plan de surveillance national. Ces investigations ont montrées des communautés peu différenciées en termes de richesse spécifique mais variables en termes d'abondance. Si les variables environnementales expliquent le mieux la structure de ces communautés de NPP à l'échelle des 9 régions investiguées, certaines pratiques culturales (labour, produits phytosanitaires) influencent fortement les communautés à une échelle plus locale pouvant correspondre à un bassin de production. Dans un second volet, ayant identifié des leviers capables de modifier la structure des communautés de NPP, nous avons étudié le potentiel de différentes communautés à limiter le développement de *M. chitwoodi* notamment par la compétition. Il semble que les communautés possédant les plus hauts niveaux d'abondance globale, indépendamment des taxa présent et de leur mode de parasitisme, soient les plus à même diminuer la multiplication de *M. chitwoodi*. Cette thèse apporte donc des éléments de réponse sur le fonctionnement des communautés de NPP dans les agrosystèmes français et leur potentiel à limiter l'implantation de *M. chitwoodi* pour pouvoir améliorer la prévention contre ce nématode *via* la connaissance et l'utilisation des communautés déjà présentes dans les sols.

Abstract: Plant-parasitic nematodes (PPN) are microscopic worms that occur in almost every agricultural soils in communities. Commonly found PPN are usually harmless for the plants despite their feeding habit. However, several species, such as *Meloidogyne* spp. (root-knot nematodes) can induce important yield losses by infesting many crops. During this PhD thesis, we mainly focused on *M. chitwoodi*, a quarantine nematode that is highly regulated in EU. In France, this organism has only been found in few spots that are now under control and a monitoring plan takes place every year over the country to detect potential new introductions. Because of its wide host range, facultative parthenogenesis reproduction and short life cycle (only few weeks), this nematode can rapidly multiply and spread through passive dispersion. In order to improve risk assessment of *M. chitwoodi* implantation, we studied French native PPN communities to identify those that can limit its development shortly after an introduction and the environmental variables and cultural practices that most impact the PPN communities structure. We firstly described PPN communities in various agrosystems, at a landscape scale, in the Fénay production area that is monitored by INRA, and then in 9 French regions corresponding to fields targeted by the national monitoring plan. Despite the quite homogeneous species richness observed across the fields sampled, we highlighted strong PPN taxa abundance variations. Environmental variables seemed to mainly drive the PPN communities structure at the 9 regions scale but cultural practices (tillage and pesticides uses) seemed to explain the communities variation at a more local (a production area) scale. Secondly, after having highlighted the variables that modify the PPN communities, we studied the capacity of different PPN communities to limit *M. chitwoodi* development using an original experimental design. Thus, the capacity of the communities to limit *M. chitwoodi* implantation through competition was investigated. It appeared that PPN communities with high global abundance, regardless of the taxa present or their parasitic mode, are able to decrease *M. chitwoodi* multiplication. The results of this PhD thesis bring some elements about the structure and functioning of PPN communities in French fields and their ability to reduce the *M. chitwoodi* implantation risk in order to improve preventive strategies via the knowledge and use of already present PPN communities.

Avant-propos

Cette thèse a bénéficié d'un financement de l'ANSES et de la Région Bretagne durant 3 ans. Elle s'est déroulée sous la double affiliation, à la fois de l'équipe Résistance et Adaptation de l'IGEPP (INRA) et de l'unité de nématologie du Laboratoire de la Santé des Végétaux de l'ANSES. Ce travail de thèse a été co-encadré par Éric Grenier (INRA) et Laurent Folcher (ANSES).

Remerciements

Voilà qu'après 3 ans, cette thèse touche à sa fin et je souhaiterais remercier ici toutes les personnes qui, de près comme de loin, ont pu contribuer à ce que cette expérience soit un succès et un enrichissement personnel.

Je voudrais, en tout premier lieu, remercier mes deux encadrants Éric et Laurent, simplement pour tout ce que vous avez fait avec moi, pour moi durant ces 3 ans. Bien évidemment, merci pour la qualité de l'encadrement, car si j'ai eu le sentiment agréable d'une certaine latitude dans la conduite de ce projet pourtant bien ficelé à l'origine, je ne me suis jamais senti livré à moi-même sans savoir comment avancer. Nos discussions ont toujours été enrichissantes, tout particulièrement durant ces derniers mois où les idées ne se couchaient pas toujours spontanément sur le papier. Et tant que je parle de ces derniers mois, un grand merci également à vous deux pour le soutien moral qui m'a évité plusieurs fois de balancer l'ordinateur, le bureau et tout ce qui va avec par la fenêtre. Vous avez largement contribué à ce que ce projet arrive à son terme ... et dans les temps...

Je tiens également à remercier les deux structures qui m'ont accueilli, que ce soit le Laboratoire de la Santé des Végétaux de l'ANSES, en la personne de Nathalie Franquet, ou l'Institut de Génétique, Environnement et de la Protection des Plantes, dans l'équipe Résistance et Adaptation de l'INRA en les personnes de Denis Tagu et Régine Delourme. Merci de m'avoir accueilli dans vos locaux pour réaliser ce projet.

Un immense Merci à tous les collègues sans distinction et sans ordre (bon ok, alphabétique puisqu'il faut bien en choisir un) : Agathe, Alain, Anne-Marie, Aude, Catherine, Christine, Christophe, Corinne, Didier, Elsa, Fabrice, Josselin, Lionel, Magali (sans -e sinon elle me tue, elle me l'a dit !), Marie-Christine, Marie-Sophie, Marie-Thérèse, Nicolas, Sylvain, Sylvie G. et Sylvie V. On dit toujours qu'une thèse ne peut pas être menée tout seul et c'est particulièrement vrai ici. C'est en grande partie grâce à vous tous que j'ai pu avancer durant ces 3 ans et surtout apprécier cela. Complètement en vrac (chacun-e se place dans la/les case(s) qu'il/elle veut) merci pour l'aide sur le terrain, pour l'extraction des nématodes, leur identification, la bonne humeur, la BM, le séquençage,

les discussions (scientifiques ou non), les blagues, les différentes formations à tous les aspects que je ne connaissais pas et que vous avez eu la patience de m'expliquer (parfois plusieurs fois...) et tant d'autres choses encore auxquelles je ne pense pas maintenant et que je regretterais ensuite d'avoir oublié. Finalement pour tout ça, vous m'avez fait découvrir bien des aspects de la nématologie, et vous avez fait en sorte que tout avance bien jusqu'à la fin. Merci également à Hoël, tout juste arrivé et que je n'ai encore que peu côtoyé mais qui m'a déjà proposé son aide pour ce manuscrit à plusieurs reprises, j'ai vraiment apprécié.

Vous aurez peut-être constaté qu'il manque un nom au paragraphe précédent (j'espère très sincèrement qu'il n'en manque qu'un... ?). Un merci tout particulier à Valentin, que j'entraînais, à peine recruté, dans un road trip d'une semaine à travers le Grand Ouest Californien ... bon non c'est pas tout à fait vrai, mais j'aurais pourtant bien aimé ... dans un road trip à travers le Midi-Pyrénées, le Languedoc-Roussillon et l'Aquitaine pour aller prélever de la terre chez des exploitants (pas toujours charmants ...). Merci aussi pour ces longues journées passées à vider des pots de terre, trier et couper des racines et des patates, (et désolé à tous les autres qu'on a saoulé à chanter comme des idiots pour nous occuper). Merci pour la bonne humeur quotidienne et bon courage, bonne chance, bon vent pour ta nouvelle vie (pense à demander un autographe à Pénélope pour moi quand tu la croiseras stp).

Merci aussi à Cécile, Delphine et Camille. Entre doctorants, c'est important d'être bien entouré et vous avez toutes été super, scientifiquement et humainement, durant ces 3 ans. Merci pour la bonne ambiance dans ce petit bureau, pour les potins (se reconnaît qui veut ...) et pour le soutien, tout simplement.

Merci aux collègues de l'INRA de Dijon : Benoît et Luc pour leur aide sur le terrain et par la suite pour les premières campagnes d'échantillonnages. Je remercie également la Direction Générale de l'Alimentation (DGAI) pour avoir soutenu et appuyé ce projet auprès des Services Régionaux de l'Alimentation (SRAI). Merci également à ces derniers et aux Fredon qui nous ont permis de bénéficier du plan de surveillance national pour rencontrer les exploitants pour les secondes campagnes d'échantillonnages. Merci aux exploitants qui ont acceptés que nous venions faire des prélèvements dans leurs champs.

Merci également aux membres de mon comité de thèse : Marie-Agnès Coutellec, Daniel Esmenjaud, Thierry Mateille, Christophe Mougél et Éric Petit pour toutes vos suggestions, remarques et critiques qui ont fait avancer ce projet. Merci également aux membres du jury Caroline Djian-Caporalino, Wim Wesemael, Thierry Mateille, Pascal Boireau et Anne Le Rallec d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Mais, contrairement à ce que certains pourraient penser, dans une thèse, tout ne tourne pas autour de la thèse (c'est beau ce que je dis dis donc !) et il est aussi important de décrocher. Merci à toi Pierre-Loup pour toutes ces après-midis (que dis-je, ces journées entières) passées à affronter monstres verts, sorciers maléfiques, démons de toutes sortes ou dragons enragés, une manette à la main ou en bougeant des petits pions sur des plateaux de jeux incompréhensibles. Et d'ailleurs, merci à Marine de m'avoir toléré chez vous ;-). Merci à tous, Amandine, Elsa (oui, même malgré la distance), Gaëtan, Kevin, Marine (bien sûr que non je ne te vois pas que comme une hôtesse), Pierre-Loup et Thibaut, les soirées, les canons, les restos, les cinés etc... enfin merci pour être vous quoi, vous avez saisi l'idée !

Je voudrais également remercier ma famille, qui non seulement supporte mon jargon scientifique mais plus encore en redemande pour savoir comment j'avance et m'épanouis et qui me soutient depuis toujours quoi que je fasse.

Et pour finir, la meilleure pour la fin comme on dit, merci à la plus grande soutien (et prof de SVT, avec un super sac de prof de SVT, c'est important de le préciser) : Cindy, non seulement pour l'aide durant la thèse (sans parler des relectures et innombrables encouragements) mais pour tous les à-côtés, les petites bêtes que tu as ramené avec toi, pour accepter mes lubies au quotidien, et pour m'aimer parfois pour nous deux.

Merci à tous pour tout, ça aura été 3 années parfaites par bien des aspects !

Valorisation des travaux de thèse

Publication :

Garcia, N., Folcher, L., Biju-Duval, L., Maupetit, A., Ricci, B., Grenier, E., In Press. Impact of agricultural practices and environmental variables on plant-parasitic nematode communities in fields at a landscape scale, *Nematology*.

Communications orales :

Garcia, N., Folcher, L., Grenier, E., 2016. Statistical approach assessing the impact of cultural practices and environmental variables on the structure and functioning of the plant parasitic nematode communities in various agrosystems in France, *32th European Society of Nematologists Symposium*, 01/09/16, Braga (Portugal).

Garcia, N., Folcher, L., Grenier, E., 2016. PhD Project: Understanding plant-parasitic nematode communities in various agrosystems for clues in *Meloidogyne chitwoodi* management, *Summer course "Identification of terrestrial and freshwater nematodes for ecologists and environmentalists"*, 14/06/16, Wageningen (Pays-Bas).

Garcia, N., Folcher, L., Grenier, E., 2016. Etude de l'écologie des communautés de nématodes phytoparasites dans les agrosystèmes français pour une meilleure gestion du risque de développement de *Meloidogyne chitwoodi*. *Journées des Rencontres Nématologiques LUNEPAR*, 12/05/16, Tours (France).

Garcia, N., Folcher, L., Grenier, E., 2015. Understanding plant-parasitic nematode communities in various agrosystems for clues in *Meloidogyne chitwoodi* management, *7ème Journées des Doctorants SPE*, 01/07/15, Rennes (France).

Sommaire

Liste des tables

Liste des figures

Préambule	1
------------------------	----------

Chapitre I. Introduction générale	4
--	----------

1. Ecologie des communautés.....	4
1.1. Concept et définition.....	4
1.2. Les interactions entre espèces dans les communautés	4
1.3. Impact des agrosystèmes sur les communautés.....	7
2. Invasion biologique	9
2.1. Processus d'invasion biologique.....	9
2.2. Gestion du risque d'invasion et méthodes de lutte	13
3. Le modèle biologique : les nématodes phytoparasites.....	15
3.1. Généralités sur les nématodes du sol et leur anatomie.....	15
3.2. Phylogénie des nématodes	18
3.3. Aspects de bio-indication des sols grâce aux nématodes	21
3.4. Modes de vie des nématodes phytoparasites.....	22
3.4.1. Nématodes ectoparasites et semi-endoparasites.....	23
3.4.2. Nématodes endoparasites migrants.....	23
3.4.3. Nématodes endoparasites sédentaires à kyste.....	25
3.4.4. Nématodes endoparasites sédentaires à galles.....	26
4. Objectifs et plan de la thèse.....	30

Chapitre II. Impact des pratiques culturelles et de l'environnement sur les communautés de NPP 33

1. Description des communautés à l'échelle d'un paysage agricole : Article 1 36
2. Description des communautés dans plusieurs régions de France : Article 2..... 50

Chapitre III. Interactions entre les communautés indigènes et *M. chitwoodi*..... 69

1. Les communautés de nématodes phytoparasites indigènes sont-elles à même de restreindre le développement de *Meloidogyne chitwoodi* ? Article 3..... 71

Chapitre IV. Discussion générale 84

1. Synthèse et discussion..... 84
2. Perspectives..... 91
3. Conclusion 96

Bibliographie 98

Annexe I : *Supplementary material* associé à l'article 1114

Annexe II : *Page proofs* de l'article 1125

Annexe III : *Supplementary material* associé à l'article 2.....149

Annexe IV : *Supplementary material* associé à l'article 3171

Liste des tables

Chapitre II Impact des pratiques culturelles et de l'environnement sur les communautés de NPP	33
Table 1 Résultats (<i>P-values</i>) des tests de Mantel entre la Distance de similarité de Jaccard et 3 types de distances géographiques entre les parcelles échantillonnées dans la zone atelier de Féney en 2013 et en 2014	35
Table 2 Considered variables and corresponding codes used in the figures of this article and the supplementary material	41
Table 3 Abundance comparison of the PPN communities found in 2013 and 2014	42
Table 4 Results of models selections for 2013 samplings	44
Table 5 Results of models selections for 2014 samplings	45
Table 6 Abondance des taxa présent dans la parcelle détectée positive et abondance moyenne $\pm$ erreur standard de ces taxa dans les 37 parcelles échantillonnées la même année	51
Table 7 Considered variables and corresponding codes used in the figures of this article and the associated supplementary material	56
Table 8 Abundance comparison of the soil nematode communities found in 2015 and 2016 samplings	57
Table 9 Equations summarizing the model selection approach on 2015 nematode samplings for each taxonomical group and each year periods	63
Table 10 Equations summarizing the model selection approach on 2016 nematode samplings for each taxonomical group and each year periods	64
 Chapitre III Interactions entre les communautés indigènes et <i>M. chitwoodi</i>	 69
Table 11 Characteristics of the communities used in the experiment	74
Table 12 Mean abundance $\pm$ Standard error of each PPN taxon at the end of the preliminary experiment	75
 Chapitre IV Discussion générale	 84
Table 13 Diversité génétique de 4 populations de NPP à kystes dans 5 modalités différentes selon 2 statistiques : la richesse allélique et le F_{IS}	95
 Annexe I : <i>Supplementary material</i> associé à l'article 1	 114
Table S1 Limits and values used to code each MCA variables among the year periods	114
Table S2 Full results of models selections for 2013 samplings	121
Table S3 Full results of models selections for 2014 samplings	123
 Annexe III <i>Supplementary material</i> associé à l'article 2	 149
Table S4 Limits and values used to code each MCA variables among the year periods	149
Table S5 Detailed results of the model selections on the different taxonomical groups sampled in 2015 over the year periods considered	168
Table S6 Detailed results of the model selections on the different taxonomical groups sampled in 2016 over the year periods considered	170

Liste des figures

Chapitre I Introduction générale	4
Fig. 1 Représentation de la théorie des niches d'Hutchinson : relation entre la niche fondamentale et la niche réalisée d'une espèce cible (dans Pulliam, 2000)	5
Fig. 2 Schéma des différentes étapes et transitions d'une invasion biologique d'après la Règle des Dix de Williamson and Fitter (1996)	10
Fig. 3 Représentation des trois scénarios théoriques expliquant le succès d'une invasion biologique d'une espèce cible dans une aire d'introduction au cours du temps (dans Facon <i>et al.</i> , 2006)	12
Fig. 4 (A) Abondance des groupes taxonomiques de la mésofaune et macrofaune du sol (dans Kevan, 1965). (B) Nombre d'espèces de nématodes décrites (d'après Hugot <i>et al.</i> , 2001)	16
Fig. 5 Schéma de l'anatomie interne simplifiée d'un nématode	16
Fig. 6 Schéma des 5 parties de la paroi cuticulaire de la cavité buccale des nématodes en fonction du régime alimentaire (A), Schéma de différentes formes d'œsophages en fonction des régimes alimentaires (B) (d'après Bongers, 1988)	17
Fig. 7 Phylogénie des nématodes (dans Dorris <i>et al.</i> 1999)	19
Fig. 8 Phylogénie simplifiée des nématodes en 12 clades (dans Bird <i>et al.</i> (2015) d'après van Megen <i>et al.</i> (2009))	20
Fig. 9 Cycle biologique schématique d'un ectoparasite (d'après Bridge and Starr (2007)) et exemples de NPP ectoparasites et semi-endoparasites	24
Fig. 10 Cycle biologique schématique d'un endoparasite migrateur (d'après Bridge and Starr (2007)) et exemples	25
Fig. 11 Cycle biologique schématique d'un endoparasite sédentaire à kyste (d'après Bridge and Starr (2007)) et exemples	26
Fig. 12 Cycle biologique schématique d'un endoparasite sédentaire à galles (d'après Bridge and Starr (2007)) et exemples	28
Chapitre II Impact des pratiques culturales et de l'environnement sur les communautés de NPP	33
Fig. 13 Localisation des 72 parcelles échantillonnées dans la zone atelier de Féney en 2013 et en 2014	36
Fig. 14 Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2012-2013 period using MCA	43
Fig. 15 Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2013-2014 period using MCA	44
Fig. 16 Effectifs et localisation des parcelles échantillonnées en 2015 et en 2016	50
Fig. 17 Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the year n	58
Fig. 18 Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the year n	59
Fig. 19 MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n	61
Fig. 20 MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n	62
Chapitre III Interactions entre les communautés indigènes et <i>M. chitwoodi</i>	69
Fig. 21 Abondance moyenne de (A) <i>M. chitwoodi</i> dans les pots controls, et dans les pots de la modalité 5. (B) <i>G. pallida</i> dans les pots de M5, ayant été inoculés avec 50 larves ou 1000 larves de <i>M. chitwoodi</i>	70
Fig. 22 Mean final abundance of <i>M. chitwoodi</i> total adults, only females or only males, among the different modalities	76
Fig. 23 (a) Growth rate of <i>M. chitwoodi</i> among the different modalities. (b) Comparison of <i>M. chitwoodi</i> growth rate between the inoculation treatments among each modality	77
Fig. 24 Comparison of mean final abundance of each taxon between the inoculation treatments among the modalities	77
Fig. 25 (a) Growth rate of PPN taxa among the different modalities. (b) Growth rate comparison of each PPN taxon between the inoculation treatments among each modality	79
Fig. 26 (a) Percentage of <i>M. chitwoodi</i> males for each modality. (b) Comparison of <i>M. chitwoodi</i> males percentage between the inoculation treatments among each modality	80
Chapitre IV. Discussion générale	84
Fig. 27 Synthèse des mécanismes de défense des plantes induits par les champignons arbusculaires mycorhiziens symbiotiques des racines contre les NPP dans Schouteden <i>et al.</i> (2015)	89

Annexe I : Supplementary material associé à l'article 1 114

Fig. S1 Projection of classes/modalities of environmental and anthropic variables from 2013 using MCA	116
Fig. S2 Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2012-2013 period using MCA	116
Fig. S3 Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2011-2013 period using MCA	117
Fig. S4 Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2010-2013 period using MCA	117
Fig. S5 Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables from 2014 using MCA	118
Fig. S6 Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2013-2014 period using MCA	118
Fig. S7 Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2012-2014 period using MCA	119
Fig. S8 Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2011-2014 period using MCA	119
Fig. S9 Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2010-2014 period using MCA	120

Annexe III : Supplementary material associé à l'article 2 149

Fig. S10 Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the years n-1	151
Fig. S11 Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the years n-2	152
Fig. S12 Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the years n-3	153
Fig. S13 Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the years n-4	154
Fig. S14 Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the years n-5	155
Fig. S15 Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-1	156
Fig. S16 Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-2	157
Fig. S17 Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-3	158
Fig. S18 Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-4	159
Fig. S19 Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-5	160
Fig. S20 Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-6	161
Fig. S21 MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n-1	162
Fig. S22 MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n-2	162
Fig. S23 MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n-3	163
Fig. S24 MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n-4	163
Fig. S25 MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n-5	164
Fig. S26 MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-1	164
Fig. S27 MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-2	165
Fig. S28 MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-3	165
Fig. S29 MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-4	166
Fig. S30 MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-5	166
Fig. S31 MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-6	167

Annexe IV : Supplementary material associé à l'article 3 171

Fig. S32 Mean final abundance of <i>M. chitwoodi</i> total adults, only females or only males, among the different modalities	171
Fig. S33 (a) Growth rate of <i>M. chitwoodi</i> among the different modalities. (b) Comparison of <i>M. chitwoodi</i> growth rate between the inoculation treatments among each modality	172

Préambule

L'agriculture a toujours été nécessaire à nourrir l'humain depuis qu'il s'est sédentarisé et les productions agricoles locales ont longtemps suffi à apporter les denrées nécessaires. Cependant, avec la mondialisation, l'agriculture a connu ces dernières décennies une modernisation de ses pratiques et une intensification importante de ses productions. A titre d'illustration, la production mondiale de céréales (principalement le maïs, le riz et le blé) a presque triplée en moins de 50 ans, passant d'un peu plus d'un milliard de tonnes en 1970 à près de 3 milliards en 2014 (FAOSTAT). L'Europe de l'ouest et notamment la France ont connu ce même essor de l'agriculture avec, entre autre, une production de céréales augmentant de 31 à 73 millions de tonnes. La France se place d'ailleurs comme le premier producteur européen de blé en 2014 et se retrouve fréquemment parmi les 10 plus importants producteurs européens ou mondiaux de nombreuses cultures (FAOSTAT).

Un des enjeux majeurs actuels de cette intensification de la production agricole est de concilier la qualité et la quantité des productions d'une part et la santé des consommateurs et des écosystèmes d'autre part. Dans ce contexte, la France déploie depuis 2008 le plan EcoPhyto 2018 qui vise à réduire de 50%, sous 10 ans, l'utilisation des produits phytosanitaires sur les cultures. Cette action se poursuit par l'application du plan EcoPhyto II lancé en 2015 qui réaffirme la nécessité d'une réduction de 50% des produits phytosanitaires à l'horizon 2025 (EcoPhyto II, 2015). On retrouve entre autres, parmi ces produits, les pesticides utilisés pour lutter contre les bioagresseurs des cultures. Ainsi, pour atteindre les objectifs prévus et identifier des méthodes de lutte alternatives, les travaux et études conduits dernièrement dans le cadre de l'initiative EcoPhyto ont montrés que les innovations ne peuvent plus seulement se fonder sur une approche ciblant isolément des contraintes individuelles (e.g. un seul bioagresseur dans une seule culture). Les interactions biotiques entre les cultures et les ravageurs doivent être comprises aussi dans leur globalité, au sein d'un réseau d'interactions avec les autres organismes proches mais aussi avec leur environnement abiotique, afin de développer des leviers de gestion plus pertinents.

Le sol représente un des réservoirs de biodiversité les plus riches. Ce milieu complexe est le siège d'interactions multi-trophiques foisonnantes, impliquées dans son fonctionnement (*i.e.* modification de la structure, de la disponibilité des ressources ...) et par conséquent dans la production végétale. Il apparaît donc de plus en plus évident aux instances politiques nationales et internationales de prendre en compte la biodiversité des sols dans leurs programmes de développement durable. En effet, différentes organisations et projets ont soulignés la place de la biodiversité des sols comme une composante majeure de l'intégrité et du devenir des écosystèmes naturels et agricoles. La diversité des organismes présents et leurs interactions ont un impact direct positif sur la fertilité des sols, sur leur capacité de résilience lorsqu'ils ont été perturbés, et sur leur état sanitaire (Tilman et al., 1996 ; Maeder et al., 2002). Malgré cette prise de conscience, l'étude de la biodiversité des sols est encore trop négligée. De plus, dans les zones agricoles tout autant que dans les milieux naturels, la répartition des organismes du sol, les liens fonctionnels qu'ils entretiennent entre eux ainsi que les

effets des usages et des pratiques anthropiques (gestion forestière, agricultures, aménagement urbain) sur cette ressource biologique demeurent encore peu documentés.

Les nématodes, des vers ronds généralement filiformes et microscopiques, représentent la part de la microfaune du sol la plus importante (Kevan, 1965). Mon projet de thèse a porté sur les nématodes phytoparasites (NPP), organismes tirant leurs ressources des tissus végétaux et vivants, selon les espèces et les stades de développement, aussi bien dans le sol qu'au sein des organes des plantes (racines, tiges, feuilles). Certaines espèces peuvent causer d'importants dégâts, sur les cultures, en induisant une réduction de la qualité et de la quantité de la production agricole (Jones et al., 2013). La lutte contre ces parasites s'avère difficile en raison de leur vie souterraine ou de leur présence à l'intérieur des tissus végétaux. La lutte chimique reste d'ailleurs jusqu'à présent la méthode la plus efficace et la plus facile à mettre en œuvre. Néanmoins, son fort impact écologique et sanitaire sur l'environnement comme sur la santé humaine, a entraîné une interdiction progressive des produits nématicides (pour l'heure, 6 nématicides sur 12, depuis 1973, sont encore autorisés mais uniquement pour certaines cultures) (E-phy). Les méthodes de gestion alternatives (e.g. génétique (comme les résistances variétales), biologique, physique...) sont généralement peu développées ou trop spécifiques à quelques espèces emblématiques et économiquement importantes. Pour autant, les NPP sont retrouvés en communautés dans la grande majorité des sols des agrosystèmes et n'induisent que rarement des problèmes agronomiques et ont bien souvent un effet négligeable sur les cultures. Seule quelques espèces emblématiques, telle que *Meloidogyne chitwoodi*, peuvent avoir une incidence majeure en cas de prolifération. En effet, ce nématode induit la formation de galles sur les racines de très nombreuses plantes d'intérêts agronomiques et il est classé parmi les organismes de quarantaines selon la réglementation européenne¹. De ce fait, en France, l'arrêté national de lutte contre les *Meloidogyne* de quarantaine du 4 février 2016, paru au journal officiel du 12 février 2016, rend obligatoire la surveillance et la lutte contre cet organisme sur tout le territoire. Il prévoit notamment, suite à la première détection, la mise en place d'une jachère noire d'un an minimum. L'application de cette mesure drastique de gestion est revue annuellement au regard des évolutions de niveaux de contamination. Cependant, on peut envisager que des communautés de NPP déjà présentes dans les agrosystèmes puissent participer à la gestion du risque d'implantation de ce parasite de quarantaine, par exemple *via* la compétition. En effet, connaissant les cultures les plus à risques ainsi que le potentiel des communautés de NPP à restreindre la multiplication de *M. chitwoodi*, il est envisageable de prédire le risque d'implantation de ce nématode dans les divers agrosystèmes français. Or, les communautés de NPP dans les agrosystèmes sont, à l'heure actuelle, peu décrites, ou décrites dans les agrosystèmes de pays trop différents (de par les climats ou les pratiques culturelles rencontrées dans ces derniers) des agrosystèmes français pour pouvoir en extrapoler leurs caractérisations. Aussi, la description de ces communautés (au sens d'inventaire des espèces) constitue une première étape essentielle pour l'acquisition des connaissances de base pour l'étude des interactions entre les espèces des communautés locales et de l'espèce invasive qu'est *Meloidogyne chitwoodi*.

¹ *M. chitwoodi* était jusque-là réglementé au titre de la réglementation européenne 2000/29/CE. Cette directive a été abrogée par le règlement UE 2016/2031. Cependant les annexes de la 2000/29/CE restent en vigueur jusqu'en 2019 car la liste des bioagresseurs concernés n'a pour l'instant pas été revue. Par ailleurs, les annexes I à V de la 2000/29/CE ont été en partie modifiées par la directive d'exécution 2017/1279.

Notes

Chapitre I. Introduction générale

1. Ecologie des communautés

1.1. Concept et définition

La communauté biologique peut être définie comme un assemblage d'espèces évoluant ensembles à une échelle spatiale et temporelle donnée. Ainsi, l'écologie des communautés est une discipline qui va considérer non pas les espèces ou les populations séparément mais au sein d'un ensemble d'espèces interagissant entre-elles. Gravel et al. (2010) définit ainsi l'écologie des communautés : « L'écologie des communautés se réfère aux interactions entre les espèces au sein des systèmes écologiques. Elle met l'accent sur l'assemblage des communautés et place la diversité biologique au centre de la compréhension du fonctionnement des systèmes écologiques ». L'écologie des communautés, et donc l'étude des interactions entre espèces, se réfère à la théorie des Niches Ecologiques proposée par Hutchinson (1957). Cette théorie définit pour chaque espèce une « niche fondamentale » qui est un espace pluridimensionnel pour lequel chaque axe représente une composante environnementale (température, photopériode, ressource alimentaire, habitat ...) dans lequel une espèce va pouvoir se maintenir et/ou se développer (c'est-à-dire un taux d'accroissement ≥ 1). Ainsi, en dehors de cette niche fondamentale, une espèce ne va pas pouvoir subsister car elle manquera d'une ou plusieurs ressources. Cependant, une espèce ne va potentiellement pas pouvoir être présente dans la totalité de sa niche fondamentale à cause des autres espèces présentes dans la communauté. En effet, une ressource n'est pas exploitée par une unique espèce et il est fréquent que plusieurs espèces possèdent des niches qui se superposent au moins en partie. Il peut alors exister une compétition pour la ressource qui empêchera ou limitera le développement de l'espèce la moins compétitrice. On parle alors de niche réalisée pour désigner la fraction de la niche fondamentale réellement occupée par l'espèce (Fig. 1.). C'est pourquoi les interactions entre espèces sont particulièrement importantes à prendre en compte pour comprendre les processus écologiques et il est nécessaire de replacer les organismes dans le contexte de la communauté.

1.2. Les interactions entre espèces dans les communautés

La définition même d'une communauté et le concept des niches écologiques impliquent nécessairement des interactions entre les organismes pour pouvoir se maintenir et se développer dans les écosystèmes. Ces interactions peuvent aussi bien être antagonistes que bénéfiques ou même neutres. Si l'on pense plus facilement d'instinct à des interactions antagonistes telles que la compétition, la prédation, l'herbivorie ou le parasitisme comme facteurs structurant les communautés, les interactions bénéfiques jouent un rôle tout aussi crucial (Lefèvre et al., 2010). On peut par exemple citer les interactions mutualistes permettant à plusieurs organismes de bénéficier réciproquement de l'interaction. C'est le cas de la pollinisation permettant aux plantes de se

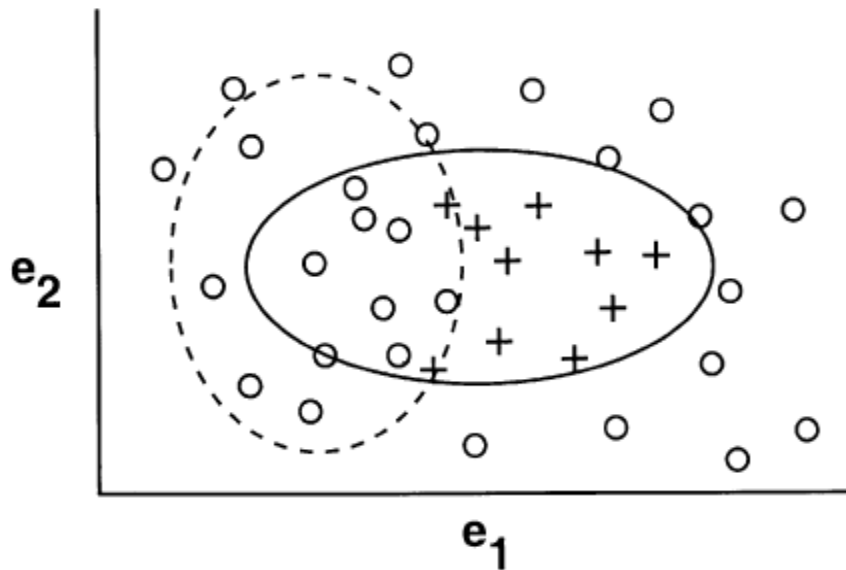


Fig. 1. : Représentation de la théorie des niches d'Hutchinson : relation entre la niche fondamentale et la niche réalisée d'une espèce cible (dans Pulliam, 2000). e_1 et e_2 représentent deux gradients environnementaux. L'ovale en trait plein représente la niche fondamentale d'une espèce cible : l'espace dans lequel elle peut se maintenir selon les deux gradients environnementaux. L'ovale en traits pointillés représente la distribution d'une autre espèce selon ces mêmes gradients. Les + indiquent la présence de l'espèce cible et le o l'absence de cette espèce. On constate donc que l'espèce cible est absente d'une fraction de sa niche fondamentale (là où les deux niches se superposent) à cause de la présence d'une autre espèce plus compétitrice. La fraction dans laquelle l'espèce cible est présente est la niche réalisée.

reproduire par dissémination du pollen que les animaux récupèrent en se nourrissant du nectar des fleurs. Ainsi, il est des espèces végétales et animales qui ont développé des relations mutualistes si intimes que leur maintien dans les communautés va dépendre exclusivement de ces interactions. C'est par exemple le cas de la vanille *Vanilla grandiflora*, pollinisée dans son aire naturelle par des espèces particulièrement spécialisées et qui ne peut être cultivée que par pollinisation manuelle par l'homme hors de son aire de développement naturelle (Lubinsky et al., 2006). Des interactions mutualistes plus complexes peuvent exister et impliquer plus de deux protagonistes. C'est le cas du nématode du pin *Bursaphelenchus xylophilus*, en interaction avec un insecte vecteur du genre *Monochamus* ainsi que des champignons xylophages (Zhao et al., 2014). Le nématode infeste les pins lorsque le coléoptère porteur s'y nourrit ou pond. Il se multiplie alors dans les tissus végétaux des pins, en particulier les vaisseaux du xylème, où son développement va entraîner un dessèchement et une obstruction des canaux qui va provoquer le dépérissement par embolie pour aboutir à la mort de l'arbre en 4 à 5 semaines en conditions climatiques favorables. La ponte de la femelle du coléoptère n'a lieu que sur des pins morts ou dépérissant (Futai, 2013). Le nématode va alors s'agglomérer dans les zones de pontes et pénétrer dans l'insecte vecteur au moment de l'éclosion (Zhao et al., 2014). De plus, il existe également des champignons qui se développent sur le bois mort et profitent donc de la présence du nématode. Ces champignons servent ensuite en partie de nourriture au nématode lorsqu'il n'y a plus de cellules végétales à consommer. Ainsi, on constate que ces trois protagonistes dépendent tous les uns des autres pour pouvoir survivre, se développer et s'étendre.

A l'inverse, les interactions antagonistes vont avoir un impact négatif sur l'une ou toutes les parties. On observe par exemple des phénomènes de compétitions entre organismes qui peuvent

être de nature intraspécifique, impliquant des individus d'une même espèce, ou au contraire interspécifique, impliquant des individus d'espèces différentes. Il existe par ailleurs, plusieurs types de compétitions. La compétition par interférence implique une interaction directe entre organismes pour l'accès à une ressource. Il peut s'agir par exemple de combats entre mâles pour la reproduction (Andersson, 1994). A l'inverse la compétition par exploitation n'implique pas d'interaction directe mais les individus sont en compétition par leurs taux d'acquisition de la ressource, la rendant ainsi indisponible pour les autres individus (par exemple pour les sites de pontes ou de nidification, l'accès et la consommation de nourriture etc...) (Gill, 1974). Cette interaction entraîne des variations importantes dans la structure et le fonctionnement des communautés. Dans le cas le plus extrême, la compétition entre deux espèces peut entraîner l'élimination pure et simple de l'une des deux et on parle dans ce cas d'exclusion compétitive. Cela a été montré dès 1934 par Gause sur des protozoaires (Gause, 2003). Selon la température à laquelle les protozoaires se développaient ensemble, l'une des espèces éliminait systématiquement l'autre. Cependant, il a par la suite été établi que deux espèces en compétition pouvaient tout à fait coexister (Tilman, 1977). Des situations expérimentales mises en place par Tilman (1977) montrent en effet que deux algues planctoniques en compétition pour le phosphate et le silicate coexistent alors que l'une des deux élimine la seconde si seule une de ces deux ressources est limitante. Ces phénomènes sont également observés chez les nématodes phytoparasites où les espèces *Globodera pallida* et *G. rostochiensis* occupent les mêmes niches écologiques et sont fréquemment retrouvées en sympatrie dans les sols. Il a été en effet montré que la gamme de température du sol ainsi que l'optimum permettant l'éclosion des œufs, était légèrement différents entre les deux espèces (Kaczmarek et al., 2014). Ainsi, selon la température, l'une des deux espèces va pouvoir se développer plus rapidement et supplanter l'autre. Toutefois, des sols aux températures fluctuantes vont permettre la coexistence des deux espèces. La compétition interspécifique dans un environnement complexe, permet donc de promouvoir une plus grande diversité spécifique (Menge and Sutherland, 1976). Selon le concept des niches écologiques, on peut envisager que la compétition va augmenter le taux de spéciation dans les environnements stables. Des espèces en compétition peuvent se séparer sur la base des différents axes de leurs niches fondamentales respectives pour pouvoir contourner la compétition. Cela entraîne donc un rétrécissement des niches réalisées permettant la cohabitation et à plus long terme la spéciation, augmentant ainsi la diversité spécifique.

Parmi les interactions antagonistes, on peut également parler de la prédation. Il s'agit ici d'un individu (le prédateur) qui tue un individu d'une autre espèce (la proie) pour se nourrir (Lefèvre et al., 2010). Cela n'intègre donc pas le parasitisme, qui est une interaction durable n'entraînant généralement pas la mort de l'hôte, excepté chez les espèces de parasitoïdes qui effectuent seulement une partie de leur cycle de vie au sein d'un hôte et entraînent sa mort en le quittant. La prédation génère donc une pression de sélection importante sur les proies et permet de réguler les abondances de celles-ci. Cette interaction peut également être promotrice de diversité spécifique lorsque les prédateurs, généralement généralistes, consomment les espèces de proies les plus abondantes. Cela laisse donc la place aux autres espèces de se développer et de ne pas être totalement éliminées d'un environnement par la compétition interspécifique (Paine, 1966 ; Menge and Sutherland, 1976). La prédation diminue la pression de compétition entre les espèces de proies et permet non seulement la coexistence de celles-ci mais potentiellement également l'arrivée et l'installation dans la communauté de nouvelles espèces.

1.3. Impact des agrosystèmes sur les communautés

La mise en place et la présence de ces différentes interactions, qu'elles soient bénéfiques ou antagonistes, et donc le fonctionnement et la structure des communautés, dépendent entre autre de l'environnement. Les perturbations environnementales peuvent alors entraîner des modifications des communautés. Ces perturbations peuvent être d'origine anthropique, qu'il s'agisse par exemple de gestion des milieux naturels (*e.g.* la gestion des massifs forestiers, que ce soit pour la production de bois ou l'entretien du massif) ou de modification des milieux, notamment pour l'urbanisation d'un territoire. Les agrosystèmes sont des environnements par définition fréquemment perturbés et instables car ils sont gérés justement pour y produire différentes cultures, sur une ou plusieurs années, ce qui induit nombre de modifications de l'environnement.

La gestion des agrosystèmes impose d'importantes contraintes biotiques et abiotiques aux espèces qui y vivent. On peut par exemple citer parmi tant d'autres les rotations culturales qui limitent le spectre de plantes et donc le cortège de consommateurs primaires (et par extension, de consommateurs secondaires) qui en dépendent. De nombreuses études ont mis en évidence la différence de diversité de tous types d'organismes entre les écosystèmes naturels (ici dans le sens d'environnement non géré par l'activité humaine) et les agrosystèmes. Pour n'en citer que quelques une, au Kenya, il a été observé une plus grande diversité spécifique de chenilles de lépidoptères phytophages ainsi que de leurs cortèges de parasitoïdes associés dans des habitats naturels (prairies ou forêts) que dans des zones agricoles principalement céréalières (Mailafiya et al., 2009). Chez les mammifères, Dawson et al. (2012) ont mis en évidence une diversité spécifique de chauve-souris en Papouasie-Nouvelle-Guinée également plus élevée dans les zones forestières et leurs abords que dans les zones agricoles. Des résultats similaires ont également été observés pour des communautés d'oiseaux au Costa-Rica présentant une diversité spécifique décroissante le long d'un gradient d'ouverture du paysage et de déforestation (Daily et al., 2001). Sánchez-Moreno and Ferris (2007) ont mis en évidence des communautés de nématodes plus diversifiées (plus grand nombre de taxa) dans des forêts de chênes en Californie que dans des vignobles alentours. L'abondance globale de nématodes était toutefois plus élevée dans les vignobles de par la forte présence de bactérivore, fongivore ou phytoparasites se développant efficacement et rapidement suite à une perturbation (Sánchez-Moreno and Ferris, 2007). Au sein de ces rotations culturales, les variétés de chacune des espèces végétales cultivées peuvent également avoir une grande importance sur la composition/structure/fonctionnement des communautés. Il n'est en effet pas rare que des organismes se multiplient mieux sur certaines variétés d'une même espèce végétale plutôt que d'autres. Cette observation est souvent reprise dans la littérature scientifique qui traite des ravageurs de cultures comme méthode alternative de contrôle aux pesticides (Metcalf and Luckmann, 1994 ; Panda and Khush, 1995 ; Lewis et al., 1997).

De même, les intrants, chimiques ou biologiques, modifient la structure des communautés végétales (pour les herbicides) et animales (insecticides, fongicides ...) mais également la composition physico-chimique des sols (Berger, 1999 ; Pimentel, 2005 ; Navarro et al., 2013). L'utilisation de ces produits va donc avoir un impact direct et indirect non seulement sur les organismes visés mais également sur les espèces non cibles (Pimentel, 2005 ; Bünemann et al., 2006). Les fertilisants par exemple vont avoir un effet indirect sur tout le réseau trophique du sol en augmentant la productivité des systèmes agricoles et donc potentiellement la quantité de ressources disponibles pour les parasites de plantes et les herbivores, la quantité de résidus enfouis dans le sol pour les

organismes décomposeurs ainsi que tous leurs cortèges de prédateurs. A l'inverse les pesticides peuvent avoir des effets toxiques directs sur les espèces non-cibles. Cela peut être le cas quand les molécules employées ne sont pas suffisamment spécifiques d'un bioagresseur et sont susceptibles également affecter d'autres organismes (Pimentel, 2005 ; Bünemann et al., 2006). Ce phénomène est observé, par exemple, chez des vers de terre dont le métabolisme était affecté par un insecticide, entraînant une diminution importante des niveaux de population de ces organismes dans les sols (Ribera et al., 2001 ; Bünemann et al., 2006). Indirectement, les pesticides peuvent également augmenter l'abondance d'autres organismes compétiteurs en libérant des niches écologiques occupées par le ou les ravageurs ciblés. Les herbicides entraînent une réduction importante (voir une élimination) des adventices dans les parcelles, sources potentielles de nourritures pour les espèces vivant dans les agrosystèmes. Leur utilisation peut alors entraîner des modifications des réseaux trophiques et diminuer la diversité spécifique (Pimentel, 2005).

Dans les agrosystèmes, les travaux du sol comme le labour constituent également des perturbations importantes, notamment pour les organismes du sol, qu'il s'agisse de microorganismes comme les bactéries ou les champignons mais également des organismes de plus grandes tailles tels que les lombrics ou les larves d'insectes. En effet, un labour est une pratique qui permet de retourner la terre d'une parcelle à l'aide d'engins agricoles sur environ une trentaine de centimètres de profondeurs dans les zones agricoles françaises. Cette pratique a pour avantage d'aérer le sol et d'enfouir des débris végétaux de surface pour qu'ils se décomposent et servent d'engrais naturels pour enrichir les sols. Or, se faisant, le travail du sol va également modifier considérablement la structure du sol (Shipitalo and Protz, 1987), rendant indisponible certains habitats pour les organismes vivant peu profondément (Young and Ritz, 2000). De même, les travaux du sol induisent des modifications importantes des chaînes trophiques, par exemple en modifiant la disponibilité des nutriments (Hendrix et al., 1986), ou en favorisant ou réduisant les populations de certains organismes du sol et par extension tous les organismes qui en dépendent (Lupwayi et al., 1998 ; Drijber et al., 2000 ; Jansa et al., 2003).

Ces illustrations montrent que les environnements agricoles peuvent être perçus comme très perturbés et que les communautés y vivant vont en être forcément modifiées. L'impact des différentes pratiques agricoles sur les organismes, seuls ou en communautés, fait donc l'objet de nombreuses recherches, portant sur des thématiques allant de la conservation des espèces et des écosystèmes à la protection des cultures, la qualité sanitaire des récoltes et l'amélioration des gains de rendements. Dans ce cadre, il est d'ailleurs important de prendre en compte un élément qui n'a pas été détaillé ici mais sera abordé au long de ce manuscrit : la dimension spatiale. En effet, la majorité des études portant sur l'influence des différentes perturbations inhérentes aux agrosystèmes utilisent l'échelle de la parcelle afin d'évaluer les effets de pratiques choisies sur des communautés cibles, toutes autres variables environnementales restant homogènes par ailleurs à cette échelle restreinte. Dans ce cadre, la dispersion des organismes étudiés n'est généralement pas prise en compte mais fait l'objet d'autres travaux intégrant l'échelle du paysage agricole ou du réseau de parcelles. Ainsi, une plus grande variété de pratiques peut être considérée, de même que les flux au sein du paysage. Plus rarement, une échelle plus globale est considérée pour comparer des bassins de productions différents, non seulement par les pratiques agricoles, mais aussi et surtout par les variables environnementales. De ce fait, il est important de considérer les résultats par le prisme de l'échelle spatiale étudiée.

Les communautés de nématodes ne font pas exception à la règle. Ces organismes sont même connus pour répondre rapidement aux perturbations environnementales, si bien que des indices écologiques spécifiques aux nématodes ont été développés (Bongers, 1990 ; Yeates, 1994 ; Ferris et al., 2001). Ces indices sont basés sur la composition des communautés de nématodes dans les sols et dépendent d'une valeur (*c-p value*) attribuée à chaque famille selon la stratégie de vie (Bongers, 1990). Il s'agit ici d'une adaptation des stratégies r et K proposées par MacArthur and Wilson (1967) et synthétisées plus tard par Parry (1981). Pour les nématodes, on parle alors de colonisateurs (*c pour colonizers*), les familles de nématodes à stratégie r, et de persistants (*p pour persisters*), les familles de nématodes à stratégie K. Les colonisateurs (généralement des bactérivores et fongivores) adoptent une stratégie adaptée à un développement de population rapide dans un environnement récemment perturbé. A l'inverse, les persistants (comme les prédateurs) adoptent une stratégie de maintien dans les communautés et de compétition efficace. De ce fait, les indices, et donc les communautés de nématodes, vont se structurer selon un gradient de perturbation et l'on observe souvent des communautés différentes dans les écosystèmes naturels et les agrosystèmes.

2. Invasion biologique

Parmi les perturbations possibles dans les agrosystèmes, il existe également les invasions biologiques. Une définition générale en est donnée par Mack et al. (2000) d'après Elton (1958) : « *Biotic invasions can occur when organisms are transported to new, often distant, ranges where their descendants proliferate, spread, and persist* ». Ici, on constate que cette définition ne prend pas en compte les dégâts que peuvent engendrer les espèces invasives dans les aires d'introductions bien que ce soit généralement ainsi qu'une espèce invasive soit perçue (Davis and Thompson, 2000 ; Mallez, 2014). Ainsi les termes jalonnant la littérature scientifique font encore débat et nous allons voir dans ce chapitre comment a été définie la notion d'espèce invasive au cours de ce projet de thèse. Si les invasions biologiques peuvent survenir dans tous types d'écosystèmes, dans le cas des agrosystèmes, les espèces invasives sont très généralement introduites par l'humain et peuvent être la source de modifications importantes dans la structure et le fonctionnement des communautés et causer ainsi d'importants dégâts aux plantes d'intérêt agronomique. C'est donc dans ce contexte qu'un volet de la thèse est consacré à *Meloidogyne chitwoodi*, un nématode à galles réglementé en Europe (voir. paragraphe 3.3. pour le détail de sa biologie). Si cette espèce n'est jamais clairement définie comme une espèce invasive dans les documents officiels, nous l'avons cependant considérée comme telle dans ce manuscrit.

2.1. Processus d'invasion biologique

C'est avec l'essor des échanges internationaux que de plus en plus d'organismes animaux et végétaux sont quotidiennement déplacés en dehors de leur aire d'origine, volontairement ou accidentellement. Parmi tous ces déplacements, certaines espèces introduites sont par la suite devenues invasives dans leur nouvel environnement (ou aire d'introduction) et ont induits d'importants changements dans les écosystèmes locaux et des dégâts économiques souvent majeurs (voir Yan et al. (2001), Pimentel et al. (2005) ou Vilà et al. (2010) et la littérature citée pour des illustrations sur différents continents). En effet, la présence d'une nouvelle espèce potentiellement

compétitrice d'espèces locales peut modifier la structure d'une communauté dans laquelle elle est introduite si elle devient invasive et remplacer partiellement ou totalement certaines espèces occupant des niches écologiques similaires.

Pour autant, il est important de définir avant tout le contexte et les étapes d'une invasion biologique. Les déplacements d'espèces ne donnent pas systématiquement lieu à une invasion. L'espèce introduite doit franchir de nombreuses barrières, tant géographiques qu'environnementales, pour s'implanter dans un nouvel environnement qui, par définition, ne correspond pas totalement à sa niche écologique initiale. Une succession d'étapes d'une invasion a été proposée par [Williamson and Fitter \(1996\)](#) baptisée la Règle des Dix (ou *Tens Rule*) (Fig. 2.). Ils proposent qu'une espèce soit tout d'abord importée dans un nouvel environnement (volontairement ou accidentellement) avant d'être introduite dans un écosystème. Ils distinguent l'importation de l'introduction, considérant une espèce comme introduite lorsqu'elle est retrouvée dans la nature, non contrôlée, et potentiellement capable de se maintenir. Si l'espèce atteint dans ce nouvel environnement un taux d'accroissement ≥ 1 , elle est considérée comme établie et peut alors devenir invasive en se multipliant fortement pour potentiellement éliminer des espèces locales compétitrices. Toutefois, la transition entre chacune de ces étapes s'accompagne de nombreuses barrières. Elles sont tout d'abord géographiques : la distance séparant l'aire d'origine de l'aire d'introduction ; puis écologiques : les caractéristiques de l'aire d'introduction peuvent être en grande partie différentes de l'aire d'origine, de par les conditions abiotiques, notamment le climat, mais aussi les communautés locales, déjà adaptées à leur environnement et contenant de potentiels compétiteurs. Ainsi, [Williamson and Fitter \(1996\)](#) définissent une probabilité d'environ 10% que l'espèce introduite franchisse ces différentes barrières. Ils précisent cependant que ces 10%, à l'origine du nom de leur théorie, peuvent en réalité varier de 5 à 20% selon les cas.

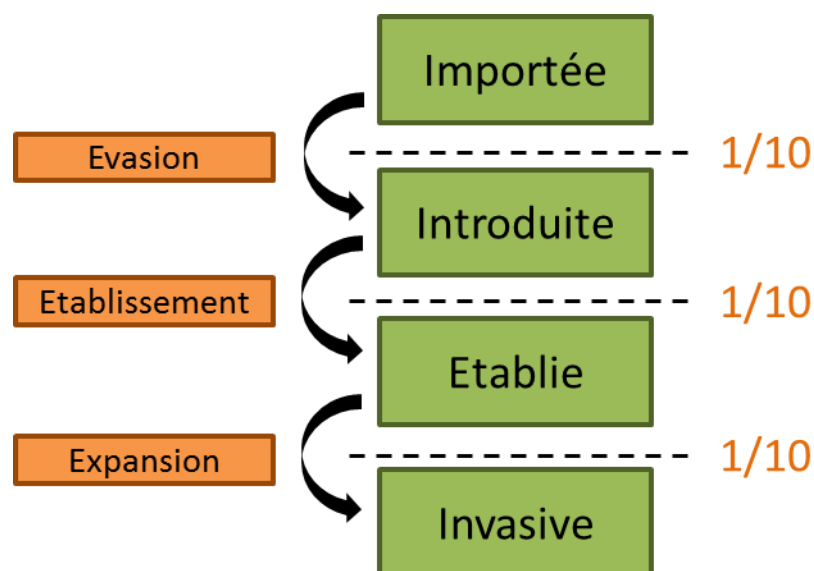


Fig. 2. : Schéma des différentes étapes et transitions d'une invasion biologique d'après la Règle des Dix de Williamson and Fitter (1996). Les boîtes vertes représentent les étapes et les boîtes oranges les transitions accompagnées de la probabilité de les franchir. Les traits en pointillés symbolisent les barrières géographiques et écologiques (telles que la distance, le climat, la présence d'espèces compétitrices, une faible diversité génétique ...) qui doivent être franchies.

Plusieurs arguments permettent en théorie d'expliquer l'implantation d'une nouvelle espèce dans un environnement hors de son aire d'origine et le franchissement des différentes barrières jusqu'à devenir envahissante. Facon et al. (2006) a proposé 3 scénarios théoriques permettant de résumer un grand nombre de ces arguments (Fig. 3.). Le premier scénario propose une préadaptation de l'espèce introduite à son nouvel environnement (Fig. 3.a.). Cette préadaptation est en effet rendue possible si l'aire d'introduction est similaire à l'aire d'origine notamment en termes de climat et ressources disponibles. Ainsi seule une migration importante va permettre à l'espèce de devenir envahissante. Cela peut aussi être fréquent pour des espèces n'ayant qu'une très faible capacité de dispersion active mais des capacités de dispersion passive importantes grâce aux activités anthropiques et à des introductions répétées dues aux activités humaines. On peut comprendre qu'une espèce devienne ainsi invasive si elle est introduite dans un environnement présentant des niches écologiques vides. Cependant il est également possible qu'une invasion selon le scénario 1 ait lieu même si les niches écologiques se superposent. L'une des hypothèses avancée pour expliquer cela est l'*Enemy Release Hypothesis* (ERH) qui propose qu'une espèce introduite dispose d'un avantage compétitif sur les espèces natives de par une pression des ennemis naturels plus faible voire absente (Keane and Crawley, 2002). Dans son aire d'introduction, une espèce est régulée par un cortège d'ennemis comme des espèces compétitrices, occupant des niches écologiques identiques ou très similaires, des prédateurs et parasites, spécialistes ou généralistes, ou des herbivores (pour les espèces végétales). Lors d'une introduction, il est rare que ce cortège d'ennemis soit introduit en même temps que l'espèce cible. Ainsi, dans son aire d'introduction, cette espèce subira une pression plus faible de ces potentiels ennemis. Par exemple, les prédateurs et parasites, spécialistes des espèces natives, ne vont dans un premier temps que très peu s'attaquer à la nouvelle espèce et les généralistes vont avoir souvent tendance à s'attaquer également plus fortement aux espèces natives à cause d'une coévolution plus longue (Keane and Crawley, 2002). L'espèce invasive aura donc une plus grande facilité à surpasser les espèces compétitrices natives, qui elles subiront la pression de leurs propres ennemis naturels, même si ces espèces compétitrices se développent dans la même niche écologique. D'autres facteurs peuvent aussi expliquer la domination d'une espèce nouvellement introduite dans un écosystème sur les espèces locales en dehors de l'ERH (Shea and Chesson, 2002). Il est possible que l'espèce introduite possède dans son environnement d'origine un meilleur taux d'acquisition d'une ressource qui lui permettra ainsi d'être plus compétitive sur cette ressource dans l'environnement d'introduction (Shea and Chesson, 2002). Pour nuancer cette théorie de l'ERH, Daszak (2000) a décrit des phénomènes de Spill Back et Spill Over, notamment observés chez les communautés de parasitoïdes de ravageurs des cultures (Folcher et al., 2011). Le développement de l'aire des ravageurs est intrinsèquement lié à l'évolution des cultures (extension ou la régression géographique de leurs gammes d'hôtes) sur lesquelles ils se nourrissent. Ainsi, en accord avec l'hypothèse ERH, une espèce de ravageur invasive en extension peut momentanément échapper à son cortège de parasites facilitant ainsi sa propre expansion (Colautti et al., 2004). Suivant leur hôte dans son expansion, les parasitoïdes ont à leur tour la possibilité d'infecter des espèces hôtes natives présentes dans les habitats nouvellement colonisés. Ce phénomène est défini comme parasite « Spill over » (Daszak, 2000 ; Prenter et al., 2004). A l'inverse, les communautés de parasitoïdes natives des secteurs conquis par l'espèce hôte invasive ont aussi la possibilité de changer d'hôte traduisant ainsi un phénomène souvent négligé en écologie et défini par le terme de « Spill back » (Daszak, 2000 ; Kelly et al., 2009 ; Mastitsky et al., 2010). Ces différentes théories ne sont de plus pas mutuellement exclusives et peuvent simultanément exister.

Si nous nous plaçons jusque-là dans des environnements d'introduction similaires à l'aire d'origine d'une espèce, le second scénario proposé par Facon et al. (2006) théorise à l'inverse un succès d'invasion dans un environnement différent de l'aire d'introduction. Dans ce cas, il propose qu'une espèce introduite se maintienne dans un environnement peu favorable, avec un taux d'accroissement tout juste égal à 1 et qu'un changement des conditions biotiques ou abiotiques permette à l'espèce de devenir invasive (Fig. 3.b.). Un changement climatique par exemple peut être un facteur de modification abiotique de l'environnement d'introduction, de même qu'une introduction postérieure d'une espèce mutualiste puisse être un facteur de modification biotique (Richardson et al., 2000; Facon et al., 2006). Les perturbations, notamment par les activités anthropiques sont également des facteurs de succès d'invasions biologiques, en modifiant les caractéristiques d'un environnement. Elles peuvent par exemple créer de nouvelles niches écologiques, laissant la place à une espèce introduite. Dans le troisième scénario, Facon et al. (2006), on se place à l'inverse dans un environnement peu favorable qui ne va pas être modifié et dans lequel l'espèce introduite va devenir envahissante suite à des changements génétiques et une adaptation rapide au nouvel environnement (Fig. 3.c.). Cela peut sembler contre intuitif car une espèce introduite est généralement confrontée à un goulot d'étranglement génétique de par le faible nombre d'individus introduits. On devrait alors s'attendre à une diversité génétique faible dans l'aire d'introduction, avec de plus rares possibilités d'adaptation (Sakai et al., 2001). Cependant, dans le cas d'introductions répétées de l'espèce cible dans l'aire d'introduction, un brassage génétique peut tout de même être important et permettre une action plus forte de la sélection naturelle (Sakai et al., 2001). Un autre facteur expliquant des variations génétiques importantes lors d'une invasion biologique est l'hybridation des individus introduits avec des espèces natives (voir même deux espèces natives donnant un hybride plus compétiteur et devenant invasif) (Facon et al., 2006).

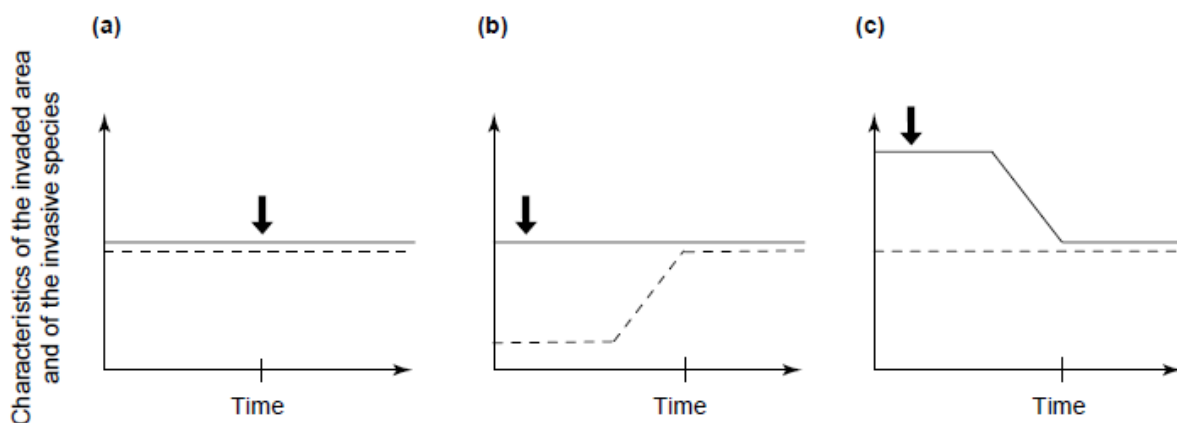


Fig. 3 : Représentation des trois scénarios théoriques expliquant le succès d'une invasion biologique d'une espèce cible dans une aire d'introduction au cours du temps (dans Facon et al., 2006). Les caractéristiques de l'espèce invasive cible et de l'aire d'introduction sont représentées respectivement par le trait plein et le trait pointillé. La flèche verticale et la coche sur l'axe des abscisses représentent respectivement le premier contact entre l'espèce cible et l'aire d'introduction et le début du processus d'invasion. (a) Scénario 1 : il existe une préadaptation de l'espèce cible à l'aire d'introduction. C'est un changement de la fréquence des migrations/introductions (plus fréquentes) qui permet à l'espèce cible de devenir invasive, grâce entre autre à l'ERH. (b) Scénario 2 : une modification des caractéristiques de l'aire d'introduction postérieure à l'introduction de l'espèce cible permet à celle-ci de devenir invasive. Les nouvelles caractéristiques biotiques et abiotiques (e.g. les changements climatiques, l'introduction d'une espèce mutualiste ...) s'accordent à la niche écologique de l'espèce cible qui peut alors se multiplier fortement. (c) Scénario 3 : des changements génétiques de l'espèce cible malgré le goulot d'étranglement qu'elle subit à l'introduction permet une meilleure adaptation aux caractéristiques de l'aire d'introduction et lui permet de devenir plus compétitive que les espèces natives.

2.2. Gestion du risque d'invasion et méthodes de lutte

Si comme le veut le dicton, *il vaut mieux prévenir que guérir*, il est important d'essayer d'éviter les introductions liées aux activités humaines et donc d'évaluer et de gérer ce risque d'invasion. L'impact de l'homme sur les invasions biologiques n'est plus à démontrer depuis le développement des échanges (professionnels et/ou personnels) internationaux (Hulme, 2009). Certaines introductions sont même attribuables aux scientifiques lors de déplacements sur des zones d'études comme cela a été montré sur des îles subantarctiques, connectées aux continents durant les dernières décennies et, où seules des expéditions scientifiques ont eu lieu (Chown et al., 1998 ; Lebouvier et al., 2011). Connaissant cela, il est alors possible de mettre en place des systèmes de prévention pour limiter ces introductions. La législation par exemple, interdit dans de très nombreux pays l'introduction d'espèces animales ou végétales vivantes sans demande et contrôles préalables de services gouvernementaux spécialisés (Lodge et al., 2006). Ainsi, l'import et l'export de matériel biologique fait l'objet d'une réglementation et d'une surveillance drastique au départ comme à l'arrivée et la plupart des pays exigent des analyses prouvant que l'objet des échanges est indemne de tout potentiel parasite présent dans la zone géographique d'origine. Cependant, cette prévention n'est pas infaillible et nombres d'espèces franchissent ces barrières « sanitaires ». Un autre aspect de la gestion du risque d'invasion biologique est alors d'étudier la biologie des potentielles invasions futures pour tenter de les prédire et de mieux les gérer à leur introduction. Il existe, entre autre, au niveau européen et français des listes d'organismes à risque. En France par exemple, ils sont classés en 3 catégories dans l'article L201-1 du *code rural et de la pêche maritime*, selon des critères, non seulement de potentiels dégâts sur le territoire français, mais également selon les connaissances de leurs traits de vie (taux de multiplication et de croissance, capacité de dispersion ...) dans les zones géographiques d'origine. Les deux premières catégories font d'ailleurs l'objet de mesures de prévention et de surveillance (obligatoires pour les organismes de première catégorie). Ainsi, prédire le risque d'une invasion biologique est un challenge majeur de la recherche actuelle qui intègre de nombreux aspects biologiques des espèces potentiellement invasives d'une part mais également des espèces, communautés et environnements abiotiques des aires d'arrivées d'autre part (Mack et al., 2000). Caractériser la biologie d'une espèce invasive et en particulier les interactions avec les autres espèces dans les communautés d'introduction peut permettre par exemple de mettre en évidence d'éventuels compétiteurs, prédateurs ou parasites déjà présents dans l'aire d'introduction.

De par l'impact économique et écologique qu'engendrent les espèces invasives, dans les environnements anthropisés comme naturels, un effort de recherche conséquent est également fait pour mettre au point des méthodes de gestion de ces espèces si la prévention n'est pas possible ou trop tardive. La méthode de lutte la plus utilisée durant ces dernières décennies pour lutter contre les espèces invasives reste les pesticides, malgré la prise de conscience progressive des impacts négatifs qu'ils peuvent avoir tant sur l'environnement que sur la santé des hommes et des autres animaux. Or, les pesticides ne sont pas nécessairement une solution durable dans la lutte contre ces bioagresseurs. L'effort est maintenant davantage porté sur le développement de solutions agroécologiques ou de biocontrôle et la réflexion n'est plus tant axée sur l'éradication d'une espèce invasive que sur son contrôle à des niveaux de populations suffisamment bas pour ne pas engendrer de dégâts écologiques ou économiques. Il peut s'agir d'identifier des ennemis naturels des espèces invasives, le plus souvent dans leur aire d'origine, pour les importer dans les aires d'introduction des espèces invasives afin de contrer l'ERH et de limiter le développement de l'espèce nuisible (Messing and Wright, 2006). L'introduction d'ennemis naturels est toutefois sujette à débat dans la

communauté scientifique et de nombreuses précautions (périodes de quarantaine, essais en laboratoires confinés ...) doivent être prises pour pouvoir proposer l'introduction d'un ennemi naturel comme solution de lutte (Messing and Wright, 2006). D'autres pistes utilisent les molécules de défenses des plantes à bon escient ou sélectionnent des variétés végétales résistantes. Il est également possible de favoriser de potentiels compétiteurs ou autres ennemis naturels déjà présents dans les communautés indigènes. Par exemple, la stratégie de gestion « Push-Pull » permet d'attirer de potentiels prédateurs ou parasitoïdes vivant à proximité d'une espèce cible dans une zone (généralement agricole) à l'aide de molécules attractives (Cook et al., 2007). De même de nombreuses études (synthétisées par Whipps (2001)) ont montré l'intérêt des *Plant Growth Promoting Bacteria* (PGPB), des bactéries de la rhizosphère bénéfiques pour la plante, qui peuvent réguler des microorganismes phytopathogènes par la sécrétion de molécules antibiotiques, fongicides ou autres (Whipps, 2001). Ainsi, et bien que comme vu précédemment, les espèces invasives possèdent souvent un avantage compétitif dans les aires d'introduction, on constate tout de même que les communautés indigènes sont étudiées et envisagées comme de potentielles méthodes de gestion.

Les nématodes phytoparasites comptent aussi leur lot d'espèces invasives dans nos régions et la recherche s'est logiquement emparée de ces thématiques pour tenter de prédire et gérer les risques d'invasion et de contrôler les populations implantées pour limiter leur propagation. Dans la liste des organismes des dangers sanitaires de première catégorie au sens de l'article L201-1 (annexe I-a) du code rural et de la pêche maritime, on retrouve en effet 10 nématodes phytoparasites (*Bursaphelenchus xylophilus*, *Ditylenchus destructor*, *Globodera pallida*, *Globodera rostochiensis*, *Heterodera zea*, *Meloidogyne chitwoodi*, *Meloidogyne enterolobii*, *Meloidogyne ethiopica*, *Meloidogyne fallax*, *Nacobbus aberrans*) (ainsi que 6 autres espèces sur la liste de seconde catégorie (annexe II)). Parmi les dangers sanitaires de première catégorie, *B. xylophilus*, le nématode du pin, par exemple, est une espèce originaire d'Amérique du Nord, où il tue les espèces de pins non natives. Il a successivement été introduite en Asie de l'Est et en Europe sur la péninsule ibérique où il se répand rapidement (Mallez, 2014). Des travaux ont permis de mettre au point des techniques de détection (Matsunaga and Togashi, 2004 ; François et al., 2007) et 3 méthodes officielles ANSES ont été publiées au Bulletin Officiel du ministère, à partir de ces études, pour détecter le nématode du pin dans des extraits de bois bruts, dans des palettes et bois d'œuvre, ou dans l'insecte vecteur. D'autres travaux ont étudié la génétique des populations et les routes d'invasions de cette espèce (Mallez et al., 2013 ; Mallez et al., 2015) pour évaluer le potentiel d'adaptation à de nouveaux environnements. Parallèlement, des études se sont focalisées sur des méthodes de gestion de ce nématode, pour limiter son expansion, sa dissémination ou les dégâts qu'il engendre (Tomminen and Nuorteva, 1992 ; Wang et al., 2011). Parmi les dangers sanitaires de première catégorie, on constate également la présence de 4 *Meloidogyne*, aussi appelé nématodes à galles. Ces organismes sont d'ailleurs grandement étudié puisque le genre *Meloidogyne* occupe la première place du classement de Jones et al. (2013) présentant les 10 NPP les plus étudiés, entre autre à cause de l'impact économique qu'ils peuvent avoir. Ainsi, de nombreux aspects de la biologie de *Meloidogyne chitwoodi* et *M. fallax*, 2 nématodes à galles phylogénétiquement très proche, sont étudiés. En effet, pour pouvoir prédire un risque d'invasion de ces organismes dans les agrosystème français, il est au préalable important de savoir quelles plantes hôtes sont les plus sensibles (Ferris et al., 1993 ; Brinkman et al., 1996) ou quelles variétés peuvent présenter des résistances (Wesemael and Moens, 2008). D'autres traits de vie ont été et sont encore caractérisés : les facteurs d'éclosions (Wesemael et al., 2006 ; Khokon et

al., 2009), l'effet de la température (Santo and O'Bannon, 1981), ou la variabilité génétique (Castagnone-Sereno, 2002 ; Humphreys-Pereira and Elling, 2013) comme support potentiel à l'adaptabilité. Cependant, et comme cela sera détaillé par la suite, beaucoup reste à étudier sur ces organismes pour pouvoir proposer des méthodes de préventions et de gestions efficaces.

3. Le modèle biologique : les nématodes phytoparasites

3.1. Généralités sur les nématodes du sol et leur anatomie

Les nématodes sont des organismes vermiformes en général de petites tailles, de l'ordre du millimètre ou moins excepté quelques parasites de vertébrés (Kirchner et al., 1980), appartenant à l'embranchement des Nematoda. Il s'agit d'*Ecdysozoa*, un groupe du règne animal dont le développement des individus se fait par des mues cuticulaires successives. Il est d'ailleurs intéressant de constater que les nématodes sont phylogénétiquement plus proches des arthropodes, appartenant également aux Ecdysozoaires, que des annélides, appartenant au Lophotrochozoaires. A l'heure actuelle, près de 27 000 espèces ont été décrites (Hugot et al., 2001), classifiées selon leur mode de vie entre nématodes libres (terrestres ou marins), zooparasites (de vertébrés ou d'invertébrés) et phytoparasites (Fig. 4). On estime entre 500 000 et 1 million d'espèces existantes (Hugot et al., 2001), ce qui place les nématodes juste derrière les arthropodes en terme de diversité spécifique estimée. Ces organismes, généralement aquatiques, ont colonisé quasiment tous les environnements, depuis le milieu marin au sol (où ils se déplacent dans le film d'eau entourant les particules) ou encore la plupart des organismes vivants *via* le parasitisme (Bongers and Ferris, 1999). Etonnamment, les nématodes présentent néanmoins des similarités morphologiques importantes (Fig. 5). Il est difficile de distinguer les différentes espèces, ou même les genres et familles, sans un microscope et sans une certaine expérience de l'observateur en la matière. La description des espèces à tout de même permis de mettre en évidence des organes bien spécifiques à chaque grand groupe et de les classer en fonction de leurs traits de vie et de leurs similarités/dissimilarités morphologiques.

Ainsi, on distingue parmi les nématodes terrestres trois types de structures buccales principales qui peuvent être modifiées selon les caractéristiques de chaque espèce : bactérivore, carnivore et phytoparasite ou fongivore (Fig. 6. A.). C'est principalement la forme de la paroi cuticulaire de la cavité buccale, découpée en 5 parties qui permet de distinguer le régime alimentaire du nématode. Initialement décrite sur les *Rhabditidae*, comme *Caenorhabditis elegans*, ces parties peuvent porter le suffixe « -rhabdion » dans la littérature. Cependant, ces dénominations étant par la suite également employées pour décrire les cavités buccales d'autres taxa, des noms plus génériques utilisant le suffixe « -stome » sont préférés pour éviter toute confusion (Van de Velde and Coomans, 1991). On parle donc, de la partie la plus antérieure à la plus postérieure, de cheilostome (ou cheilorhabdion), prostome (ou prorhabdion), mésostome (ou mesorhabdion), métastome (ou metarhabdion) et télostome (ou telorhabdion). Le cheilostome est entourée par la cuticule de la tête et la partie la plus antérieur du pharynx vient s'accrocher sur le mesostome et les parties suivantes par les myofilament des muscles antérieurs (Van de Velde and Coomans, 1991). Il arrive, selon les régimes alimentaires que ces parties soient transformées ou fusionnées. Chez les bactérivores, le prostome et le mesostome sont fusionnés pour former une longue cavité buccale tubulaire. Chez les

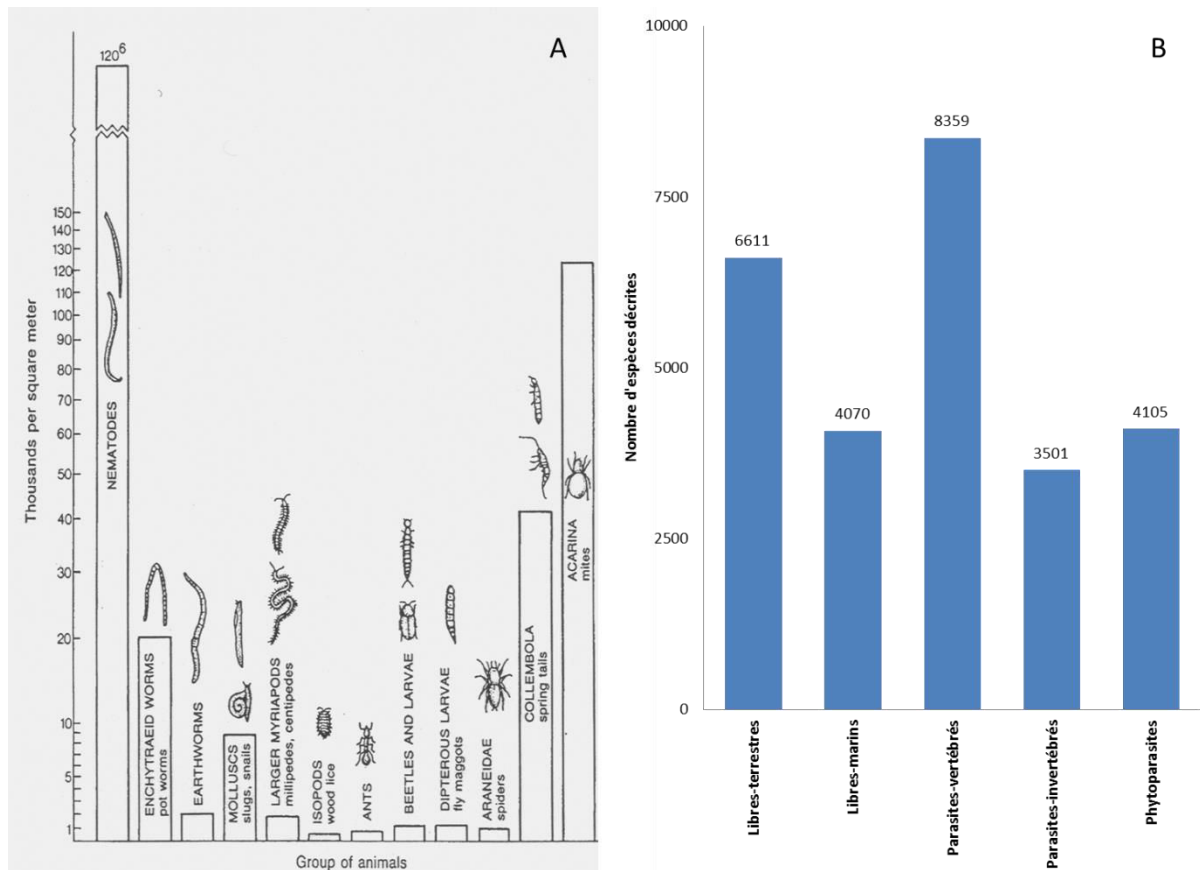


Fig. 4 : (A) Abondance (en milliers d'individus) des groupes taxonomiques de la mésofaune et macrofaune du sol (dans Kevan, 1965). (B) Nombre d'espèces de nématodes décrites (d'après Hugot *et al.*, 2001).

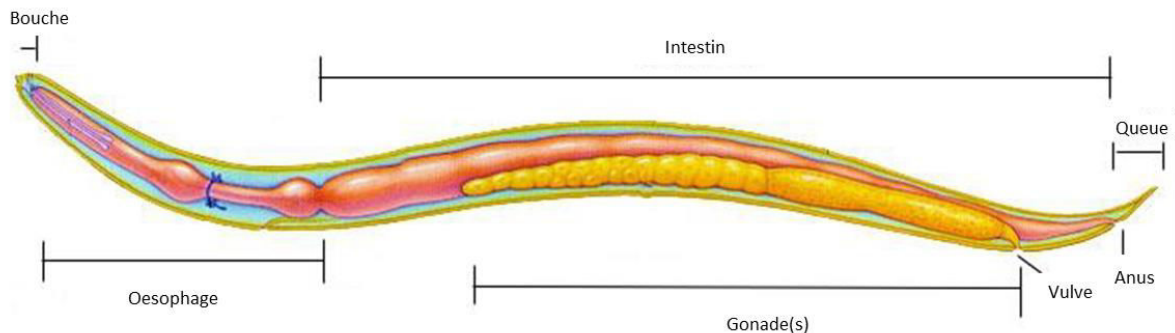


Fig. 5 : Schéma de l'anatomie interne simplifiée d'un nématode. Le tube digestif est complet, allant de la bouche à l'anus. Les femelles peuvent avoir une ou deux gonades et une spermathèque chez les espèces à reproduction sexuée.

carnivores, le métastome est très développé et forme une ou plusieurs dents fortement sclérotisées permettant au nématode de percer la cuticule de leurs proies. C'est chez les phytoparasites et fongivores, que la cavité buccale est la plus modifiée. Il y a apparition d'une structure évaginable appelée stylet. Le prostome et le mesostome forment un tube pour guider la trajectoire du stylet et le métastome et téléostome sont transformés pour former un cône et une hampe qui se terminent

généralement par trois boutons basaux (il arrive que ces derniers soient absents). Des muscles supplémentaires entourent cette structure pour permettre l'élongation et la rétraction du stylet.

L'œsophage fait suite à la cavité buccale et sert également de critère d'identification. Si la structure générale est similaire entre les différents groupes, il est à noter des variations inhérentes, à nouveau, au régime alimentaire (Fig. 6. B.). A titre d'exemple, on observe aisément, grâce à une loupe binoculaire, une hypertrophie du pharynx des nématodes carnivores, accompagnée de muscles puissants, qui leur permet d'avaler les proies.

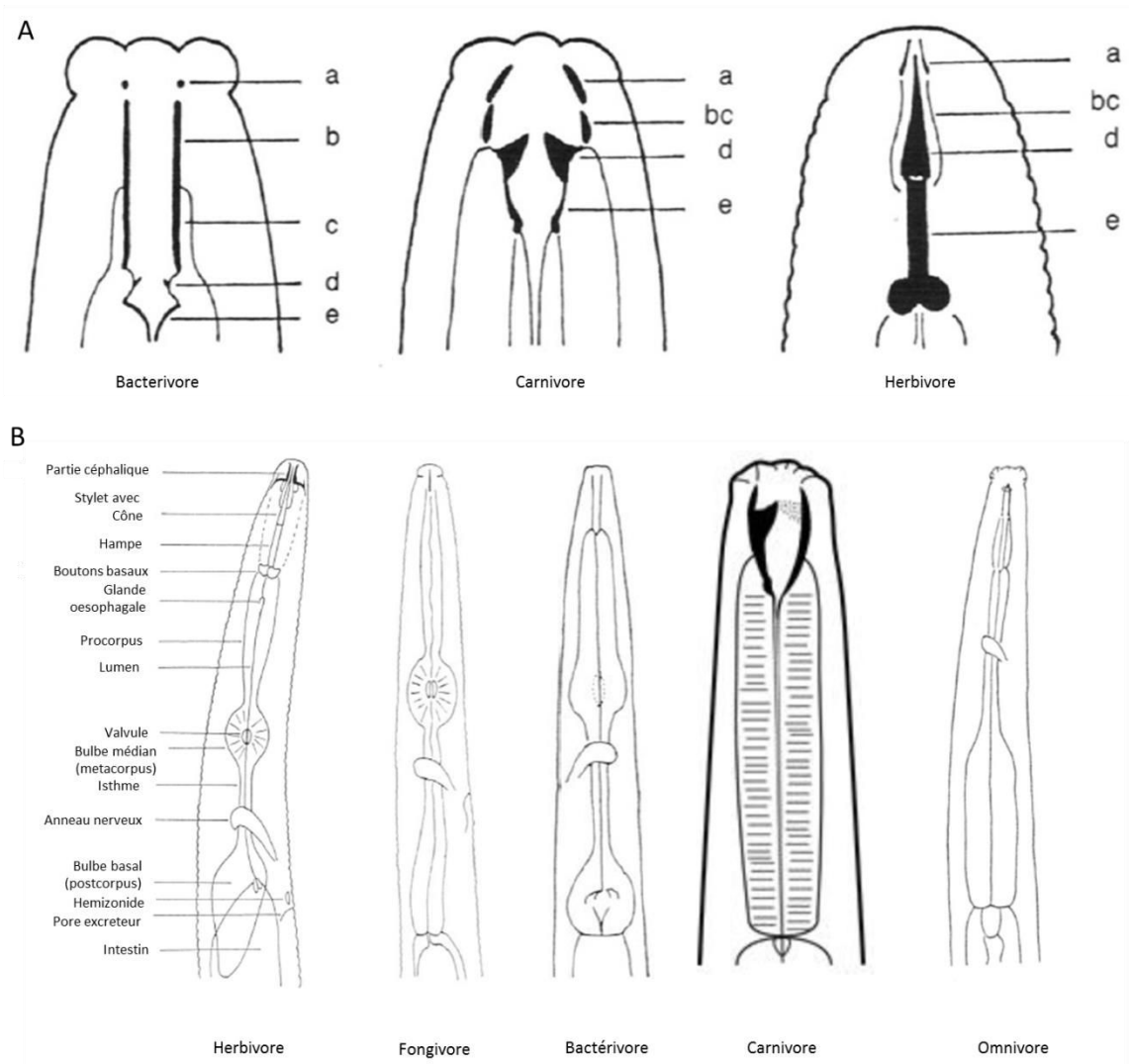


Fig. 6 : Schéma des 5 parties de la paroi cuticulaire de la cavité buccale des nématodes en fonction du régime alimentaire (A), Schéma de différentes formes d'œsophages en fonction des régimes alimentaires (B) (d'après Bongers, 1988). A : a Cheilostom, b prostom, c mesostom, d metastom, e telostom. Ces cinq segments peuvent, en fonction des espèces, être fusionnés ou transformés en structures caractéristiques souvent employées comme critères d'identification. B : la forme et la structure des différentes parties de l'œsophage sont également employées pour l'identification morphologique des nématodes.

De nombreux autres critères anatomiques permettent d'identifier morphologiquement les genres de nématodes. On s'intéresse ainsi à la forme de la partie céphalique (pouvant porter différentes structures) ; à la position du recouvrement de l'intestin par la glande œsophagienne ; à la position de

la vulve et au nombre ainsi qu'à la forme des gonades chez les femelles et à la position des spicules chez les mâles (structures cuticulaires postérieures sensorielles nécessaires au transfert de sperme à la femelle) ; à la position du pore excréteur ; à la forme et à la position de la queue ou encore à la présence et la position de structures sensorielles : les amphides (chimiorécepteurs de la partie céphalique) ou les phasmides (chimiorécepteurs de la queue). Malgré ces nombreux critères, dont la liste ci-dessus n'est pas exhaustive, l'identification au niveau taxonomique de l'espèce reste difficile. Il est donc presque toujours nécessaire d'utiliser un microscope afin de mesurer plusieurs critères et de calculer différents ratios pour parvenir à une identification spécifique (Encadré 1).

Encadré 1 : Morphométrie et allométrie (d'après Siddiqi, 2000)

Si l'identification de la famille ou du genre d'un nématode peut se faire à l'aide d'une loupe binoculaire ou d'un microscope optique, il est nécessaire d'utiliser un microscope couplé à un outil de mesure pour pouvoir identifier les nématodes jusqu'à l'espèce. Différents ratios peuvent être calculés.

Les ratios les plus généraux ont été proposés par de Man (1984) et sont utilisés dans la description de très nombreuses espèces :

$$a = \frac{\text{longueur du corps}}{\text{largeur max du corps}} \quad b = \frac{\text{longueur du corps}}{\text{longueur de l'oesophage}} \quad c = \frac{\text{longueur du corps}}{\text{longueur de la queue}}$$

Cependant, ces ratios ne sont pas suffisants pour distinguer certaines espèces et Siddiqi (2000) en a proposé plusieurs autres, notamment utilisés pour la description et l'identification des NPP (liste non exhaustive des ratios ayant permis d'identifier certains NPP au cours de ce projet de thèse).

$$V = \frac{\text{distance base de la tête-vulve}}{\text{longueur du corps}} \times 100 \quad V' = \frac{\text{distance base de la tête-vulve}}{\text{distance base de la tête-anus}} \times 100$$

$$b' = \frac{\text{longueur du corps}}{\text{distance base de la tête-base de la glande oesophagienne}} \quad c' = \frac{\text{longueur de la queue}}{\text{largeur du corps à l'anus}}$$

$$\frac{VL}{VB} = \frac{\text{distance vulve-extrémité de la queue}}{\text{largeur du corps à la vulve}}$$

3.2. Phylogénie des nématodes

L'étude de la morphologie des nématodes a permis d'établir une phylogénie découpée en 2 classes : Adenophorea et Secernentea contenant 19 ordres (De Ley et al., 2006). La taille microscopique des nématodes, les fortes similitudes entre espèces et les soupçons de convergence évolutive complexifient la classification de certains groupes sur ces seuls critères morphologiques. L'analyse moléculaire d'ADN ribosomique a permis d'affiner cette classification et d'éclairer l'histoire évolutive du phylum Nematoda (Blaxter et al., 1998 ; Dorris et al., 1999 ; Holterman et al., 2006 ; van Megen et al., 2009). Les ordres et familles de nématodes ne sont pas remis en cause par cette nouvelle phylogénie mais les liens de parentés ont été en partie revus (Fig. 7). Blaxter et al. (1998) découpe alors sur cette base moléculaire le phylum en 5 clades. Les clades I et II contiennent des

taxa appartenant strictement aux Adenophorea et les clades III à V appartiennent au Secernentea. Les régimes alimentaires sont retrouvés mélangés dans les différents clades comme c'était le cas dans les deux classes morphologiques et on note que la capacité à parasiter les plantes est apparue au moins trois fois (clade I, II et IVb) de manière indépendante dans l'histoire évolutive du phylum.

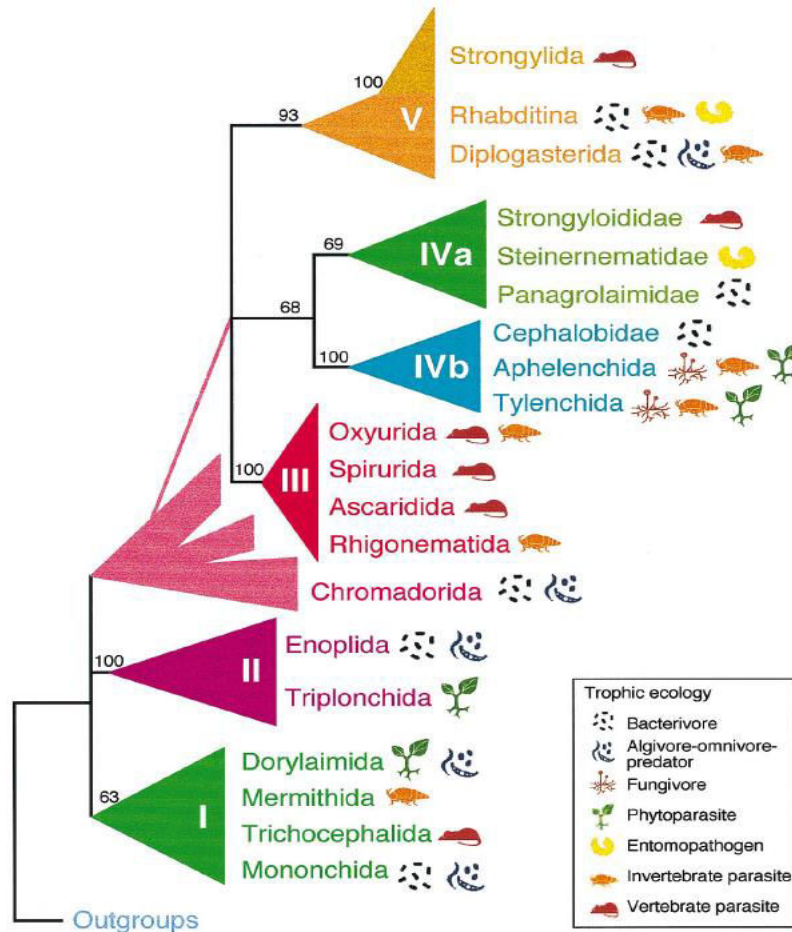


Fig. 7 : Phylogénie des nématodes (dans Dorris et al. 1999). L'embranchement Nematoda est ici découpé en 5 clades sur la base de l'analyse de 53 séquences d'ADNr 18S appartenant à toutes les familles. Les nombres sur la figure indiquent la valeur de bootstrap supportant chaque nœud. A côté de chaque ordre ou famille est indiqué le(s) régime(s) alimentaire(s) connu pour les espèces au sein de ces groupes. L'appartenance de l'ordre des Chromadorida au clade II ou III reste encore incertaine car il s'agit d'un groupe paraphylétique.

Les travaux d' [Holterman et al. \(2006\)](#) et [van Megen et al. \(2009\)](#) ont permis par la suite de détailler encore davantage cette phylogénie qui est désormais constituée de 12 clades et où les relations entre les clades II et III au sens de [Blaxter et al. \(1998\)](#) sont éclaircies. On constate alors que la capacité à parasiter les plantes semble être apparue indépendamment dans plus de clades que précédemment. En effet, on retrouve des nématodes phytoparasites (au regard des connaissances actuelle de la biologie des espèces) dans 4 clades et non plus 3 ([Fig. 8](#)). Les relations entre ces taxa phytoparasites sont également modifiées puisque l'ordre des Triplonchida est, cette fois, retrouvé dans les clades 1A et 1B alors que les Dorylaimida sont présents dans les clades 2B et 2C (et on constate ici que la famille des Nordiidae est présente dans les 2 sous clades (B et C) et apparaît comme un groupe polyphylétique ([van Megen et al., 2009](#))). De même, les ordres des Tylenchida et

des Aphelenchida se séparent maintenant dans 2 clades (10B et 12A pour les Aphelenchida, également polyphylétique, et 12A et 12B pour les Tylenchida (van Megen et al., 2009)). Dans le détail, on peut constater que malgré les fortes similitudes biologiques entre les nématodes à galles (Meloidogynidae) et les nématodes à kyste (Heteroderidae) (voir § 3.4.), ces 2 familles sont assez éloignées phylogénétiquement au sein du clade 12B (van Megen et al., 2009). Cette division en 12 clades constitue aujourd'hui la phylogénie la plus précise de l'embranchement Nematoda sur la base des données moléculaires et vient compléter la phylogénie construite sur la base des critères morphobiométriques et biologique. Ainsi toute nouvelle description d'espèces fait maintenant référence à ces deux classifications.

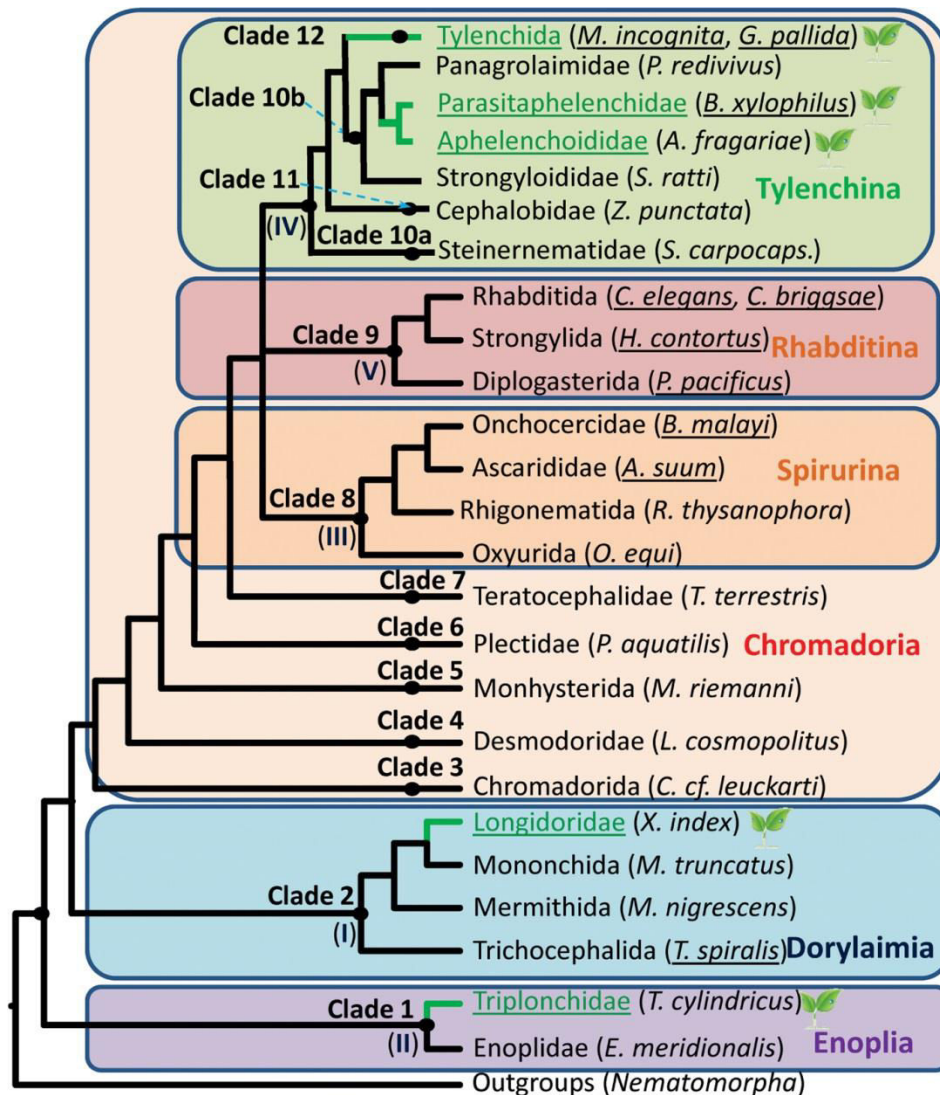


Fig. 8 : Phylogénie simplifiée des nématodes en 12 clades (dans Bird et al. (2015) d'après van Megen et al. (2009)). Les clades 1 à 12 sont issus de van Megen et al. (2009), et les clades en chiffres romain de I à V correspondent aux clades définis par Blaxter et al. (1998). Les boîtes de couleurs délimitent les 3 principaux groupes de nématodes (Enoplia, Dorylaimia et Chromadoria (subdivisé en 3)) selon De Ley (2006). Les familles de NPP sont indiquées en vert avec le pictogramme de feuille.

3.3. Aspects de bio-indication des sols grâce aux nématodes

La très grande diversité taxonomique et fonctionnelle des nématodes du sol a suscité le développement d'un pan de la recherche en nématologie pour évaluer leur potentiel en tant que bio-indicateurs. En effet, on a vu qu'il existait une diversité d'espèces, décrite et estimée, très importante et que les nématodes étaient retrouvés dans tous les écosystèmes. D'un point de vue biologique, ces organismes sont retrouvés à de nombreux maillons des réseaux trophiques. Ils se nourrissent de nombreux micro-organismes dans les sols (incluant d'autres nématodes) et sont la source de nourriture de beaucoup d'autres (Ferris et al., 2001). Les nématodes peuvent être extrêmement abondants dans les sols (plusieurs millions d'individus dans 1m³ de sol) si bien qu'il n'est pas rare d'identifier une cinquantaine d'espèces dans un échantillon de 100mL (Bongers and Ferris, 1999). Bien que certaines espèces soient plus sensibles que d'autres, beaucoup de nématodes peuvent survivre en conditions climatiques extrêmes (déshydratation, pollution, manque d'oxygène ...). Enfin, ces organismes sont connus pour répondre rapidement à des perturbations de l'environnement ou à des enrichissements des sols, par exemple par l'amendement agricole. Tous ces aspects de la biologie des nématodes sont listés par Bongers and Ferris (1999) pour appuyer leur utilité comme bio-indicateurs. De plus, pour caractériser les communautés de NPP, plusieurs méthodes existent et sont relativement faciles à mettre en place. Différentes techniques d'extractions ont été mises au point afin de prendre en compte les variabilités de matrices (sol, organes végétaux ...) et de morphologies des espèces (PM 7/119 (1), 2013). L'analyse des taxa présents peut être effectuée à l'aide d'un simple microscope optique sur la base des nombreux critères d'identification (voir § 3.1.) sans nécessiter l'utilisation de la microscopie à balayage ou d'outils biochimiques ou moléculaires. Toutefois, certains outils moléculaires existent et peuvent permettre de compléter et parfois faciliter les identifications morphobiométriques, notamment grâce à l'utilisation de PCR RFLP sur la séquence d'ADNr 18S SSU (Vrain and McNamara, 1994 ; Amiri et al., 2002). Plus récemment, des travaux ont utilisé une analyse par métagénomique (Porazinska et al., 2014 ; Sapkota and Nicolaisen, 2015) qui ouvrent une nouvelle voie pour l'étude des communautés de nématodes même si des obstacles demeurent, notamment sur la disponibilité en amorces spécifiques aux nématodes (Peham et al., 2017).

Les premiers indices écologiques portant sur les nématodes ont été élaborés par Bongers (1990). Il décrit dans cet article l'Indice de Maturité, ou *Maturity Index (MI)*, basé sur la classification des familles de nématodes du sol en *c-p values (colonizer-persist)* selon leurs traits de vie et donnant un bon aperçu des perturbations, mécaniques ou chimiques. Les familles de nématodes les moins sensibles aux perturbations ont été classées en *cp1* ou *cp2* quand les plus sensibles sont eux classés en *cp5*. Il est toutefois à noter que les NPP ne sont pas pris en compte dans le calcul de cet indice puisque pour beaucoup, leur présence dans un sol n'est pas directement conditionnée par la qualité de ce sol mais par la présence de plantes hôtes. Par exemple, des NPP persistants peuvent être trouvés dans les sols en condition de stress si les plantes hôtes ne sont pas affectées. Des *c-p values* ont tout de même été affectées aux NPP, mais allant dans ce cas que de *cp2* à *cp5* (Bongers 1990). Le *Plant Parasitic Index (PPI)* est calculé de manière identique à l'Indice de Maturité et varie seulement de 2 (dans les environnements les plus perturbés) à 5 (dans les environnements stables). Il a d'ailleurs été montré par Bongers (1990), d'après des données de Tamis (1986), que le *MI* et le *PPI* variaient en sens contraire puisque l'un diminue quand l'autre augmente le long d'un gradient de perturbation. Yeates (1994) a proposé une modification de l'Indice de Maturité qui inclue les NPP mais qui ne semble pas faire l'unanimité au sein de la communauté scientifique (Bongers et al.,

1997). En effet, les variations contraires du *MI* et du *PPI* semblent induire une perte d'information conséquente si les NPP sont pris en compte dans le calcul. Par la suite, et sur la base de cette classification des familles de nématodes, d'autres indices ont été développés par Ferris et al. (2001) définissant ainsi un indice d'Enrichissement (ou *Enrichment Index*) et un indice de Structure (ou *Structure Index*). Le calcul de ces deux indices est basé sur les *c-p values* non plus des différentes familles mais des différentes guildes définies comme un ensemble d'espèces possédant des traits biologiques et des réponses aux conditions environnementales similaires. Ces indices permettent lors d'analyses de sol, d'avoir une idée plus précise de sa qualité que l'Indice de Maturité. Toutefois, on notera que, comme pour l'Indice de Maturité, les NPP ne sont pas pris en compte dans le calcul et qu'il n'existe pas d'indice d'Enrichissement ou de Structure pour ce groupe trophique.

3.4. Modes de vie des nématodes phytoparasites

Au cours de cette thèse, nous nous sommes intéressés plus particulièrement aux communautés de NPP dans les agrosystèmes français. Ces organismes, se nourrissent de tissus végétaux, notamment les racines ou les feuilles. Si les NPP font l'objet de nombreuses recherches, c'est en grande partie dû aux conséquences économiques qu'ils engendrent de par les dégâts causés sur de nombreuses plantes cultivées. En effet, il est estimé à plus de 80 milliards de dollars les pertes économiques mondiales attribuées aux NPP (Nicol et al., 2011). Il est même supposé que ce chiffre soit grandement sous-estimé tant les agriculteurs sont souvent peu conscients des dégâts causés par les NPP. En 2006, on recensait 4100 espèces décrites (Decraemer and Hunt, 2006). Si la majorité des espèces présentent dans les agrosystèmes ne sont pas problématiques, il en existe pourtant qui doivent être surveillées et correctement gérées. Dans ce paragraphe, nous verrons les cycles biologiques de quelques genres communément trouvés dans les communautés (comportant 6 stades de développement incluant l'œuf, suivi de 4 stades larvaires séparés par des mues (Page, 2001)) et les caractéristiques principales des différents modes de vie des NPP.

Si certains NPP attaquent les parties aériennes ou les graines des plantes, beaucoup de NPP parasitent les racines et entraînent des dommages au système racinaire (prolifération d'un chevelu, déformation) qui va réduire les capacités de la plante à absorber l'eau et les nutriments nécessaires à son développement. Plusieurs stratégies de parasitisme existent au sein des NPP. En effet, dans les sols, qui peuvent présenter des conditions environnementales difficiles, sont présents de nombreux ennemis naturels et certains taxa ont développé un mode de vie endoparasitique. Ils pénètrent rapidement dans les tissus végétaux au début de leur cycle de vie pour minimiser le temps passé dans le sol. Cependant, ces NPP sont alors dépendants de l'état et de la survie de leur hôte. A l'inverse, les NPP ectoparasites réduisent leur risque de périr du fait de leur hôte en restant la majeure partie de leur cycle de vie dans le sol, mais sont plus exposés aux agents pathogènes et prédateurs présents. Ainsi, les parasites des racines ont été divisés selon deux critères : leur faculté à pénétrer ou non à l'intérieur des tissus (ecto ou endoparasites) mais également leur capacité à garder ou non leur mobilité à l'âge adulte (migrateur ou sédentaire).

3.4.1. Nématodes ectoparasites et semi-endoparasites

Ces NPP vont passer la majeure partie de leur cycle de vie dans le sol et parasiter les racines depuis l'extérieur. Cependant, certains taxa peuvent, au cours de leur cycle, introduire une partie de leur corps (jamais le corps entier) dans la racine pour atteindre des cellules plus profondes. Ces nématodes sont alors qualifiés de semi-endoparasites. Leur cycle est néanmoins identique à celui d'un ectoparasite. Au cours de cette thèse, les NPP ectoparasites et semi-endoparasites les plus fréquemment retrouvés dans les agrosystèmes échantillonnés ont été les *Helicotylenchus* (semi-endoparasites (Nickle, 1991)), les *Trichodorus* (ectoparasites (Nickle, 1991)), les Telotylenchidae (semi-endoparasites (Nickle, 1991)), les *Paratylenchus* (ectoparasites (Nickle, 1991)), et les *Criconeimoides* (ectoparasites (Nickle, 1991)). Si certains taxa, comme les *Helicotylenchus*, ne sont que très rarement associés à d'importants dégâts sur les cultures (*The Californian Department of Food and Agriculture*, par exemple, classe ces NPP comme organismes n'ayant aucun ou un très faible impact économique (CDFA, 2007)) d'autres comme les *Trichodorus* ou les *Rotylenchus* peuvent causer des diminutions de rendements conséquentes (Bridge and Starr, 2007). De plus, plusieurs ectoparasites vecteurs de népovirus tels que des *Xiphinema* ou des *Longidorus* sont considérés comme particulièrement dangereux pour certaines cultures (Bridge and Starr, 2007). Les nématodes ectoparasites possèdent le cycle de vie le plus simple parmi les NPP (Fig. 9.A.). Généralement, les œufs sont pondus individuellement dans le sol, éclosent au stade J2 (pour *juvenile*) et tous les stades larvaires (J2, J3 et J4) ainsi que les adultes sont parasites. Plus le stylet des ectoparasites est long et plus ils se nourrissent du contenu des cellules les plus au centre de la racine. Chez les semi-endoparasites, des sécrétions de la glande œsophagienne leur permettent de pénétrer en partie dans la racine pour se nourrir des cellules les plus en profondeur mais ils ne sont pas capables de se mouvoir à l'intérieur (Siddiqi, 2000). Au sein des *Helicotylenchus*, les comportements des espèces varient d'une nutrition depuis l'extérieur de la racine pendant environ quarante minutes à une nutrition pendant 19 jours en grande partie à l'intérieur de la racine (Siddiqi, 2000).

3.4.2. Nématodes endoparasites migrants

Les NPP endoparasites migrants sont eux bien plus souvent associés à d'importants dégâts sur les plantes d'intérêt agronomique. Jones et al. (2013) liste d'ailleurs deux espèces (*Radopholus similis* et *Ditylenchus dipsaci*) et un genre (*Pratylenchus* spp.) d'endoparasite migrant dans la liste des 10 NPP les plus étudiés pour les cultures. C'est le cas entre autres des nématodes du genre *Pratylenchus* qui a été régulièrement observé lors des échantillonnages des agrosystèmes français considérés pour la thèse. Ces endoparasites migrants à reproduction sexuée vont effectuer la majeure partie de leur cycle de vie dans les racines des plantes hôtes, dans lesquelles ils vont avoir la capacité de s'y mouvoir et de s'y reproduire. Il arrive également que les nématodes ressortent de la racine pour aller ensuite en infester une autre, si bien qu'il est tout à fait possible d'échantillonner ces NPP dans le sol autour des racines à tous les stades de développement (Nickle, 1991). Les œufs peuvent être pondus individuellement soit dans la racine soit dans le sol environnant. A l'éclosion du stade J2 (la première mue a également lieu dans l'œuf) les larves vont pouvoir pénétrer dans une racine et migrer à l'intérieur des cellules pour s'en nourrir (Fig. 10.A.). Chez *Pratylenchus penetrans*, il a été observé que les stades larvaires les plus jeunes restaient généralement à l'extérieur des racines, se nourrissant à la manière des ectoparasites sur le chevelu racinaire puis les stades plus âgés et les adultes

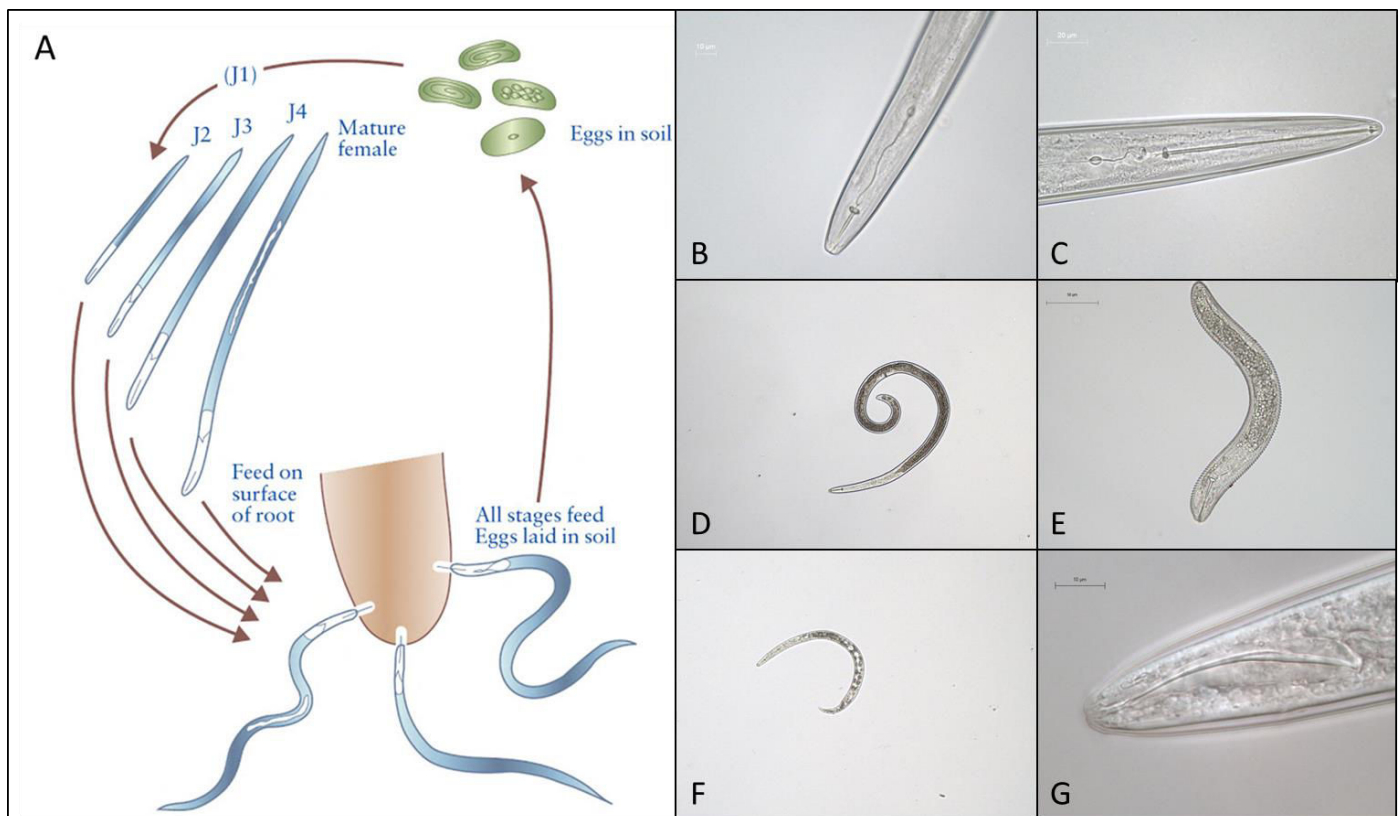


Fig. 9 : Cycle biologique schématique d'un ectoparasite (d'après Bridge and Starr (2007)) et exemples (photographies au microscope optique) de NPP ectoparasites et semi-endoparasites (crédits : ANSES, LSV). A : Le stade larvaire L1 à lieu dans l'œuf et n'apparaît donc pas. B : Partie antérieure d'un *Amplimerlinus* sp. C : Partie antérieure d'un *Macrotrophurus* sp. D : Femelle *Helicotylenchus* sp. E : *Criconemoides* sp. adulte (sexe indéterminé). F : Femelle *Paratylenchus* sp. G : Tête de *Trichodorus* sp.

pénétraient dans la racine (Fosu-Nyarko and Jones, 2016). Pour se mouvoir dans les racines par voie intra cellulaire, l'action mécanique perforante du stylet est accompagnée de la sécrétion d'un cortège d'enzymes lytiques des parois cellulaires. Pour se nourrir, ils sécrètent ensuite dans le cytoplasme des enzymes permettant de digérer le contenu cellulaire (Fosu-Nyarko and Jones, 2016). Suite à l'attaque des cellules, la plante va induire une nécrose des cellules avoisinantes qui se traduit visuellement par des lésions brunes desquelles provient le nom vernaculaire des *Pratylenchus* aussi appelé nématode des lésions racinaires (ou *root-lesions nematode*). Quand la racine n'est plus favorable au nématode, il peut ressortir pour infester une racine avoisinante. Il a également été observé de très fréquentes doubles infestations par des champignons ou des bactéries suite à la pénétration du nématode qui démultiplient les symptômes (Nickle, 1991 ; Fosu-Nyarko and Jones, 2016). Lorsque l'infestation est très importante, cela se traduit par un système racinaire réduit, superficiel et provoque de faibles croissances des plantes et donc des baisses drastiques de rendement.

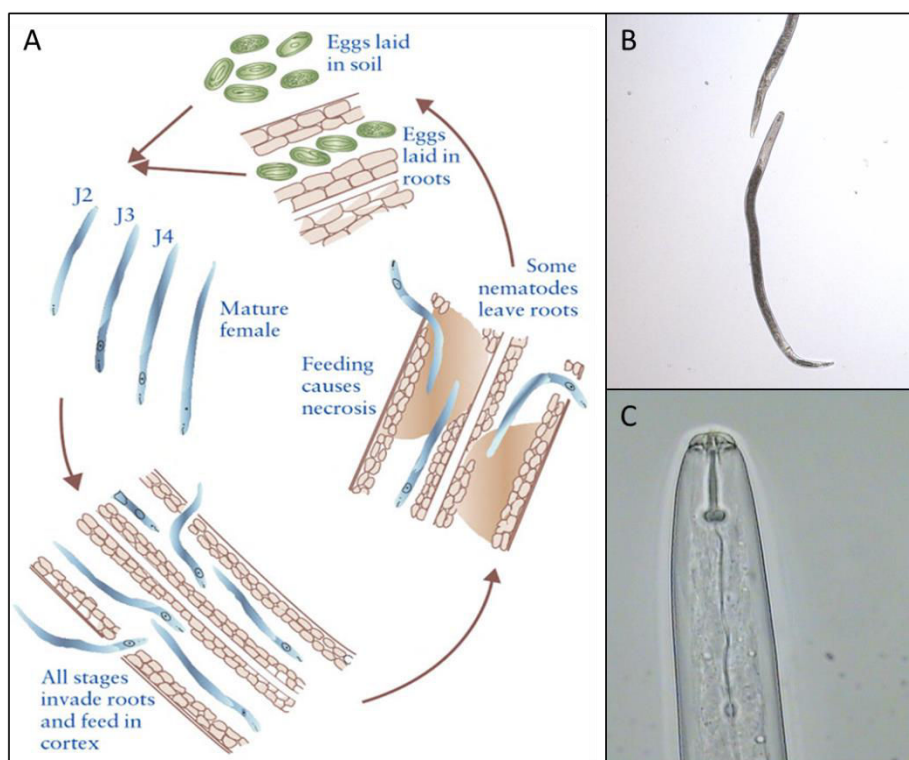


Fig. 10 : Cycle biologique schématique d'un endoparasite migrateur (d'après Bridge and Starr (2007)) et exemples (photographies au microscope optique) (crédits : ANSES, LSV). A : Le stade larvaire L1 à lieu dans l'œuf et n'apparaît donc pas. B : Femelle *Pratylenchus* sp. C : Partie antérieure d'un *Pratylenchus* sp.

3.4.3. Nématodes endoparasites sédentaires à kyste

Il existe, au sein des nématodes endoparasites sédentaires, le groupe des nématodes à kyste appartenant principalement aux genres *Heterodera* et *Globodera*. Au sein de ces genres, plusieurs espèces sont connues pour induire d'importants dégâts dans les cultures (Nickle, 1991 ; Bridge and Starr, 2007). C'est le cas des nématodes à kyste de la pomme de terre *Globodera pallida* et *G. rostochiensis* qui sont aussi répertoriés parmi les dangers sanitaires de première catégorie au titre de l'article L201-1 du Code rural et de la pêche maritime. La législation impose notamment aux exploitants dont les parcelles renferment ces espèces, une interdiction de cultiver des végétaux destinés à la plantation ou à l'export. Le cycle de développement de ces nématodes est relativement similaire à celui des nématodes à galles, un autre groupe de NPP endoparasites sédentaires (voir §3.4.4.) (Fig.11. A.). A l'éclosion de l'œuf, le second stade larvaire (J2) va migrer vers une racine et pénétrer au niveau de l'apex vers le cylindre central. C'est à ce niveau que la larve va induire la formation d'un site nourricier (Jones and Northcote, 1972). Grâce à son stylet puissant, le nématode va percer la paroi d'une cellule et injecter de la salive contenant des métabolites issus de la glande œsophagienne. Les modifications physiologiques de la cellule vont entraîner une rupture partielle de la membrane cellulaire et former un syncytium avec les cellules voisines (Gheysen and Fenoll, 2002). Ce syncytium va s'étendre longitudinalement et regrouper ainsi jusqu'à plusieurs dizaines de cellules en une grande structure polynucléée. La larve va ensuite passer par les différents stades larvaires jusqu'au stade adulte en se nourrissant au niveau de ce syncytium. Les femelles restent au niveau du site nourricier et vont produire des œufs qui peuvent être émis à l'extérieur de la racine dans une gangue mucilagineuse ou être stockés à l'intérieur de leur corps, qui va progressivement enfler. Les

mâles quant à eux, vont rester vermiformes et sortir de la racine à la recherche de femelles pour la fécondation (la reproduction est majoritairement sexuée, mais il existe quelques espèces se reproduisant par parthénogénèse). A la mort de la femelle, la cuticule va brunir et se durcir pour former une structure spécifique de ces deux genres de NPP : un kyste. Le kyste (pouvant contenir jusqu'à plusieurs centaines d'œufs) constitue en effet une forme de protection très efficace permettant aux œufs de survivre plusieurs années dans le sol dans l'attente de conditions favorables. Ce sont ensuite souvent les exsudats racinaires des plantes hôtes qui vont induire l'éclosion d'œufs et initier un nouveau cycle.

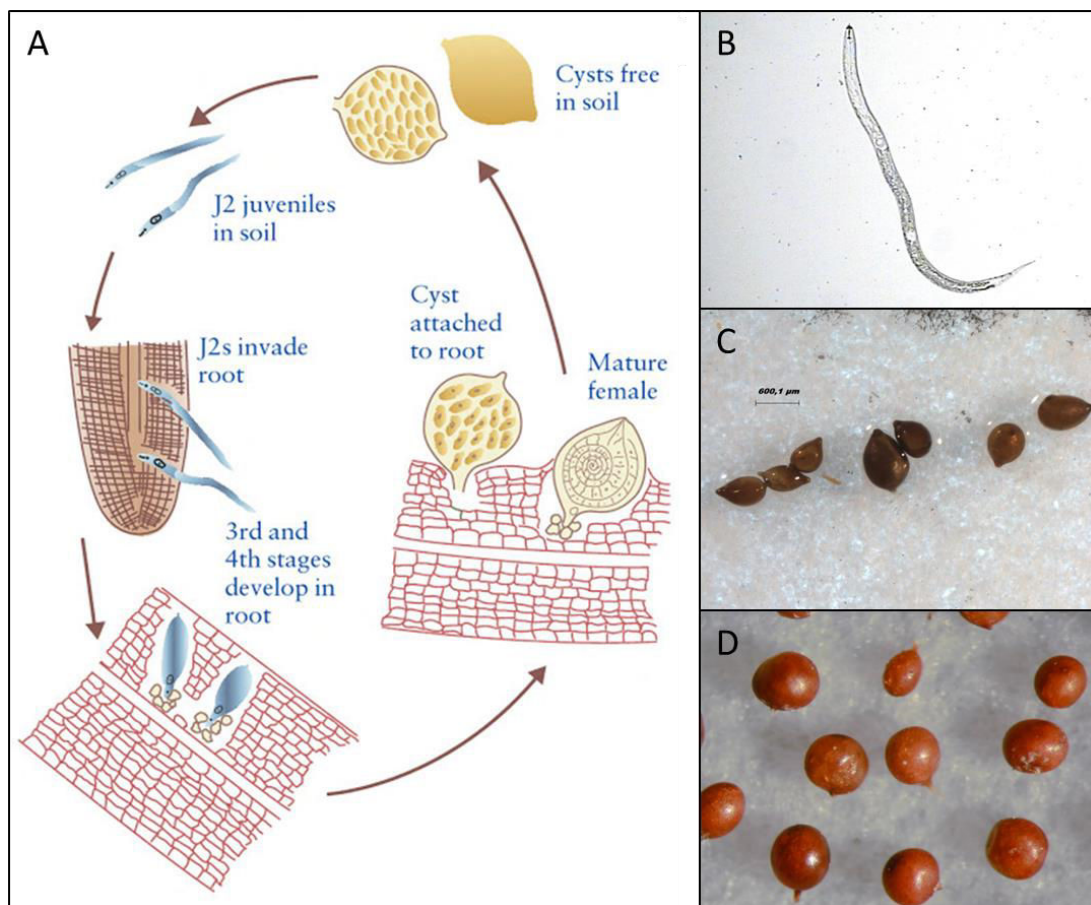


Fig. 11 : Cycle biologique schématique d'un endoparasite sédentaire à kyste (d'après Bridge and Starr (2007)) et exemples (photographies au microscope optique) (crédits : ANSES, LSV). A : Le stade larvaire L1 à lieu dans l'œuf et n'apparaît donc pas. B : Larve d'*Heterodera*. C : Femelles *Heterodera* sp. enkystées. D : Femelles *Globodera* sp. enkystées.

3.4.4. Nématodes endoparasites sédentaires à galles

Le genre *Meloidogyne* compte près de 100 espèces décrites et la plupart d'entre elles causent d'importants dégâts à une gamme de plantes hôtes extrêmement large et comprenant beaucoup de plantes d'intérêt agronomique (Trudgill and Blok, 2001). Quatre espèces sont listées en France comme dangers sanitaires de première catégorie (extrait de l'article L201-1 du Code rural et de la pêche maritime : « Les dangers sanitaires de première catégorie sont ceux qui étant de nature, par leur nouveauté, leur apparition ou persistance, à porter une atteinte grave à la santé publique ou à la

santé des végétaux et des animaux à l'état sauvage ou domestique ou à mettre gravement en cause, par voie directe ou par les perturbations des échanges commerciaux qu'ils provoquent, les capacités de production d'une filière animale ou végétale, requièrent, dans un but d'intérêt général, des mesures de prévention, de surveillance ou de lutte rendues obligatoires par l'autorité administrative »). Il s'agit de *M. fallax*, *M. chitwoodi*, *M. enterolobii* et *M. ethiopica* (bien que ces deux derniers soient considérés comme émergents et qu'aucune méthode de surveillance et de lutte ne soit encore définie). La législation impose aux exploitants une surveillance de leurs parcelles ainsi que des mesures de lutttes obligatoires à mettre en œuvre en cas de détection de ces organismes (Encadré 2.).

A l'éclosion des œufs, le stage J2 va migrer vers une racine et pénétrer à travers le parenchyme cortical jusqu'à la zone de différenciation des tissus vasculaires (Fig. 12.A.). C'est à cet endroit que la larve va induire un site nourricier, appelé cellules géantes, et y demeurer pour le reste du cycle. Cette induction, impliquant une modification de l'expression de certains gènes chez la plante, est encore aujourd'hui à l'étude pour caractériser les différents mécanismes impliqués (Molinari et al., 2014 ; Liu et al., 2016). Les cellules géantes induites sont polynucléées et renferment un cytoplasme très dense dont se nourrit la larve (Trudgill, 1997). C'est à cet endroit que vont avoir lieu les mues successives jusqu'au stade adulte. La reproduction est souvent de type parthenogénétique chez les *Meloidogyne* d'importance agronomique, mais celle-ci n'est pas toujours obligatoire et une production de formes adultes mâles peut être observée. Les mâles sont vermiformes et ressortent de la racine pour aller, chez certaines espèces, féconder des femelles à parthenogénèse facultative. A l'inverse, les femelles restent au niveau du site nourricier et vont enfler et commencer à produire des œufs. La production des œufs commence juste après la dernière mue et chaque femelle peut produire jusqu'à 1000 œufs (Bridge and Starr, 2007). Ces œufs sont déposés dans une masse gélatineuse qui va généralement percer à travers la racine si bien que les masses sont visibles à l'œil nu sur les racines. Il est également possible pour ces nématodes d'infester d'autres organes de la plante et notamment les tubercules de pomme de terre, des bulbes ou des rhizomes d'autres légumes racines et entraîner des déformations les rendant généralement impossibles à commercialiser. L'induction de la formation de cellules géantes s'accompagne généralement d'une hypertrophie et d'une hyperplasie du parenchyme cortical de la racine qui va enfler au niveau du site nourricier et former une galle. C'est donc de cette structure particulière que les nématodes du genre *Meloidogyne* tirent leur nom vernaculaire.

Meloidogyne chitwoodi est polyphage (O'Bannon et al., 1982), notamment pour certaines plantes d'intérêt agronomique (Bridge and Starr, 2007). Si la plupart des espèces de *Meloidogyne* sont apomictiques (la reproduction est asexuée, par parthénogénèse mitotique, c'est-à-dire que les mâles, s'ils sont présents, ne participent pas à la reproduction) (Trudgill and Blok, 2001), *M. chitwoodi* est une espèce à parthénogénèse méiotique. Dans ce cas, les femelles peuvent se reproduire de manière asexuée, mais également de manière sexuée si des mâles sont présents (Trudgill and Blok, 2001 ; Castagnone-Sereno, 2006). Peu d'informations sont disponibles concernant son aire d'origine. Il a d'abord été supposé qu'il venait des Etats Unis et du Mexique et qu'il aurait été disséminé en Europe via les Pays-Bas mais cette théorie a été remise en cause en proposant une aire d'origine aux Pays-Bas (Mugnéry, communication personnelle). En France, cette espèce a été pour la première fois identifiée en 1996 en Languedoc-Roussillon en culture légumière de plein champ et en Bretagne, en culture sous abris (Daher et al., 1996). Le foyer de Languedoc-Roussillon est maintenant considéré comme éradiqué. Par la suite, la Picardie et l'Aquitaine sont

respectivement contaminées en 2008 et 2010. Depuis de nouveaux foyers ont été découverts en 2012 dans les régions du Nord Pas de Calais, de la Basse Normandie et de l'Île de France. Ces foyers sont depuis lors surveillés et contrôlés chaque année selon la législation en vigueur et un plan de surveillance est mis en place annuellement par les Services Régionaux de l'Alimentation (SRAI) sur le territoire Français. Pour éradiquer ces foyers autrement que par l'utilisation de produits phytosanitaires, la réglementation impose une jachère noire sur les parcelles. De plus, des études s'attachent à caractériser la diversité génétique de ce nématode (Fargette et al., 2005 ; Castagnone-Sereno, 2006 ; Devran et al., 2009), par exemple pour développer des variétés de cultures résistantes à ce nématode (Brown et al., 2006 ; Teklu et al., 2014) pour réguler les populations des parcelles où il est présent.

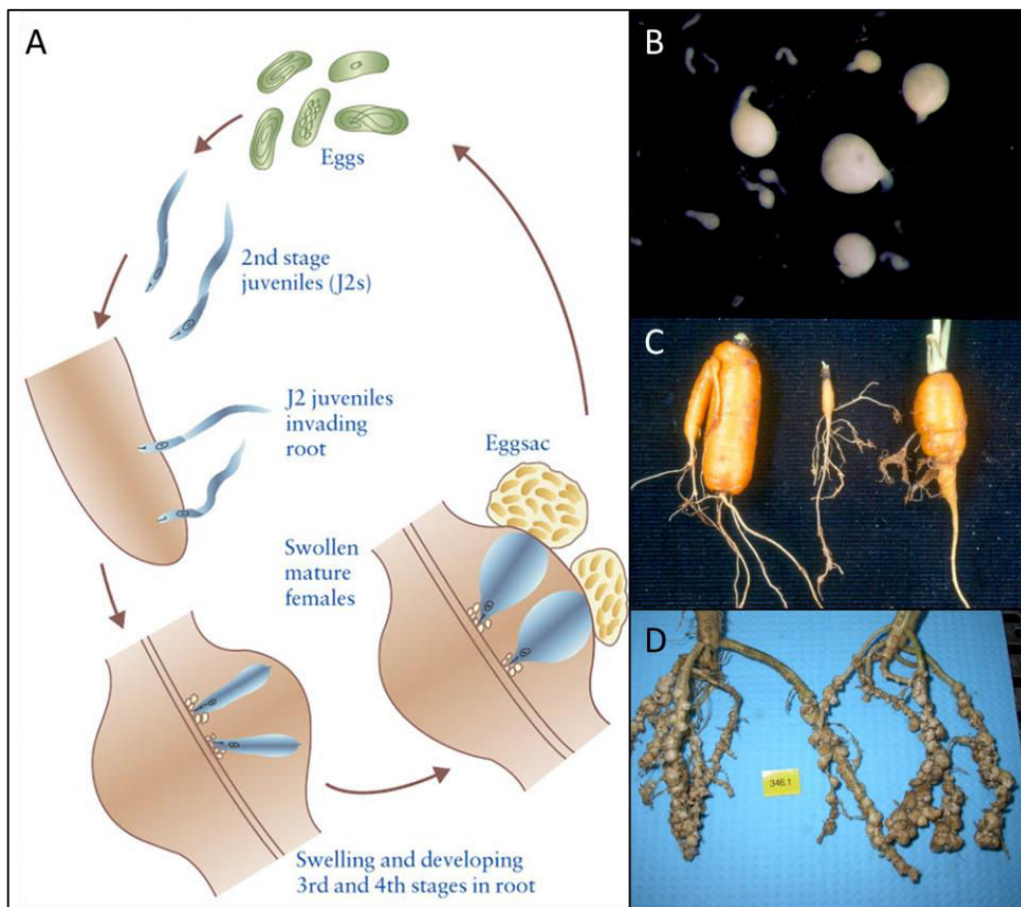


Fig. 12 : Cycle biologique schématique d'un endoparasite sédentaire à galle (d'après Bridge and Starr (2007)) et exemples (photographies au microscope optique) (crédits : ANSES, LSV). A : Le stade larvaire L1 à lieu dans l'œuf et n'apparaît donc pas. B : Femelles renflées de *Meloidogyne* sp. C et D : Déformations de racines, respectivement, de carottes et de melons dues aux nématodes du genre *Meloidogyne*.

Encadré 2. : Aspects résumés de la législation de *Meloidogyne chitwoodi*

Meloidogyne chitwoodi, de même que *Meloidogyne fallax*, sont classés comme organismes de quarantaine au niveau européen. Cette réglementation est transcrite dans la législation française dans l'Arrêté du 15 décembre 2014 relatif à la liste des dangers sanitaires de première et deuxième catégorie pour les espèces végétales. L'arrêté du 4 février 2016 relatif à la lutte contre *Meloidogyne chitwoodi* O'Banon et *Meloidogyne fallax* Karsen définit les mesures à prendre pour gérer les foyers de ces deux parasites de quarantaine dans les parcelles agricoles françaises pour permettre leur éradication en zones contaminées.

- La lutte contre *Meloidogyne chitwoodi* et *M. fallax* est obligatoire sur l'ensemble du territoire
- Toute infraction aux points suivants est passible de sanctions prévues dans l'article L251-20 du code rural et de la pêche maritime pouvant aller jusqu'à 2 ans d'emprisonnement et 75 000€ d'amende.
- Surveillance : les exploitants agricoles sont tenus d'assurer une surveillance de leurs parcelles et de déclarer toute présence (ou suspicion de présence) au Préfet de Région. Des prélèvements de contrôles aléatoires sont par ailleurs mis en place chaque année par les Services Régionaux de l'Alimentation (SRAI) et effectué par ces mêmes services ou délégués à des organismes autorisés.
- Si l'un des nématodes de quarantaine est détecté au champ (à l'exclusion des cultures sous abris réglementées spécifiquement), le service en charge de la protection des végétaux interdit dans un premier temps le déplacement de végétaux ou de terre provenant de la parcelle contaminée avant analyse pour d'éventuels allègement des interdictions.
- Une zone contaminée et une zone délimitée sont mises en place :
 - _ La zone contaminée correspond à la parcelle détectée positive (ou une partie de parcelle) ainsi qu'à une zone tampon de 10m autour de celle-ci.
 - _ La zone délimitée comprend au minimum l'exploitation complète de l'exploitant ainsi que les éventuelles parcelles et exploitations avec lesquelles il y aurait pu avoir échange de matériel agricole ou végétal ou échange de parcelles.
- Une jachère noire doit être mise en place pendant un an. Il s'agit donc de laisser la parcelle vierge de toute culture, mais aussi d'adventices ou de repousses de précédentes cultures.
- Au terme de cette année de jachère noire, plusieurs actions peuvent être prévues en fonction des niveaux des populations de *M. chitwoodi* ou *M. fallax* dans 100ml de sol (analyses officielles). Dans tous les cas, une culture de plante nématicide par enfouissement doit être mise en place avant et après l'action.
 - _ 0 larve détectée : remise en culture de la parcelle à l'exception de plantes à bulbes, tubercules ou rhizomes.
 - _ Moins de 1000 larves détectées : autorisation de culture de cultivars dont le pouvoir non multiplicateur a été évalué officiellement.
 - _ Plus de 1000 larves détectées : nouvelle année de jachère noire
- Dans toute la zone délimitée, des mesures de prophylaxie doivent être mises en œuvre pour éviter la propagation des parasites de quarantaine.

4. Objectifs et plan de la thèse

Les organismes ne deviennent pas systématiquement envahissants à chaque introduction accidentelle. Une espèce est en effet confrontée à plusieurs barrières avant de s'implanter et surtout s'étendre dans un nouvel environnement. Ainsi, de nombreux facteurs peuvent conduire à l'introduction accidentelle d'espèces invasives dans les agrosystèmes. On notera notamment les échanges internationaux en constante augmentation, les importations de matériel végétal ou le prêt de parcelles ou d'engins agricoles entre exploitants. Pour autant, les mesures drastiques prises, sur la base d'évaluations de risques (ARP ou analyse de risque phytosanitaire notamment), par les acteurs de la sécurité sanitaire contribuent à limiter l'implantation de tels organismes. Ainsi, de nombreuses espèces font l'objet d'une législation stricte définie par l'Europe pour l'encadrement de la surveillance des territoires et visant à consigner le plus rapidement et efficacement possible les espèces de quarantaines.

Toutefois, si les espèces considérées de quarantaine arrivent à franchir ces barrières sanitaires, cela ne signifie pas pour autant qu'elles vont pouvoir s'implanter dans les agrosystèmes, y devenir envahissantes et causer des dégâts économiques. En effet, les conditions environnementales de l'agrosystème receveur peuvent, par exemple, ne pas correspondre à celles de la niche écologique fondamentale des espèces. Si l'environnement d'introduction est écologiquement proche de l'aire d'origine d'une espèce introduite, il va cependant falloir qu'elle trouve sa place au sein de communautés indigènes déjà adaptées à l'environnement. Il peut exister dans l'aire d'introduction des ennemis naturels généralistes (l'ERH supposant que pas ou très peu d'ennemis naturel spécialistes soient présents) ainsi que des espèces compétitrices se développant dans des niches écologiques similaires. Il est donc important de bien connaître les communautés dans les potentielles aires d'introduction et les relations que les espèces peuvent entretenir entre elles pour pouvoir évaluer plus efficacement le risque d'une invasion biologique et proposer des pistes d'évaluation pré-invasion, voir de gestion post- invasion.

Les nématodes, et plus particulièrement les nématodes phytoparasites, modèle biologique de ces travaux de thèse, ne font pas exception à la règle. De nombreuses espèces, comme *Meloidogyne chitwoodi* causent d'importants dégâts à de nombreuses plantes d'intérêt agronomique ou environnemental. S'il n'est pas toujours possible d'étudier les communautés d'origine des espèces invasives, il est alors important de mettre l'accent sur d'autres aspects écologiques pour proposer des méthodes de gestion du risque d'implantation. Ce travail de thèse propose donc d'explorer et de comprendre quelques pistes d'interactions, notamment de compétitions, entre les communautés de nématodes phytoparasites indigènes (*i.e.* présentes dans les agrosystèmes français) et le parasite de quarantaine *M. chitwoodi*. Nous avons donc entrepris la caractérisation de communautés de NPP dans divers agrosystèmes français pour évaluer leur potentiel à contenir l'implantation et le développement du nématode de quarantaine et envisager à terme une solution durable d'évaluation du risque d'invasion, voir de gestion de cet organisme.

La thèse est structurée autour de 2 volets complémentaires dont le questionnement scientifique a ainsi intégré les aspects suivants :

_ Quelle est la composition des communautés de nématodes phytoparasites dans divers agrosystèmes français ?

- _ Comment certaines variables anthropiques (pratiques culturelles) et environnementales (conditions climatiques et physico-chimique des sols) peuvent influencer ces communautés ?
- _ Quels types de communautés rencontrées dans les agrosystèmes sont les plus à même de restreindre le développement de *M. chitwoodi* ?
- _ Une éventuelle relation de compétition serait-elle dépendante de la densité de *M. chitwoodi* ?

Les deux premières questions font références à la caractérisation des communautés locales, étape préalable à l'évaluation des interactions avec *M. chitwoodi*. Elles seront donc traitées dans un premier volet sous la forme de deux articles scientifiques. Il sera d'abord question de caractériser les communautés à une petite échelle géographique (correspondant à une zone d'étude en grande culture d'environ 1400 ha suivie par l'INRA depuis près d'une dizaine d'année) puis à une échelle géographique bien plus large (correspondant à 9 régions réparties sur le territoire national en lien avec le plan de surveillance pour *M. chitwoodi*) pour déterminer les communautés rencontrées dans les zones surveillées et si les mêmes facteurs de structuration des communautés sont observés quelle que soit l'échelle géographique considérée. Deux niveaux d'analyse ont été considérés, d'abord dans le premier article où les effets des variables ont été testés pour chaque taxon de NPP rencontré dans les communautés puis dans le second où la dimension de la communauté dans son ensemble a été traitée. Dans le second volet de cette thèse, traité sous la forme d'un troisième article scientifique, nous nous attacherons à répondre aux troisième et quatrième questions portant sur les éventuelles relations de compétition de ces communautés avec *M. chitwoodi*. Enfin, la discussion générale sera l'occasion de proposer une synthèse des deux volets.

Notes

Chapitre II. Impact des pratiques culturales et de l'environnement sur les communautés de NPP

Dans ce premier volet de la thèse, nous avons caractérisé les communautés de NPP propres à des agrosystèmes français, choisis pour l'importance (en termes de surface cultivée et de rendement) qu'ils revêtent sur le territoire ainsi que pour leur risque vis-à-vis du NPP de quarantaine *Meloidogyne chitwoodi*. Ainsi, les premières campagnes d'échantillonnages (répétées sur 2 ans) ont eu lieu dans la zone atelier de Fénay, composée de parcelles majoritairement à rotations de céréales et de colza, peu à risque vis-à-vis de *M. chitwoodi*. Les campagnes suivantes ont impliqué l'échantillonnage, dans 9 régions de France, de parcelles faisant intervenir des légumes racines (carottes, pommes de terre ou betteraves) dans la rotation. Nous avons ainsi recueilli des données, d'une part, à l'échelle d'un paysage agricole, et d'autre part, à l'échelle d'une grande partie du territoire français. Comme dans le cas de Fénay, deux campagnes de prélèvements consécutives ont ainsi été engagées pour évaluer l'impact de variables anthropiques (pratiques culturales) et environnementales (climat et physico-chimie des sols) sur des communautés de NPP françaises.

La zone atelier de Fénay, située en Bourgogne au sud de Dijon, est une zone agricole suivie depuis de nombreuses années par l'INRA de Dijon. On y retrouve majoritairement du colza, en rotation avec des céréales (blé et orge). Le colza est une culture qui a pris une importance croissante durant les dernières décennies (passant de 328 000 ha en 1973 à 1,48 millions ha en 2010) et pour laquelle les pratiques culturales ont beaucoup évolué et sont encore fortement étudiées. L'INRA de Dijon a ainsi collecté d'année en année un historique détaillé des pratiques agricoles appliquées aux parcelles de la zone atelier ainsi que des données relatives à certaines variables environnementales. L'utilisation de cette zone atelier représentait donc un choix pertinent pour bénéficier d'un grand nombre de parcelles pour, dans un premier temps, étudier l'impact de ces nombreuses variables, notamment agricoles, bien caractérisées et suivies, sur les communautés de NPP dans un type d'agrosystème de plus en plus important sur le territoire. Toutefois, malgré ces atouts et compte tenu des cultures implantées, cette zone atelier ne constitue pas un agrosystème particulièrement à risque pour l'implantation de *M. chitwoodi* (bien qu'il ait déjà été décrit sur céréales et qu'il occasionne quelques dégâts sur le blé en Amérique du Nord (Bridge and Starr, 2007)). De plus, si l'échelle du paysage permet de tester l'effet des variables agricoles, elle minimise l'impact des variables environnementales. Pour pouvoir pousser plus loin l'analyse exploratoire, des agrosystèmes intégrant des légumes racines (pommes de terre, betterave et carotte notamment) dans la rotation ont été ciblés dans plusieurs régions de France et les communautés de NPP caractérisées. L'accès aux parcelles échantillonnées dans le cadre du plan de surveillance relatif à *Meloidogyne chitwoodi* a permis la prise de contact avec les exploitants et l'obtention des données d'historiques des pratiques. Cet accès a été rendu possible grâce au soutien de la Direction Générale de l'Alimentation

(DGA) relayé par les Services Régionaux de l'Alimentation (SRAI). Ces services déconcentrés en région sont en charge de la surveillance sanitaire du territoire, notamment en zone agricole, et procèdent, chaque année, à des prélèvements de sol dans des parcelles sélectionnées en fonction des cultures pratiquées pour rechercher une éventuelle présence des espèces de quarantaine comme *M. chitwoodi*. Nous avons ainsi pu nous associer à ces prélèvements pour rencontrer les exploitants, communiquer sur le projet de thèse, collecter les historiques des pratiques et effectuer nos propres prélèvements. En revanche, s'il avait été possible d'obtenir les données des caractéristiques des sols des parcelles de Fénay, grâce au suivi de l'INRA de Dijon, les exploitants dans les autres régions de France ne possédaient pas systématiquement ces informations. Pour pallier à cela, les données publiques de la base de données mise en place par le **Groupe d'intérêt scientifique Sol (Gis Sol) GEOSOL** ont été utilisées.

Nous avons donc échantillonné 72 parcelles de la zone atelier de Fénay en 2013 puis en 2014 pour constituer un suivi sur 2 ans. Par la suite, 37 parcelles, réparties dans 9 régions de France, ont fait l'objet d'une prospection en 2015 puis en 2016. Pour évaluer l'impact des différentes variables agricoles et environnementales, la stratégie d'analyses a consisté à (i) décrire nos jeux de données à l'aide d'Analyses des Correspondances Multiples (ACM) pour sélectionner sans *a priori* écologiques les variables les plus contributives et (ii) tester par des Modèles Mixtes Linéaires Généralisés (GLMM) l'effet de ces variables sur les différents taxa de NPP. De plus, en raison de variables environnementales et de pratiques culturelles semblant bien plus diverses que sur la zone atelier de Fénay, nous avons également évalué, suite aux échantillonnages sur légumes racines (2015 et 2016), l'impact de ces variables sur les communautés de NPP dans leur ensemble avec des Analyses de Redondance (RDA).

Les résultats de ces campagnes d'échantillonnages sont présentés dans les deux articles suivants, portant sur la description des communautés de NPP tout d'abord à l'échelle d'un paysage agricole dans la zone d'étude de Fénay, puis à l'échelle d'une partie de la France. L'impact de diverses variables anthropiques et environnementales y est évalué et discuté en relation avec des pistes sur le potentiel de ces communautés à limiter l'implantation et le développement de *M. chitwoodi*. A la fin de ce manuscrit sont présentés en annexes, des résultats complémentaires destinés à être mis à disposition des lecteurs en « *Supplementary Material* » lors de la publication de ces résultats. Quelques informations, qui n'apparaissent pas dans les articles, méritent aussi d'être succinctement rapportées ici. En effet, les analyses des échantillonnages de Fénay ont, en partie, été traitées à l'occasion d'un stage de Master 2 (Agathe Maupetit) co-encadré dans le cadre de ma thèse. Au cours de ce stage les éventuelles corrélations entre la diversité des communautés de NPP et la distance géographique entre les parcelles (euclidienne (ou à vol d'oiseau), *via* les routes et *via* les routes en passant par les sièges des exploitations) ont été testées par un test de Mantel pour évaluer la dispersion passive des nématodes par les pratiques agricoles. Il n'a été observé aucune corrélation puisque les communautés de NPP n'étaient pas plus similaires (selon la distance de Jaccard) dans les parcelles proches que dans les parcelles éloignées ni dans les parcelles appartenant à un même exploitant que dans les parcelles appartenant à des exploitants différents (**Table 1**). De plus, nous avons également évalué les relations de corrélation entre la diversité des communautés de NPP et la diversité des communautés des autres microorganismes du sol mais à nouveau, si une tendance à une corrélation positive semble visible, aucune corrélation n'a pu être significativement démontrée. Ces résultats nous ont donc confortés dans l'idée d'une part importante des pratiques culturelles et des conditions environnementales sur la variation des communautés de NPP. Enfin, durant les

échantillonnages en Aquitaine en 2015, nous avons par hasard échantillonné une parcelle contaminée en *M. chitwoodi*, représentant donc un nouveau foyer. Toutefois, comme il n'a pas été possible d'obtenir auprès de l'exploitant l'historique des pratiques de cette parcelle et que pour des raisons juridiques et sanitaires, il n'était pas possible de renouveler ces prélèvements l'année suivante, cette parcelle n'a pas été intégrée dans le jeu de donnée du second article de ce chapitre. La communauté de NPP de cette parcelle ayant tout de même été caractérisée, ce résultat sera brièvement discuté par la suite.

Table 1

Résultats (*P-values*) des tests de Mantel entre la Distance de similarité de Jaccard et 3 types de distances géographiques entre les parcelles échantillonnées dans la zone atelier de Féney en 2013 et en 2014

Distances géographiques	Distances de Jaccard	
	2013	2014
Euclidiennes	0.986	0.996
Via les routes	0.986	0.992
Via les sièges d'exploitation	0.834	0.093

1. Description des communautés à l'échelle d'un paysage agricole : Article 1

Ce premier article est pour l'heure accepté avec révision mineures dans la revue *Nematology*. La version présentée ici, reprenant globalement la mise en forme demandée par cette revue mais adaptée à la mise en forme du manuscrit, est donc susceptible d'être légèrement modifiée en fonction des retours des reviewers.

Cette étude présente les résultats des deux premières campagnes d'échantillonnages, effectuées à l'automne 2013 et 2014, dans 72 parcelles agricoles de la zone atelier de Fénay, en Bourgogne (Fig. 13). Dans chacune de ces parcelles, les communautés de NPP ont été extraites et identifiées et les historiques des pratiques culturales ainsi que les variables environnementales ont été collectés. Nous avons alors cherché à évaluer l'impact de ces différentes variables sur les NPP composant les communautés à l'aide d'analyses descriptives (pour sélectionner les variables majeures) puis inférentielles. Ainsi, nous avons constaté que, si ce jeu de données ne permettait pas de faire ressortir l'effet des rotations culturales (observation rapportée dans la littérature scientifique), la cause probable est à affecter aux rotations trop homogènes entre les parcelles de la zone. Les autres résultats montrent que le labour et l'utilisation de produits phytosanitaires semblent être les pratiques culturales impactant le plus les variations d'abondances de NPP entre les parcelles de ce bassin de production.

Cette étude constitue une première description des communautés de NPP en France dans un paysage agricole de grandes cultures et en lien avec les pratiques culturales associées.



Impact of agricultural practices and environmental variables on plant-parasitic nematode communities in fields at a landscape scale, Nematology accepted with minor revisions

Nathan GARCIA^{a, b,*}, Laurent FOLCHER^a, Luc BIJU-DUVAL^c, Agathe MAUPETIT^d, Benoit RICCI^c, Eric GRENIER^b

^a ANSES, Plant Health Laboratory – Nematology Unit, Domaine de la Motte au Vicomte - BP 35327 - 35653 Le Rheu Cédex - France

^b IGEPP, Agrocampus-Ouest, INRA, Rennes 1 University, Domaine de la Motte au Vicomte - BP 35327 - 35653 Le Rheu Cédex - France

^c Agroecology, AgroSup Dijon, INRA, Bourgogne Franche-Comté University, 17 rue Sully - BP 86510 - 21065 Dijon Cédex France

^d Rennes 1 University, Bretagne-Loire University, CS 74205, 35042 Rennes Cédex, France

* Corresponding author: Nathan Garcia: natgarcia.pro@gmail.com

Summary - Agricultural practices shaping plant-parasitic nematode (PPN) abundance and assembly are still unclear, and this limits our understanding of the impact of anthropic disturbances on the resilience of PPN communities and the emergence of agronomic problems. Here the abundance and diversity of PPN in eastern France's oilseed rape production area was determined by sampling 72 fields over 2 consecutive years. We identified and counted all the plant-parasitic nematode taxa and collected both anthropic and environmental variables for the past 5 years. We identified seven genera and one family. Using multiple correspondence analyses, we selected the main contributing variables and tested their effect on the abundance of each taxon with mixed generalized linear models. We emphasize that at the landscape scale investigated, crop rotations were no longer a major factor impacting the PPN communities. However, we observed that tillage and plant protection products had a significant impact on several taxa.

Keywords - Community ecology; agricultural practices; multiple correspondence analysis; model averaging

1.1. Introduction

Nematodes are ubiquitous soil fauna that can be either plant-parasitic nematodes (PPN), bacterial or fungal feeders, or omnivores. Because of their trophic ecologies, nematodes play a role in nutrient recycling by feeding on plant tissue and microorganisms. PPN can have a significant impact on yields and leading to economic issues (Nicol et al., 2011 ; Jones et al., 2013). According to Decraemer and Hunt (2006), at least 4100 species of PPN have been described and the impact of many of them is still unknown.

Several studies have dealt with nematode communities, but many of them focus on their role as bioindicators of soil quality. Indeed, various indices, such as the maturity index and the plant-parasitic index (Bongers, 1990 ; Bongers and Ferris, 1999) (see Yeates (2003) for a nematode index review) have been created to characterize nematode communities based on the relative proportion of various trophic groups. These indices make it possible to evaluate the impact of soil characteristics or management practices on nematode communities. For example, Ugarte et al. (2013) show that community indices vary during the growing season for different types of agriculture (from conventional to organic), depending, among other things, on N availability and the presence/absence of tillage.

However, even though these indices highlight soil health and provide an overall description of nematode communities, they do not allow for a precise evaluation of the community structure or variations among communities of a single trophic group. The life cycle of PPN is highly susceptible to climatic and host variations. Thus, their communities are influenced by habitat heterogeneity and changes that influence their food sources or environment, including agricultural management practices (Freckman and Ettema, 1993 ; Villenave et al., 2013). In agroecosystems, changes in PPN communities have received the most attention because of the economic impact of these parasites on crop plants (Gomes et al., 2003 ; Palomares-Rius et al., 2015 ; Pokharel et al., 2015). Only a few studies have focused on the impact of environmental factors on the structure of PPN communities. Mateille et al. (2014) showed that PPN communities vary among coastal foredunes due to sand texture and mineral and carbonate concentrations. Similar results were found by Palomares-Rius et al. (2015) who showed that olive variety and soil texture were the main factors shaping the composition of PPN communities in olive orchards in Spain.

In agricultural studies, authors often examine a single crop or simple rotations involving a maximum of two or three crops (Li et al., 2015 ; Palomares-Rius et al., 2015). Similarly, authors often focus on the effect of a specific management practice, such as tillage, or on just a few soil parameters (Parmelee and Alston, 1986 ; Porazinska et al., 1999 ; Zhang et al., 2015), but rarely on the combination of several management practices and several environmental factors. The agricultural practices shaping the abundance and assembly of PPN are still unclear, and this limits our understanding of the impact of anthropic disturbances on the resilience of PPN communities and the emergence of agronomic problems. As PPN can survive in numerous small patches in the soil environment, spatial sampling is a major key for assessing PPN communities. However, results from spatial sampling alone neglect temporal effects. It is therefore valuable to consider these two types of sampling in order to provide an accurate view of the PPN community. It is worth noting that as far as we know, rare investigations have been conducted at the landscape scale (Schomaker and Been, 1999 ; King and Taberna, 2013) even though this scale is relevant since it can integrate high variability

in terms of soil types and climates. Moreover, it is also the scale of human activity, which includes land use and agricultural practices.

In this study, we analysed the relationships between PPN communities and both the physico-chemical properties of the soil and agricultural practices. To this end, we studied an agroecosystem in the east of France composed of 72 fields representing 16 farmers for two successive years. For each of these fields, five-year rotations, agricultural management practices (number and type of tillage, use of pesticides, use of herbicides, sowing date) and the physico-chemical properties of the soil (soil texture, N, C, organic matter, pH) were collected, offering an opportunity to study the relative influence of soil properties and land management practices in shaping PPN communities at a landscape scale. The following questions have been addressed: are PPN heterogeneously distributed at this spatial scale? Were the PPN communities stable for two successive years? Which variables and land management practices characterise each plant-parasitic genus at this scale?

1.2. Material and methods

1.2.1. Sampling and characteristics of the studied area

This study was conducted near Dijon, in eastern France (47°14'N 5°03'E). This geographical area (approximately 1400ha) is defined as a temperate region with warm summers (Peel et al., 2007). Mean monthly temperatures and rainfall data were collected from October 2012 to September 2014.

Seventy-two fields, ranging from 0.46ha to 28.65ha and representing sixteen different farms, were sampled in September 2013 and 2014 shortly after harvest time. For each fields and each years since 2010, informations about cultivation practices including crop rotations from 2010 to 2014, the type and number of soil operations (deep or superficial tillage) and the type and number of applications of plant protection products (herbicides on the one hand and fungicides, insecticides and molluscicides grouped together under the category of “non-herbicides” on the other hand), were collected from farmers. No nematicide was used since 2010 in any fields. The physico-chemical properties of the soil, including pH, organic carbon, total nitrogen and soil texture, were obtained in September 2011 for each sampled field as described by Dequiedt et al. (2011).

Seven sample points were considered alongside the longest diagonal of each field. Two soil cores (depth of 30cm using a manual auger) were taken at each point and pooled into two plastic bags, resulting in 1.5 kg of soil for cyst identification and 1.5 kg for other PPN identification. The GPS coordinates were recorded at each point in 2013 in order to repeat the same samplings process in 2014.

1.2.2. Nematode extraction and identification

PPN communities were extracted from 400g of soil, according to the EPPO bulletin (2013) protocol, using an Oostenbrink elutriator (MEKU) followed by centrifugal flotation. All PPN families and genera from each extract were identified and counted using a binocular magnifier based on the expertise of the National Reference Laboratory (NRL). In order to standardize the counts, individuals

were counted after a dilution step (depending on the density of nematodes in the extracts), in 5mL of the dilution. Cyst nematode were extracted from 600g of soil using two sieves fitted together (800µm for the upper one and 250µm for the lower one). Then, cysts were manually isolated identified and counted from the total extract obtained on the 250µm sieve using a binocular magnifier based on the expertise of the NRL.

1.2.3. Statistical analysis

Statistical analyses were conducted with R software (R Core Team, 2016). Mean monthly temperatures from October 2012 to September 2013, and from October 2013 to September 2014, were compared using Student's t-test. Rainfall data for the same periods were compared with the Wilcoxon (non-parametric) test.

Student's t-test was also used to assess differences, between 2013 and 2014, in the abundance of each PPN taxon and the Shannon-Weaver diversity index (Shannon and Weaver, 1949).

In order to explain the distribution of the various genera observed regarding the anthropic and environmental variables considered for our study, we used the following statistical strategy. Firstly, we carried out Multiple Correspondence Analysis (MCA) to select the main contributing variables without any a priori knowledge (Burnham and Anderson, 2002 ; Grueber et al., 2011). Secondly, we used a model averaging approach (Burnham and Anderson, 2002 ; Grueber et al., 2011) to assess the influence of the previously selected variables on the abundance of each PPN taxon.

The MCAs were performed using the FactoMineR package (Le et al., 2008) (see Table 2 for the corresponding codes and Table S1 for the detail of limits and values of each variable). We performed several MCAs for the PPN communities sampled in 2013 and 2014. In order to assess whether past farming practices had an impact on the current abundance of PPN communities, we considered the agricultural practices of the sampling year and the sum of the different practices over previous growing periods (in 2013 and over the 2012-2013, 2011-2013 and 2010-2013 periods for the 2013 sampling; in 2014 and over the 2013-2014, 2012-2014, 2011-2014 and 2010-2014 periods for the 2014 sampling). PPN abundances were considered as supplementary variables and thus did not contribute to the construction of the factorial axis. Furthermore, only the modalities of variables whose absolute contributions were more than twice the mean absolute contribution were represented (Cibois, 1986 ; 1997). For the model averaging approach, we only used variables showing opposite modalities considering the two factorial axes in at least two different maps.

In accordance with the Grueber et al. (2011) appendix, we performed model averaging using Poisson Generalized Linear Mixed Model (GLMM) (Andersen et al., 1997). We implemented fields surface as random effect because the sampling protocol described previously was similar for all fields regardless the surface. We use the corrected Akaike information criterion (AICc). We first built a global model with the lme4 package (Bates et al., 2016), implementing all the explanatory variables selected using MCA. We then performed model averaging with the MuMIn package (Barton, 2017) to rank all the sub-models. We only selected as the best models those having a $\Delta AICc < 2$, where $\Delta AICc$ is the difference between the AICc of each sub-model and the AICc of the first best model (Burnham and Anderson, 2002 ; Grueber et al., 2011). The procedure estimated an average weight for each

explanatory variable based on the number of appearances in the selected models. For the interpretation, we mainly focused on the 95% confidence interval (95% CI) of the estimates and the sum of weights (SW) of each explanatory variable, to highlight the major variables (Galipaud et al., 2014). Variables with a confidence interval including zero were considered to have no effect (Grueber et al., 2011).

Table 2
Considered variables and corresponding codes used in the figures of this article and the supplementary material

Codes	Type	Description
Tillage / NoTillage	Quantitative	Presence or absence of tillage for the period considered
SupW	Quantitative	Number of superficial work for the period considered
Herbi	Quantitative	Number of applications of herbicide products for the period considered
NHerbi	Quantitative	Number of applications of non-herbicide products (fungicides, insecticides or molluscicides) for the period considered
Silt	Quantitative	Percentage of silt in the soil, ranging from 39.1 % to 85.8 %
pH	Quantitative	pH ranging from 4.83 to 8.40
Surface	Quantitative	Field surface ranging from 0.46Ha to 28.65Ha
Crops	Qualitative	Crop rotation: mainly cereals (wheat and barley), mainly <i>Brassicaceae</i> (oilseed rape and mustard) or mainly other land uses

1.3. Results

1.3.1. Plant-parasitic nematode communities

Among the 72 fields, all PPN genera found were morphologically identified and counted (Table 3): *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Heterodera*, *Macrotrophurus*, *Paratylenchus*, *Criconemoïdes* and *Trichodorus*. Furthermore, Telotylenchidae other than *Macrotrophurus* were counted but not identified to the genus level. The *Helicotylenchus* genus was the most abundant genus each year (mean per field: 248.60 ± 15.91 indiv./100g wet soil for 2013 and 202.06 ± 18.68 indiv./100g wet soil for 2014) (Table 3). On the other hand, *Trichodorus* was the least abundant genus (1.38 ± 1.05 indiv./100g wet soil for 2013 and 0.71 ± 0.38 indiv./100g wet soil for 2014) (Table 3). *Helicotylenchus*, *Pratylenchus* and Telotylenchidae were clearly dominant (found in 100% of the fields in 2013 and respectively in 100%, 97% and 97% of the fields in 2014, Table 3), whereas the others were identified in few fields and were usually less abundant.

A comparison of the Shannon-Weaver index values showed that the diversity of PPN communities changed significantly between 2013 and 2014 ($t=2.63$, $df=71$, $P=0.010$) (Table 3). However, Student's t-test shows significant differences, between 2013 and 2014 only for the abundances of *Helicotylenchus*, *Pratylenchus* and *Paratylenchus* (respectively $t=3.17$, $df=71$ and $P=0.002$; $t=4.75$, $df=71$ and $P<10^{-4}$; $t=3.17$, $df=71$ and $P=0.002$) (Table 3). There were no differences between the mean monthly temperatures and rainfalls (calculated over a year before the sampling dates) of the two sampling years ($t = -0.479$, $df = 11$, $P=0.637$ and $Tw = 83$, $df = 11$, $P=0.551$ respectively).

The significant differences between the 2013 and 2014 communities and the lack of climate differences between the two years suggest a strong impact of the previous year's practices on the PPN communities. This is why we analysed the communities from 2013 and 2014 separately for the rest of the study.

Table 3
Abundance comparison of the PPN communities found in 2013 and 2014

	Mean $\pm$ Standard error (indiv./100g of wet soil)		Mean abundance comparison 2013-2014				Prevalence (%)	
	2013	2014	t	df	p-value	significance	2013	2014
<i>Helicotylenchus</i>	248.60 $\pm$ 15.91	202.06 $\pm$ 18.68	3.17	71	0.002	**	100	100
<i>Pratylenchus</i>	93.40 $\pm$ 8.38	57.28 $\pm$ 5.37	4.75	71	<10 ⁻⁴	***	100	97
<i>Heterodera</i>	20.20 $\pm$ 8.08	40.70 $\pm$ 17.67	-1.41	71	0.163		19	18
<i>Macrotrophurus</i>	6.58 $\pm$ 2.00	3.29 $\pm$ 1.22	1.59	71	0.117		35	23
<i>Paratylenchus</i>	72.37 $\pm$ 13.07	43.31 $\pm$ 7.30	3.17	71	0.002	**	89	84
<i>Criconeoïdes</i>	7.44 $\pm$ 3.32	8.72 $\pm$ 5.09	-0.49	71	0.623		36	19
<i>Trichodorus</i>	1.38 $\pm$ 1.05	0.71 $\pm$ 0.38	0.89	71	0.379		15	6
Other Telotylenchidae	144.92 $\pm$ 15.12	138.01 $\pm$ 13.73	0.44	71	0.661		100	97
Shannon-Weaver Index	0.50 $\pm$ 0.01	0.47 $\pm$ 0.01	2.63	71	0.01	*		

* < 0.05 ; ** < 0.005 ; *** < 0.001

1.3.2. Variable selection

In order to assess the impact of anthropic and environmental variables on the PPN communities, we used MCA to select major variables without a priori knowledge to test their influence in the models of the model averaging approach.

Seven variables were implemented in these analyses (Tillage, SupW, Herbi, NHerbi, Silt, pH and Crops) (Table 2) and as PPN abundances were considered as supplementary variables, they did not contribute to the construction of the axes. Depending on the time-period considered, agricultural practices and environmental variables accounted for 10.7% to 13.9% of the variability of the dataset on the first axis and for 9.5% to 12.1% on the second axis. On average, taking into account all the factorial maps, the first two axes absorbed about 22.5% of the variance.

The four factorial maps built for the PPN sampled in 2013 (Fig. 14 and Fig. S1 to Fig. S4) showed opposite modalities for the following variables: Tillage (Fig. S1 and Fig. S4), SupW (Fig. 14 and Fig. S3), Herbi and NHerbi (Fig. 14 and Fig. S1 to Fig. S4). These four variables were therefore considered for testing in the model averaging approach. For the PPN sampled in 2014, except SupW, the three same variables were considered based on the five factorial maps built (Fig. 15 and Fig. S5 to Fig. S9): Tillage (Fig. 15 and Fig. S5 to Fig. S9), Herbi and NHerbi (Fig. 15 and Fig. S5 to Fig. S9).

1.3.3. Model selection and effect of anthropic variables on the abundance of plant-parasitic nematodes

GLMM were implemented with the previously selected variables and using fields surface as random effect. Concerning the nematodes sampled in 2013, 16 first-order models, implemented for each taxon and year of a given cultivation practice with the four selected explanatory variables, were ranked. The SW and 95% CI were calculated for the explanatory variables present in the subset of models with a $\Delta AICc < 2$, but only the explanatory variables with an SW=1 are represented in Table 4. Indeed, the majority of the 95% CIs included zero, indicating that the effect of the explanatory

variables was uncertain. However, each time the SW=1, the 95% CI did not include zero, indicating that the explanatory variable could be considered as significant to explain the abundance of the taxon (for instance, for *Pratylenchus*, 95% CIs for NHerbi 2013 and 2012-13 were respectively 0.007 to 0.143 and 0.014 to 0.102, and 95% CIs for Tillage 2011-13 and 2010-13 were respectively -0.476 to -0.070 and -0.339 to -0.037 (see full results in Table S2)).

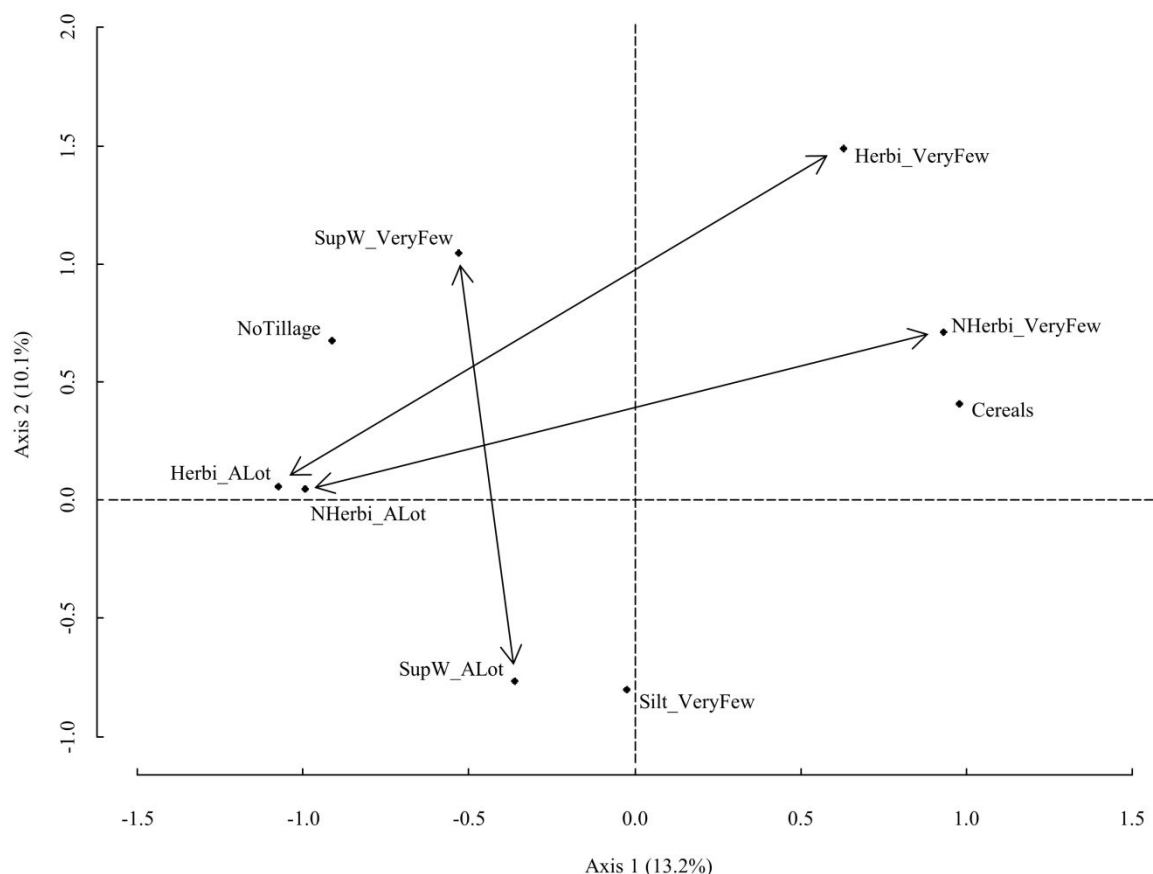


Fig. 14 : Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2012-2013 period using MCA (see Table 2 for abbreviation meanings and Table S1 for classes limits and values). Arrows highlight opposite modalities from a same variable. The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 7.14. See also supplementary material Fig. S2 for the visual display of the 2013 PPN abundance as supplementary variables on this map.

In a few cases, explanatory variables had an SW > 0.8 (2013 Tillage for *Pratylenchus* (SW=0.84) and 2011-2013 Tillage for *Macrotrhopurus* (SW=0.82)). This threshold is sometimes considered as a rule of thumb to highlight the effect of an explanatory variable on a variable but (Galipaud et al., 2014) demonstrated that this rule is not always accurate. Furthermore, the 95% CI included zero in all such cases (-1.027 to 0.153, -1.894 to 0.350 and -0.061 to 0.005 respectively).

Concerning the nematodes sampled in 2014, for each taxon and year of a given cultivation practice, 8 first-order models, implemented with the three selected explanatory variables, were ranked. The SW and 95% CI were calculated for the explanatory variables present in the subset of models with a $\Delta AICc < 2$, but only the explanatory variables with an SW=1 are represented in Table 5. As for the results of 2013, the majority of the 95% CIs included zero, indicating that the effect of the explanatory variables was uncertain. However, as for 2013, each time the SW=1, the 95% CI did not

include zero (for instance, for *Helicotylenchus*, the 95% CI for Herbi 2014 was 0.014 to 0.143 (see full results in Table S3)). Unlike the results for 2013, none of the explanatory variables had an SW > 0.8.

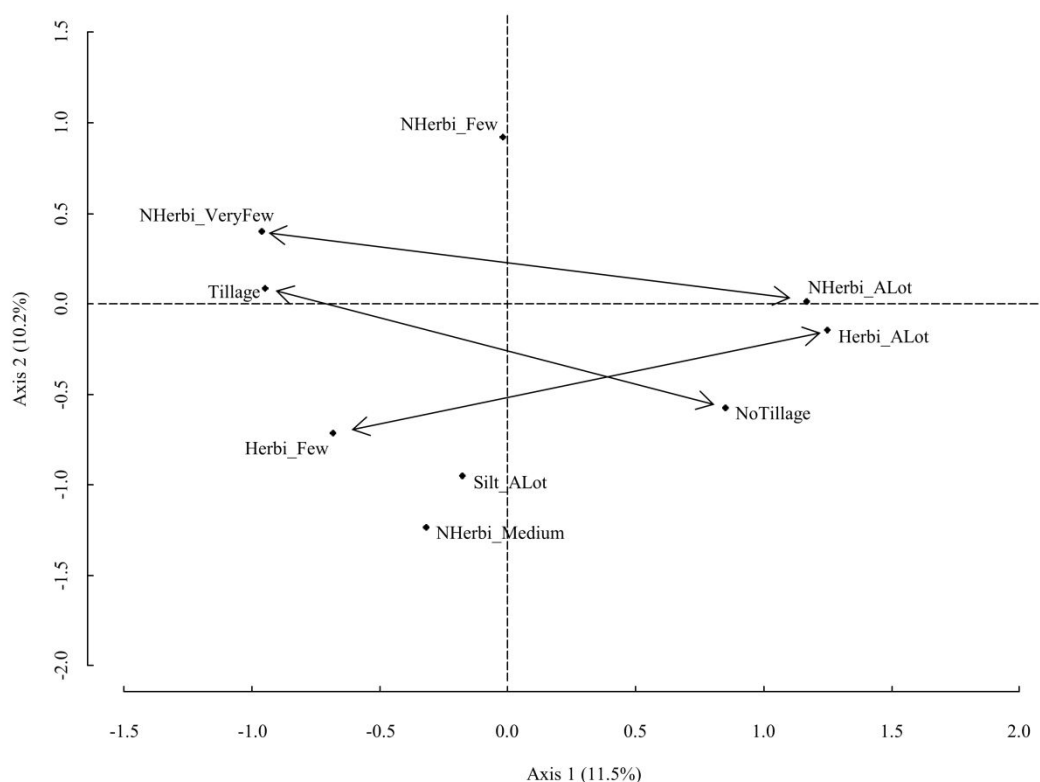


Fig. 15 : Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2013-2014 period using MCA (see Table 2 for abbreviation meanings and Table S1 for classes limits and values). Arrows highlight opposite modalities from a same variable. The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.90. See also supplementary material Fig. S6 for the visual display of 2014 PPN abundance as supplementary variables on this map.

Table 4

Results of models selections for 2013 samplings. Only the explicative variables with a SW=1 are presented in the equations preceded by the estimate value. See full results in supplementary material (Table S2).

Taxon	Estimate of the significant variables
<i>Pratylenchus</i> =	0.075 Non-herbicide ₂₀₁₃
	0.056 Non-herbicide ₂₀₁₂₋₂₀₁₃
	-0.273 Tillage ₂₀₁₁₋₂₀₁₃
	-0.188 Tillage ₂₀₁₀₋₂₀₁₃
<i>Macrotyphurus</i> =	-2.682 Tillage ₂₀₁₃
	-1.949 Tillage ₂₀₁₂₋₂₀₁₃
	-0.835 Tillage ₂₀₁₀₋₂₀₁₃
<i>Paratylenchus</i> =	0.559 Tillage ₂₀₁₁₋₂₀₁₃

Indices under each explicative variable indicate the year or period for which the explicative variable is significant

Table 5

Results of models selections for 2014 samplings. Only the explicative variables with a SW=1 are presented in the equations preceded by the estimate value. See full results in supplementary material (Table S3).

Taxon	Estimate of the significant variables
<i>Helicotylenchus</i> =	0.079 Herbicide ₂₀₁₄
<i>Paratylenchus</i> =	1.290 Tillage ₂₀₁₄
	1.020 Tillage ₂₀₁₃₋₂₀₁₄ + 0.068 Non-herbicide ₂₀₁₃₋₂₀₁₄
	0.683 Tillage ₂₀₁₂₋₂₀₁₄ + 0.058 Non-herbicide ₂₀₁₂₋₂₀₁₄
	0.478 Tillage ₂₀₁₁₋₂₀₁₄
	0.342 Tillage ₂₀₁₀₋₂₀₁₄

Indices under each explicative variable indicate the year or period for which the explicative variable is significant

1.4. Discussion

Oilseed rape cultivated areas have increased nearly five-fold in France over the last 40 years. Oilseed rape has high nitrogen needs and is now found frequently in field crop rotations in France, sometimes even in very short rotations. This study was the first nematode community analysis conducted in arable fields where oilseed rape was the main crop. It was also the first PPN community analysis conducted at a geographic scale that allowed for the simultaneous integration of the effects of different years, soil types, and land uses and agricultural practices. Our results showed significant spatial and temporal variations in PPN abundance at this newly investigated scale. Statistical analyses allowed us to highlight the impact of soil operations, and more precisely tillage, as well as the use of plant protection products (*i.e.* herbicides and non-herbicide products), but not of crop rotation or soil type, contrary to what we might have expected.

1.4.1. Sampling process and composition of the communities

The sampling protocol was the same over the 72 fields of the study and was conducted irrespective of the whole surface of each field. This may have led to some bias for an exhaustive description of the nematode biodiversity in the largest fields as rare genera may have not been sampled. We also choose to make composite samples made from a limited number of individual soil cores but still representing a total weight of soil of at least 1.5kg, as it can be found in other studies (Poeydebat et al., 2017). This protocol was considered as the best trade-off between technical effort and accuracy for the community characterization considering the number of fields investigated and our wish to survey the same sampling points to minimize inter annual sampling bias. Furthermore, in regards to the damages on crops or pests management, rare species were considered as marginal.

The PPN communities in the investigated area contained eight taxa; this is quite similar to what is commonly found in other anthropic ecosystems (Freckman and Ettema, 1993 ; Zheng et al., 2012 ; Zhang et al., 2015 ; Quist et al., 2016) but lower than what has been found in natural ecosystems (Mateille et al., 2014 ; Renčo et al., 2015). As sampling was performed at the same period for two successive years, but not at different periods during the growing season, we cannot exclude the

possibility that we missed some endoparasitic taxa which would have been in root remains or weed roots rather than in soil or that endoparasitic nematodes abundance have been underestimated. But this is unlikely, since we sampled fields shortly after harvest time (*i.e.* without crops or with very recent seedling) and also since we were able to identify *Pratylenchus* (a migratory endoparasitic nematode) and larvae of *Heterodera* (a sedentary endoparasitic nematode).

Prevalence revealed that in our study, PPN were not always distributed homogeneously throughout the landscape. Indeed, only three out of the eight taxa were found in more than 90% of the fields over the two years of sampling. This seems consistent with previous findings in the literature about nematodes living in patches (Goodell and Ferris, 1980), probably because of a low capacity for active dispersion (Wallace, 1968) and passive dispersion due to agricultural management (Alenda et al., 2014).

Even though the identified taxa were the same in 2013 and 2014, the Shannon-Weaver index and the abundance of several of these taxa showed significant variation between the two years of sampling. This confirms previous findings in the literature showing that PPN are organisms that respond quickly to changes in their environment (Bongers, 1990 ; Yeates and Bongers, 1999). As the two years of sampling were not significantly different in terms of monthly mean temperature and rainfall, it was interesting to investigate the impact of other environmental and anthropic variables, in order to ascertain the major variables in variation of PPN abundance.

1.4.2. Variable selection

The use of multiple correspondence analyses was for us a way of avoiding the a priori selection of variables to implement in the models. Indeed, several publications implement variables based on strong ecological knowledge of the organisms they are dealing with (Grueber et al., 2011 ; Carrara et al., 2015 ; Lankinen et al., 2016). Here we chose the MCA approach, which better suited our incomplete knowledge of the biology of some of the identified taxa and the wide biological diversity of the identified taxa. The MCA approach allowed us to choose the major variables that should be tested with the model averaging approach. Surprisingly, crop rotation was not retained on our factorial maps, even though it is a variable highlighted in several previous studies (Freckman and Ettema, 1993 ; Ponge et al., 2013 ; Zhang et al., 2015 ; Zhong et al., 2016). In our case, the non-selection of this variable following MCA analysis may have been due to the area investigated in this study. Indeed, the Fenay region is geographically limited (about 1400Ha) and crop rotations were quite similar in all of the fields over at least the last six years rotations : 65 out of 72 fields harbored only cereal/Brassicacea (oilseed rape or mustard) and the others had only one other crop for one year over the studied period. The absence of both crop rotation and environmental variables on the majority of the factorial maps proves that our decision to use MCA instead of a priori ecological knowledge was sound. In fact, after summarizing all the factorial maps, it appeared that at the landscape scale investigated, only anthropic practices such as soil operations and the use of pesticides impacted the PPN communities and required further investigation through the model averaging procedure.

1.4.3. Effects of soil operations

Among the four variables selected by the MCA analysis and implemented in the model averaging approach (*i.e.* Tillage, SupW, Herbi and NHerbi), the amount of superficial work was never selected as a major explanatory variable at the end of the model averaging procedures. It is possible that the impact of the other variables was stronger and hindered the potential effect of superficial work. Indeed, tillage may have a stronger impact on several PPN because it disturbs the ground on a deeper level than superficial work (Minton, 1986).

In contrast, tillage is a practice that was selected several times as a major variable impacting the abundance of PPN taxa. It seems obvious that tillage impacts both ectoparasites (*i.e.* *Macrotrophurus*) and endoparasites because it occurs when there is no crop in place and thus when endoparasites are also present in the soil. In this study, we usually found that tillage had a negative impact but this cannot be generalized as we also found that it sometimes had a positive impact.

It had already been demonstrated that tillage has a strong impact on the soil food web (Hendrix et al., 1986 ; Zhong et al., 2016) which could affect some of the PPN taxa by modifying the availability of weed roots. Here we highlighted the negative impact on *Pratylenchus* and *Macrotrophurus*, in line with the findings of Smiley et al. (2013). In contrast with superficial work, tillage modifies the soil more deeply (Altieri, 1999 ; Franzluebbers, 2002), which could have a significant impact on their abundance (Rahman et al., 2007).

However, it should be noted that tillage had a positive impact on *Paratylenchus* and this effect seemed to be consistent in both the 2013 and 2014 samplings (although it was stronger in the 2014 sampling). This result seems to conflict with the above hypothesis, but there are other examples in the literature reporting similar effects of tillage on PPN (Stirling et al., 2011 ; Palomares-Rius et al., 2015). It is possible that this genus is less susceptible to disturbance, perhaps because of its small size. Also, as tillage decreases the abundance of the other PPN taxa, it allows *Paratylenchus* to replace them and increase in the soil.

The impact of tillage can vary depending on many other parameters. For example, in our study we found that tillage had a negative impact on *Pratylenchus* whereas McSorley and Gallaher (1993) found that tillage increased *Pratylenchus* abundance. These differences can be explained by a difference in soil properties, *i.e.* mainly slit soils in our case, while it was mainly sand soils in McSorley and Gallaher (1993) study. Furthermore, the impact of interactions between variables has not been analysed here to avoid implementing too many terms in the models (Burnham and Anderson, 2002 ; Grueber et al., 2011). Interactions have, however, sometimes proven to affect the abundances of PPN (Okada and Harada, 2007 ; Jibrin et al., 2014) and it might be interesting to develop this hypothesis in future studies.

1.4.4. Effects of pesticide uses

Since no nematicide was used in the sampled fields, pesticides were divided into two groups, herbicides and non-herbicides, and both were selected as major explanatory variables at the end of the model averaging approach for several nematode taxa.

Non-herbicide products had a positive impact on the abundance of only two PPN genera (*i.e.* *Pratylenchus* and *Paratylenchus*). Among these products, fungicides are used most often. These products can sometimes reduce PPN directly (Van der Putten and Van der Stoel, 1998). However, fungicides can also increase PPN (Rodriguez-Kabana and Curl, 1980), for example by stimulating hatching of eggs. It is known that some fungi are natural enemies of nematodes and more precisely of PPN (Siddiqui and Mahmood, 1996 ; Kerry, 2000). Thus, it is possible that by eliminating enemies such as predators and parasites, fungicides have enabled PPN to increase in the soil.

Only the 2014 herbicide uses seemed to impact PPN abundance, even though the number of uses was not significantly different in 2013 and 2014 (data not shown). It was the only variable that seemed to positively impact *Helicotylenchus* while herbicides usually have no or little effect on soil microorganisms directly (Bünemann et al., 2006). The effect of herbicides on PPN has been poorly studied to our knowledge, making this variable an interesting avenue for future research. In this study, it was not possible to collect information about inter-season cover crops or weed communities. Thus, discussing the impact of herbicides would be speculative, as we do not know the potential host plants of the identified PPN and further investigations will need to be developed.

1.5. Conclusion

We showed that at the landscape scale, which was investigated in this study and which corresponds to the scale of human activities at which land use and agricultural practices are integrated, crop rotation was no longer the main factor impacting PPN communities as it can be observed at field scale. In contrast, and in agreement with the literature, soil operations, and more precisely tillage, had a major impact on PPN. This was obviously because tillage modifies the interactions between soil organisms, as well as food availability and habitat. However, the effect (*i.e.* positive or negative) can hardly be generalized, as we found both positive and negative impacts depending on the nematode taxon. It would be interesting to push forward these findings in order to develop hypotheses on the interactions between tillage and other variables such as soil properties and plant protection products.

Pesticides also seemed to play a key role in variations in PPN abundance in crops, but their effects here were unclear and the literature seems to lack information about their effects on PPN. Further investigations are therefore needed on this topic to develop the hypotheses expressed in this article.

This study was a first step towards understanding the impact of farming practices and environmental conditions on PPN communities found in crop fields. It was conducted in a limited area, which explains the homogeneous climatic and soil conditions as well as the similarity of the crop rotations among the fields. To push the analyses further, it is now necessary to compare these results with communities from other sampling operations, especially in other agricultural environments, including other crop rotations and other climatic conditions.

1.6. Acknowledgments

This work was funded by the Plant Health and Environment Department of INRA and is part of a PhD project founded by the Brittany region and ANSES. The studies on the Fénay study area were coordinated by Sandrine Petit and Jean-Philippe Guillemin. We would like to thank Alain Buisson, Magali Esquibet, Didier Fouville, Catherine Porte, Elsa Rulliat and Corinne Sarniguet for their technical support during sampling, nematode extraction and identification. We would also like to thank Laura Royer who worked on the 2013 data during her internship. Lastly, we wish to thank the farmers who allowed us to conduct sampling in their fields.

2. Description des communautés dans plusieurs régions de France : Article 2

Suite à la caractérisation des communautés de NPP d'un paysage agricole de grandes cultures, nous avons étudié les communautés dans d'autres agrosystèmes, théoriquement plus à risque vis-à-vis du nématode de quarantaine *M. chitwoodi* de par les cultures de légumes racines régulièrement introduites dans les rotations culturales. De plus, si les pratiques culturales ont été mises en avant sur la zone atelier de Fénay, les variables environnementales étaient probablement trop homogènes à l'échelle du paysage agricole pour être retenues par nos analyses. Nous avons donc ici, d'une part évalué si l'effet des pratiques agricoles observé précédemment était conservé à une échelle plus large, mais également si des conditions environnementales plus contrastées entre les zones d'échantillonnages impactaient les communautés de NPP.

Ce second article sera soumis dans une revue traitant d'écologie (*BMC Ecology* ou *Applied Soil Ecology*) présente les résultats des campagnes d'échantillonnages de 2015 et 2016 effectuées dans 9 régions de France (Nord-Pas-de-Calais, Picardie, Haute Normandie, Basse Normandie, Bretagne, Pays de la Loire, Aquitaine, Midi-Pyrénées, Languedoc-Roussillon). Trente-sept parcelles ont pu être échantillonnées en 2015 (Fig. 16A), mais il n'a été possible de rééchantillonner que 31 d'entre elles en 2016 (Fig. 16B). Dans chacune de ces parcelles, les communautés de NPP ont été extraites et caractérisées et les historiques des pratiques culturales ainsi que les variables environnementales, collectés. Les communautés de NPP, les conditions environnementales et les pratiques culturales semblant bien plus diversifiées que dans la zone atelier de Fénay, nous avons en premier lieu regardé, à l'aide d'analyses RDA, l'influence de toutes ces variables sur l'ensemble des communautés de NPP avant d'analyser plus finement leur impact sur chaque taxon en suivant la même stratégie d'analyse que précédemment (sélection de variable par analyse ACM puis test des relations par des GLMM). A cette échelle, il est apparu que les conditions environnementales (physico-chimie des sols et climat) étaient les variables expliquant le plus les variations entre des communautés de NPP dans ces différentes régions même si l'utilisation d'herbicides semble également avoir un impact important sur plusieurs des taxa identifiés.

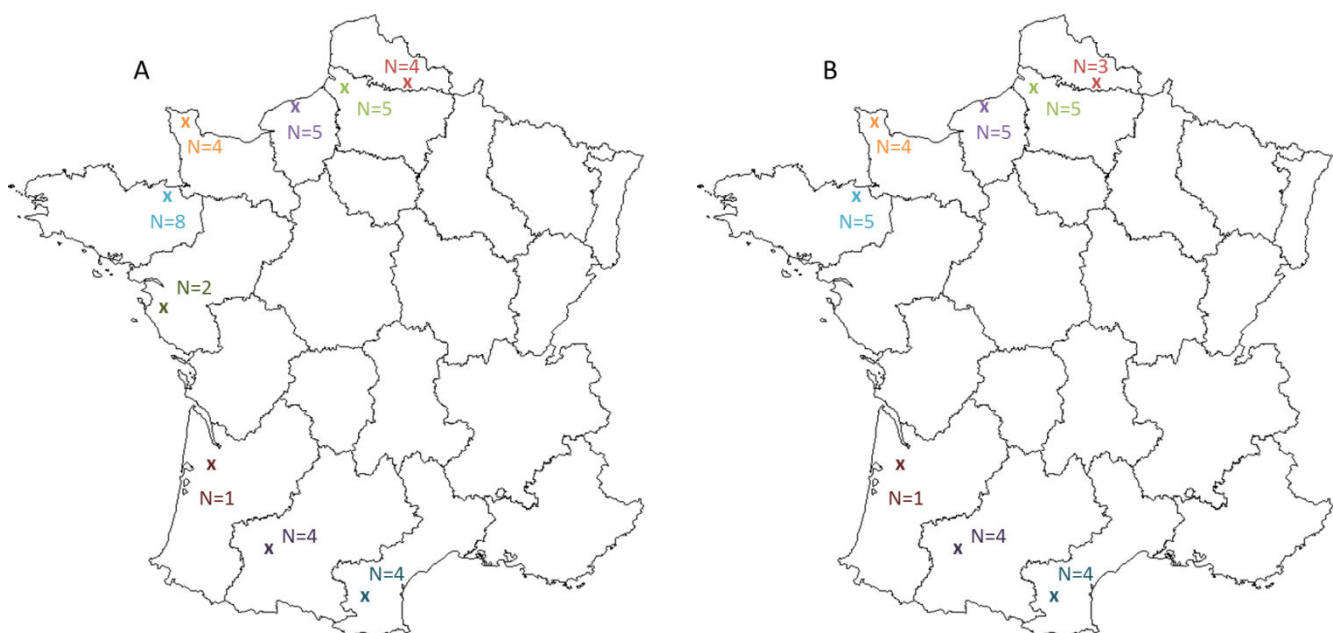


Fig. 16 : Effectifs et localisation des parcelles échantillonnées en 2015 et en 2016. A : parcelles échantillonnées en 2015. B : parcelles rééchantillonnées en 2016.

De plus, comme indiqué au début de ce chapitre, une parcelle d'Aquitaine échantillonnée en 2015 a été détectée positive au parasite de quarantaine *M. chitwoodi*. S'il n'a pas été possible de l'intégrer à l'article suivant car les données culturales n'ont pas pu être récupérées, nous avons tout de même identifié et dénombré les NPP présent (Table 6). Seule 7 autres parcelles ne possédaient que 3 taxa ou moins de NPP, mais les abondances dans celles-ci semblent supérieures à la moyenne bien qu'il soit difficilement possible d'apporter plus de détails.

Table 6

Abondance (individus par 100g de sol) des taxa présent dans la parcelle détectée positive et abondance moyenne $\pm$ erreur standard (individus par 100g de sol) de ces taxa dans les 37 parcelles échantillonnées la même année

	Parcelle positive	Moyenne $\pm$ erreur standard de 2015
<i>Pratylenchus</i>	265	57.27 $\pm$ 10.07
<i>Meloidogyne</i>	34	12.65 $\pm$ 5.57
<i>Trichodorus</i>	36	1.22 $\pm$ 1.19
Non-Phytoparasites	168	733.95 $\pm$ 62.74

Structuration of plant parasitic nematode communities found in French production areas of root crops according to agricultural and environmental variables

Nathan GARCIA^{a, b, *}, Laurent FOLCHER^a, Alain BUISSON^a, Eric GRENIER^b

^a ANSES, Plant Health Laboratory – Nematology Unit, Domaine de la Motte au Vicomte - BP 35327 - 35653 Le Rheu Cédex - France

^b IGEPP, Agrocampus-Ouest, INRA, Rennes 1 University, Domaine de la Motte au Vicomte - BP 35327 - 35653 Le Rheu Cédex - France

* Corresponding author: Nathan Garcia: natgarcia.pro@gmail.com

Abstract

Plant parasitic nematodes are very abundant microorganisms that occur in every agrosystems and can have major impact on crop yields. With the current context of chemical pesticides reduction, it is important to find alternative ways to deal with those pests. To develop management strategies, knowledge about communities' structure and functioning is needed. Here we investigated 37 root crop fields in 9 French regions during 2 consecutive years in order to assess the potential effect of anthropic (crop rotations, soil works, pesticides) and environmental (climate, soil characteristics, such as pH or heavy metals) variables on plant parasitic nematode communities. Those fields were chosen as they were sampled by French sanitary services for control of *Meloidogyne chitwoodi* presence because of risky crops. We identified and counted 11 taxa (10 genera and 1 family) in the different fields. Despite no significant abundance variations between both sampling years, structures of communities varied among the different regions. We collected 6 years backgrounds of the fields from farmers and soil variables from a public database to evaluate their impacts on the whole communities (using redundancy analyses) and each taxa separately (using generalized linear mixed models). Our results suggested that, at large scale, environmental variables, more than cultural practices, seems to explain a great part of the differences between communities. We mainly highlighted significant effect of soil condition variables (heavy metals, acidity and carbon/nitrogen ratio) and climatic variables (rainfalls and temperatures). However, those variables had differential effect on the different taxa and we discussed how they can affect either directly (effect on physiology for instance) or indirectly (by modifying food quality or food webs) the plant parasitic nematodes.

Keywords

Community ecology ; Cultural management ; Heavy metals ; Multiple correspondence analysis ; Model averaging ; Redundancy analysis

2.1. Introduction

France is the first wheat producer in European Union (FAO, 2014), but it is also one of the major producer of root vegetables. Among the past 20 years, France was listed as the 9th carrot producer and 10th potato producer of the world (FAOSTAT, 2014). However, as the environment protection

and the consumer's health concern increase, studies are now focusing on finding crop managements alternative to agricultural intensification strategies that are highly reliant on chemical inputs (Matson et al., 1997 ; Kremen et al., 2002 ; Garibaldi et al., 2016). One challenging issue is to deal with crop pests.

Plant-parasitic nematodes (PPNs) are microorganisms that feed on plant tissues. Those organisms can induce economical losses due to yield decreasing or visual damages, making the products unable to be sold (Bridge and Starr, 2007). Jones et al. (2013) listed the 10 most important plant-parasitic nematodes among which *Meloidogyne* spp. (also called root-knot nematodes) occur at the first place. *Meloidogyne chitwoodi* is a threat to European agriculture. Potato and vegetable crops like carrots and black salsify especially suffer from severe quality damage. Many crops are good hosts for this parasite (Trudgill, 1997 ; Trudgill and Blok, 2001). Moreover, it is a quarantine pest in the EU and thus rational measures are needed to prevent rapid spread from the limited areas and regions where it occurs in Europe so far. In France, *M. chitwoodi* was recorded for the first time in 1996 in Languedoc-Roussillon and then was sporadically detected in other regions such as Picardy, Lower Normandy, Brittany, Nord Pas de Calais, Ile de France or Aquitaine. Those spots are now monitored and controlled and a monitoring plan is conducted annually in crop fields by French sanitary services. Studies on *M. chitwoodi* are needed in order to identify preventive and management strategies. For example, in order to manage the quarantine pest in fields where it has been detected, several studies focused on non-host and resistant plants (Jensen and Griffin, 1997 ; van der Beek et al., 1998) or on biocontrol strategies (Wishart et al., 2004). However, predictive strategies to prevent the implantation risk in environments where *M. chitwoodi* is not present but that could be invaded, such as fields targeted by the French monitoring plan, are not developed. Thus knowledge of such environments, in particular of indigenous PPN communities in which *M. chitwoodi* could be introduced, is needed.

It is known that PPN communities in agricultural ecosystems depend on cultural management practices (Freckman and Ettema, 1993 ; Villenave et al., 2013). However, studies often focus on the impact of few environmental conditions or cultural practices (Neher, 1999 ; Ekschmitt and Korthals, 2006 ; Wei et al., 2012 ; Li et al., 2015) on PPN communities. Those studies also take place in restricted areas or experimental designs (Parmelee and Alston, 1986 ; Palomares-Rius et al., 2015 ; Ogundele et al., 2016). There are, to our knowledge, only few studies dealing with more variables at higher spatial scales (Schomaker and Been, 1999 ; King and Taberna, 2013 ; Garcia et al., in press). Indeed, we recently characterized PPN communities at a landscape scale and highlighted the effect of cultural practices (tillage or phytosanitary product uses) on their structure (Garcia et al., in press). However, the studied area, an agricultural landscape, presented homogeneous environmental variables and have therefore not been studied (Garcia et al., in press) despite the possible impact of environmental conditions, such as soil properties, on PPN communities (Villenave et al., 2013; Mateille et al., 2014)

In the present study, we sampled fields at a larger scale (in several geographical areas) in order (i) to describe the PPN communities in fields including a root crop in the cultural rotation from the monitoring plan, (ii) to evaluate if the cultural practices identified in the literature at smaller scales are still shaping the PPN communities and (iii) to assess the potential impact of environmental variables (climate or soil physic-chemical conditions), on the PPN communities. We described here, for the first time, PPN communities in 37 fields across 9 French regions containing at least one root

vegetable in the crop rotation. Both anthropic (cultural practices) and environmental (climate and soil conditions) variables were collected to assess their relative importance in structuring the communities.

2.2. Material and methods

2.2.1. Sampling and characteristics of the studied areas

Samplings were carried out from June to September 2015 in the same fields than those sampled in the frame of the national monitoring plan for quarantine nematodes risk. Nine regions (Brittany, Upper and Lower Normandy, Picardy, Nord-Pas de Calais, Pays de la Loire, Aquitaine, Midi-Pyrénées and Languedoc-Roussillon) were investigated. Samplings were repeated in 2016 in the same fields when possible. All these fields are present in geographical areas defined as temperate regions with warm summer (Peel et al., 2007). Mean monthly temperatures and rainfall data were collected, in an agricultural website (<https://www.terre-net.fr/>) monitoring climate in French fields, for each sampling over the year before the sampling date.

Thirty-seven fields, ranging from 0.13ha to 6.64ha and representing 31 farms were sampled in 2015 and 31 of them were sampled again in 2016 as farmers from the 6 other fields (3 fields from Brittany, 2 fields from Pays de la Loire, 1 field from Nord-Pas de Calais) did not complete the survey in 2016. For each field, information about cultivation practices from 2010 to 2016 - crop rotations, type and number of soil work (deep or superficial tillage), and number of applications of plant protection products (herbicides or non-herbicide (including fungicides, insecticides and molluscicides)) were collected from farmers through a survey. The physico-chemical properties of soils, including pH, organic carbon, total nitrogen, soil texture and heavy metals quantities, were obtained from a public database of the National Institute of Agronomical Research (GEOSOL, <http://estrada.oreans.inra.fr/geosol/>). Soil samples (1,5Kg) were composed of seven elementary soil cores taken at 30cm deep alongside the longest diagonal of each field with a manual auger (diameter 2.5cm). The GPS coordinates were recorded at each of the 7 sample points in 2015 in order to repeat the same samplings in 2016. We also used for a statistical analyses 4 fields sampled in Burgundy from a previous study (Garcia et al. in press) in 2013 and 2014 consecutively with the exact same sampling protocol in order to add another geographical region and improve statistical power.

2.2.2. Nematode extraction and identification

The extraction protocol was the same as in Garcia et al. (in press). Briefly, free-living and cyst nematodes were extracted separately. We use an Oostenbrik elutriator (Meku) followed by two centrifugations (Hettich Rotanta 460) to purify the extract for free-living nematodes. PPN genera were identified and counted, after a standardization step (dilution of the soil extract), based on morphological criteria using a binocular magnifier or a microscope when more precision was needed. Cysts were manually isolated under magnifier binocular after a filtration on two successive sieves. Genera were identified based on cyst morphology. Furthermore, number of cysts was transformed in number of larvae per cyst, thanks to extrapolation based on personal observations, to allowed abundance comparisons with the other PPN taxa. As it was not possible to identify the genera of

non-plant-parasitic nematodes, they were however counted and pooled as a single group “Non Plant Parasitic Nematode” (NPPN).

2.2.3. Statistical analysis

All statistical analyses were conducted using the R software (R Core Team, 2016). Wilcoxon test was used to assess differences between PPN taxa abundance in 2015 and 2016.

In this study, as samples were taken in quite different (mainly regarding environmental conditions) areas, we wanted to assess the impact of both cultural and environmental variables among the whole PPN communities. Transformation based Redundancy Analysis (tb-RDA) were performed (see Table 7 for the corresponding codes and Table S4 for the variables limits and values) using the Vegan R-package (Oksanen et al., 2013). According to Legendre and Gallagher (2001) and Legendre and Legendre (2012), we transformed our community data using Hellinger transformation (Rao, 1995). Furthermore, the significance of the most contributive variables, according to the Akaike Information Criterion (AIC) after both forward and backward selection, was tested with a permutation test. Firstly, tb-RDAs were performed with all the explanatory variables and, as only one was retained, hiding the potential effect of the others, another tb-RDAs without the main variable were run. We performed 6 tb-RDAs for the 2015 samplings and 7 tb-RDAs for the 2016 samplings to assess the impact of the past cultural practices among the present PPN communities. For each analysis, the cultural practices of the previous years were implemented one by one, moving backward, in order to evaluate if accumulation of soil works or pesticides over the years could reveal a cumulative effect.

To go further with the anthropic and environmental variables, their effect on the abundance variation of each PPN taxa was analyzed, using a statistical strategy similarly to Garcia et al. (in press). Briefly, we first use Multiple Correspondence Analysis (MCA) using the FactoMineR R package (Le et al., 2008) to describe our dataset and select the main contributing variables without any a priori knowledge (Burnham and Anderson, 2002 ; Grueber et al., 2011). MCA allows implementing both qualitative and quantitative variables after grouping the values of the quantitative variables into 2 to 3 classes. The PPN abundances were considered as supplementary variables and only the most contributive classes or modalities of variables (with an absolute contribution higher than twice the mean absolute contribution (Cibois, 1986 ; 1997)) were shown on the factorial maps. The 4 Burgundy fields were at this point removed from the analyses as they already were tested in a previous study (Garcia et al., in press). Similarly, heavy metals were not included in the analyses in order to allow comparison with the study conducted at the landscape scale. We then selected the variables whose opposite modalities were present at least on 2 factorial maps of each group of years (the 6 MCAs of the 2015 samplings and the 7 MCAs of the 2016 samplings). Then, the effective relation between those selected variables and the abundance of the PPN taxa were tested using a model averaging approach through the corrected Akaike Information Criterion (AICc) (Burnham and Anderson, 2002 ; Grueber et al., 2011) on Generalized Linear Mixed Poisson Model (GLMM) (Andersen et al., 1997) using the lme4 R package (Bates et al., 2016) and the MuMin R package (Barton, 2017). We considered the field surface as random variable since the sampling protocol was not adapted according to the surface. According to Grueber et al. (2011), we transformed our explanatory variables using Gelman's (2008) approach, using Arm R package (Gelman and Su, 2016), when the

models failed to converge. The Sum of Weight (SW) and 95% Confident Interval (CI) were calculated for the variables present in the subset of models with a $\Delta AICc < 2$. Furthermore, if the 95% CIs included zero, the effect of the variables was considered as uncertain (Grueber et al., 2011).

Table 7

Considered variables and corresponding codes used in the figures of this article and the associated supplementary material

Codes	Type	Description
Till / NoTill	Quantitative	Presence or absence of tillage for the period considered
SupW	Quantitative	Number of superficial work for the period considered
Herbi	Quantitative	Number of applications of herbicide products for the period considered
NHerbi	Quantitative	Number of applications of non-herbicide products (fungicides, insecticides or molluscicides) for the period considered
Reg	Qualitative	Geographical regions where samplings took places
Pmean	Quantitative	Mean of the mensual precipitations (mm) over the 12 month prior to sampling, ranging from 39.8 mm to 75.5 mm
Tmean	Quantitative	Mean of the mensual temperature (°C) over the 12 month prior to sampling, ranging from 10.7 °C to 14.8 °C
Soil	Qualitative	Type of soil: SiCSa (Silt-Clay-Sand), SiSaC (Silt-Sand-Clay), SaSiC (Sand-Silt-Clay)
Silt	Quantitative	Quantity of Silt in the soil (g/kg), ranging from 95.51 g/kg to 741.82 g/kg
Cu	Quantitative	Quantity of copper in the soil (mg/kg), ranging from 1.44 mg/kg to 14.72 mg/kg
Zn	Quantitative	Quantity of zinc in the soil (mg/kg), ranging from 1.23 mg/kg to 11.12 mg/kg
Fe	Quantitative	Quantity of iron in the soil (mg/kg), ranging from 36.92 mg/kg to 243.51 mg/kg
C/N	Quantitative	Carbon/Nitrogen ratio, ranging from 7.28 to 25.87
pH	Quantitative	pH ranging from 5.72 to 7.89
Surf	Quantitative	Field surface ranging from 0.13Ha to 21.35Ha
Crop	Qualitative	Refers to crop for 2015 MCA (modalities are "Potato", "Carrot", "Beet" and "Other crops") and to crop rotation for other MCA (modalities are "Cereals" (rotation with majority of cereals) and "Other" (rotation with majority of other crops))

2.3. Results

2.3.1. Environment and PPN community description

Sum of monthly precipitations and monthly mean temperatures were collected for the 12 months before each sampling date. Comparison tests showed that the climate was not significantly different over the two sampling years ($W = 4.86$, $P\text{-value} = 0.283$ and $W = 638$, $P\text{-value} = 0.430$ for precipitations comparison and temperatures comparison respectively).

Over the 37 fields sampled during 2015, 11 taxa were identified (10 genera and one family for which we were unable to identify nematodes until genus level) and counted plus the NPPN group (Table 8). PPN identified were *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Amplimerlinius*, *Paratylenchus*, *Criconemoides*, *Meloidogyne*, *Ditylenchus*, *Rotylenchus*, *Trichodorus*, *Heterodera* and the Telotylenchidae family. Among those taxa, the most frequently found were *Pratylenchus* and Telotylenchidae, both identified in 86% of the fields (Table 8). *Rotylenchus* and *Ditylenchus* were scarce as they were founded only in 1 and 3 fields respectively (Table 8).

Only 9 taxa among the previous ones were identified during the 2016 samplings in the 31 fields surveyed (Table 8). No additional taxon was found in 2016 compared to 2015, but *Rotylenchus* and *Ditylenchus* were not found again in 2016. *Pratylenchus* and Telotylenchidae were still the most frequently founded PPN in fields. The comparison between 2015 and 2016 communities showed a

significant difference between *Trichodorus* abundance, increasing from 1.22 ± 1.19 in 2015 to 16.96 ± 5.56 in 2016 individuals per 100g of soil ($W = 400.5$, $P\text{-value} = 3.34e^{-4}$) (Table 8). Significant differences were also observed between abundances of Telotylenchidae (increasing from 36.57 ± 6.47 to 78.50 ± 26.63 individuals per 100g of soil, $W = 450$, $P\text{-value} = 0.040$) and NPPN (increasing from 733.95 ± 62.74 to 1022.60 ± 96.07 individuals per 100g of soil, $W = 431.5$, $P\text{-value} = 0.023$). However, an overall PPN community comparison using Shannon-Weaver index, showed no significant differences between the 2015 and the 2016 PPN communities ($W = 733.5$, $P\text{-value} = 0.231$). *Macrotrhopurus* were only present in the 4 fields from Burgundy (not shown in Table 8).

Table 8

Abundance comparison of the soil nematode communities found in 2015 and 2016 samplings (note that number of *Heterodera* individuals was extrapolated from cyst number)

	Mean $\pm$ Standard error (individuals / 100g of soil)		Comparison 2015-2016			Prevalence (%)	
	2015 (N=37)	2016 (N=31)	W	p-value	significance	2015	2016
<i>Helicotylenchus</i>	24.81 $\pm$ 8.72	61.94 $\pm$ 21.18	594.5	0.663		43	41
<i>Pratylenchus</i>	57.27 $\pm$ 10.07	61.65 $\pm$ 13.63	666.5	0.669		86	76
<i>Amplimerlinius</i>	13.73 $\pm$ 5.53	15.03 $\pm$ 5.12	631.5	0.978		35	32
<i>Paratylenchus</i>	19.76 $\pm$ 6.39	34.90 $\pm$ 10.28	579.5	0.548		51	50
<i>Criconemoides</i>	2.43 $\pm$ 1.15	4.54 $\pm$ 2.38	614.0	0.810		19	21
<i>Meloidogyne</i>	12.65 $\pm$ 5.57	7.43 $\pm$ 2.71	696.0	0.390		46	35
<i>Ditylenchus</i>	0.51 $\pm$ 0.41	-	-	-		8	0
<i>Rotylenchus</i>	0.05 $\pm$ 0.05	-	-	-		3	0
<i>Trichodorus</i>	1.22 $\pm$ 1.19	16.96 $\pm$ 5.56	400.5	3.340e ⁻⁴	***	5	41
<i>Heterodera</i>	1241.65 $\pm$ 604.56	1992.82 $\pm$ 717.32	489.0	0.074		51	65
Other Telotylenchidae	36.57 $\pm$ 6.47	78.50 $\pm$ 26.63	450.0	0.040	*	86	97
Non Plant Parasitic	733.95 $\pm$ 62.74	1022.60 $\pm$ 96.07	431.5	0.023	*	100	100

* < 0.05 ; ** < 0.005 ; *** < 0.001

2.3.2. Effect of the variables over the whole PPN communities

A total of 13 (6 for 2015 and 7 for 2016) tb-RDAs were performed to assess the effect of anthropic and environmental variables among the overall community. Analyses were run for each year or group of years of cultural practices for the two years of sampling (Fig. 17 and Fig. S10 to Fig. S14 for 2015 communities and Fig. 18 and Fig. S15 to Fig. S20 for 2016 communities). All variables were implemented in each analysis without preliminary selection step as the tb-RDA allows selecting only the significant variables with a permutation test.

The only significant variable that came up from the RDA analyses was the sampling region, explaining generally around 50% of the variance of the dataset and never less than 40%. Three groups could be distinguished on the factorial maps: An Atlantic group comprised of Lower Normandy, Brittany and Aquitaine, a North group comprised of Upper Normandy, Picardy and Nord-Pas de Calais and a South group comprised of Midi-Pyrénées and Languedoc-Roussillon. As expected Burgundy, as a non-root crops agricultural region, appeared quite isolated on the factorial map. More surprisingly, Pays de la Loire also appeared quite isolated and distantly related to the Atlantic group despite its geographic proximity with the regions of this group (Fig. 17A and Fig. S10A to Fig. S14A for 2015 communities and Fig. 18A and Fig. S15A to Fig. S20A for 2016 communities). *Heterodera* (cyst nematodes) mainly occurred in the Atlantic group while *Amplimerlinius* were more abundant in the North group and *Helicotylenchus* were more present in the South group and in

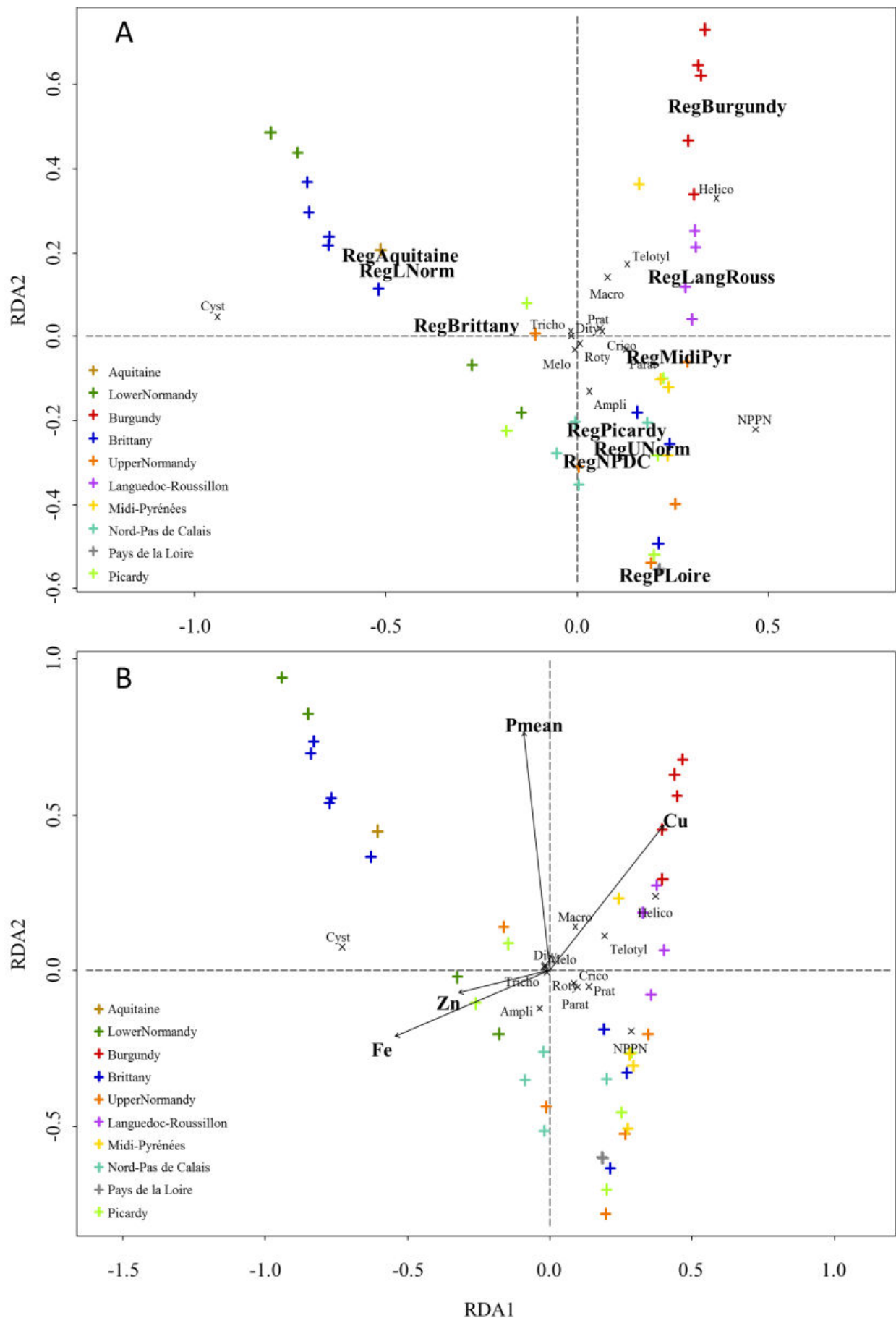


Fig. 17: Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the year n (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate sampling regions. N=42 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 40.65% of the variability. B) The variable "Region" was removed from the analysis. The retained variables explain 25.78 % of the variance.

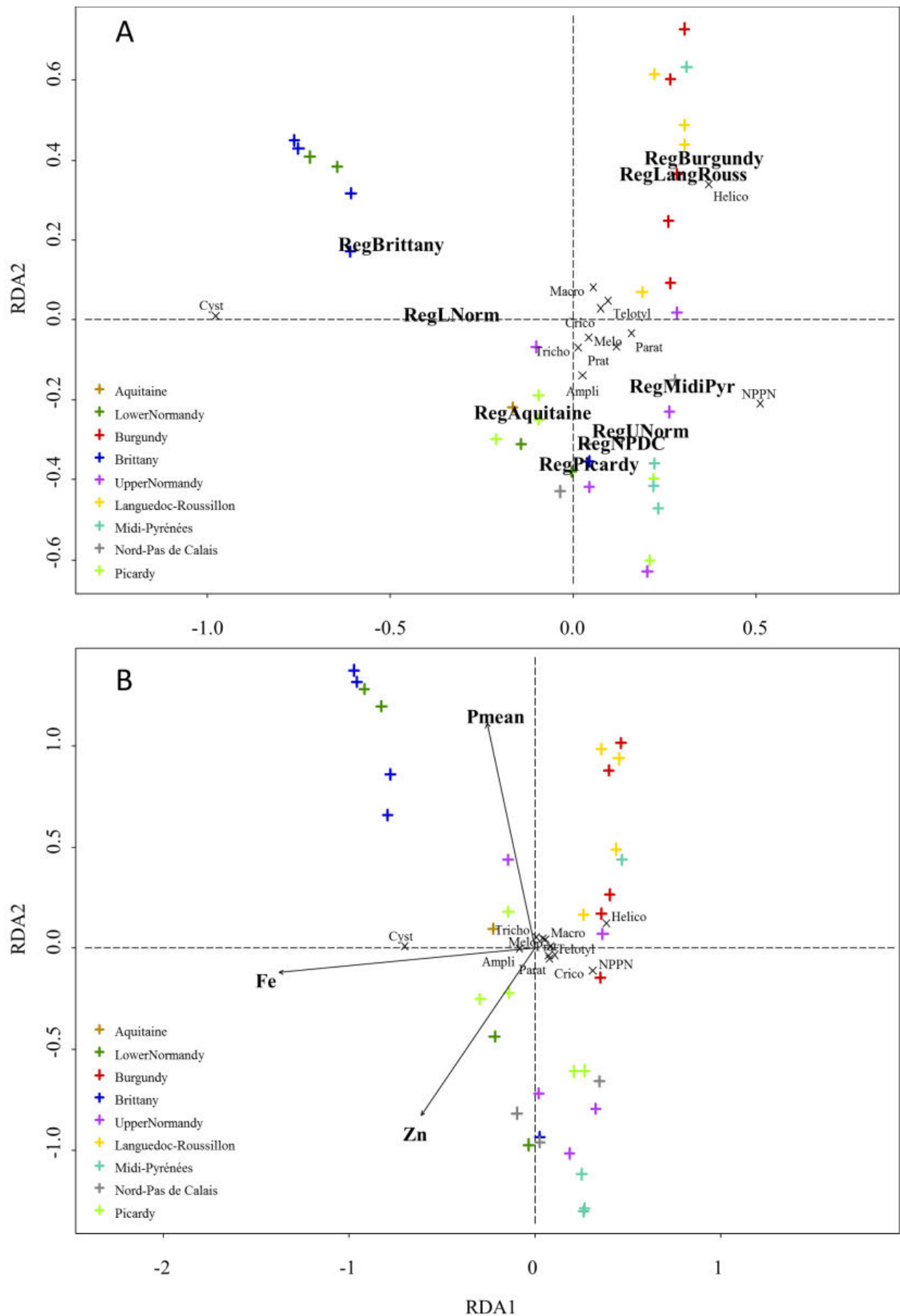


Fig. 18: Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the year n (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate sampling regions. N=36 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 51.28% of the variance. B) The variable “Region” was removed from the analysis. The retained variables explain 20.85% of the variance.

Burgundy. The other PPN taxa were quite close to the center of the factorial maps, indicating that they occurred at similar abundance in the different regions. Even if NPPN were present in every fields (Table 8), they seemed to be more abundant in the South and the North groups than in the Atlantic group.

We performed a second tb-RDA without the Region variable (Fig. 17B and Fig. S10B to Fig. S14B for 2015 communities and Fig. 18B and Fig. S15B to Fig. S20B for 2016 communities). Heavy metals (Zn, Cu and Fe) and climatic conditions (Pmoy and Tmoy) were retained as significant variables, explaining between 19% and 40% of the dataset variation. C/N ratio was also frequently retained on the factorial maps and Tillage appeared for the 2015 tb-RDA implemented with the n-3 cultural practices and for the 2016 tb-RDA implemented with the n-4 cultural practices. Fields sampled in Brittany, Lower Normandy, Picardy and Nord-Pas de Calais showed higher level of Fe and Zn while fields in Burgundy showed higher level of Cu. C/N ratio was often higher in Burgundy and Languedoc-Roussillon than in the other regions. Rainfalls were more abundant in Brittany, Lower Normandy, Aquitaine or Burgundy than in north or south regions. *Heterodera* and *Amplimerlinius* were more frequently present in fields with higher amount of Fe and Zn while *Helicotylenchus*, *Macrotriphurus* and Telotylenchidae were present in higher abundance in rainy fields with higher amount of Cu.

2.3.3. Variable selection

Seven different variables, both quantitative and qualitative, after coding each qualitative variable into 2 to 3 classes, were implemented: Till, SupW, Herbi, NHerbi, Crop, Soil, C/N and pH (Table 7.).

In order to assess a potential cumulative effect of the cultural practices, we built 6 MCAs for the 2015 PPN communities (Fig. 19 and Fig. S21 to Fig. S25) and 7 for the 2016 PPN communities (Fig. 20 And Fig. S26 to Fig. S31), adding for each analysis practices of the previous year. Among all the 6 factorial maps from 2015 communities, the 7 variables explained in average about 32% of the dataset variation on the first 2 axes. Similarly, the variables explained almost 34% of the variation on the 2 first axes among the 7 MCAs from the 2016 communities. Thus, C/N, pH, Herbi and Soil were selected for the 2015 samplings as the major variables impacting the PPN communities (Fig. 19 and Fig. S21 to Fig. S25). They appeared respectively on 6, 5, 3 and 2 times over the 6 factorial maps. Similarly, C/N, pH and Herbi were also selected for the 2016 samplings, as they appeared respectively 6, 5 and 2 times over the 7 factorial maps (Fig. 20 And Fig. S26 to Fig. S31).

2.3.4. Effect of the selected variables

After the variables selection step, we use a model averaging approach based on GLMM to test the effective impact of the variables on the abundance variation of the PPN taxa. As for the MCA strategy, we run several GLMM to test a potential cumulative effect of the past applications of the herbicides products on the PPN communities.

For the 2015 samplings, we implemented the 4 selected variables in the GLMMs. Sixteen first-order models were ranked for each taxon and year or year period. The SW and 95% CI were calculated for the variables present in the subset of models with a $\Delta AICc < 2$. Summary of the results

are presented in Table 9 (only the significant variables for each GLMM are shown (see full results in Table S5)). None of those variables impacted the *Trichodorus* or *Rotylenchus* abundances and a sole variable had an impact on *Helicotylenchus*, *Amplimerlinius* and *Ditylenchus* (C/N, pH and Herbi respectively) while all four variables had an impact on Telotylenchidae, *Paratylenchus* and on the NPPN. The direction of the effect (indicated by the coefficient sign in Table 9) was generally the same for a given taxon over the year periods. For example, C/N ratio had a positive impact on *Helicotylenchus* abundance but a negative impact on *Pratylenchus*.

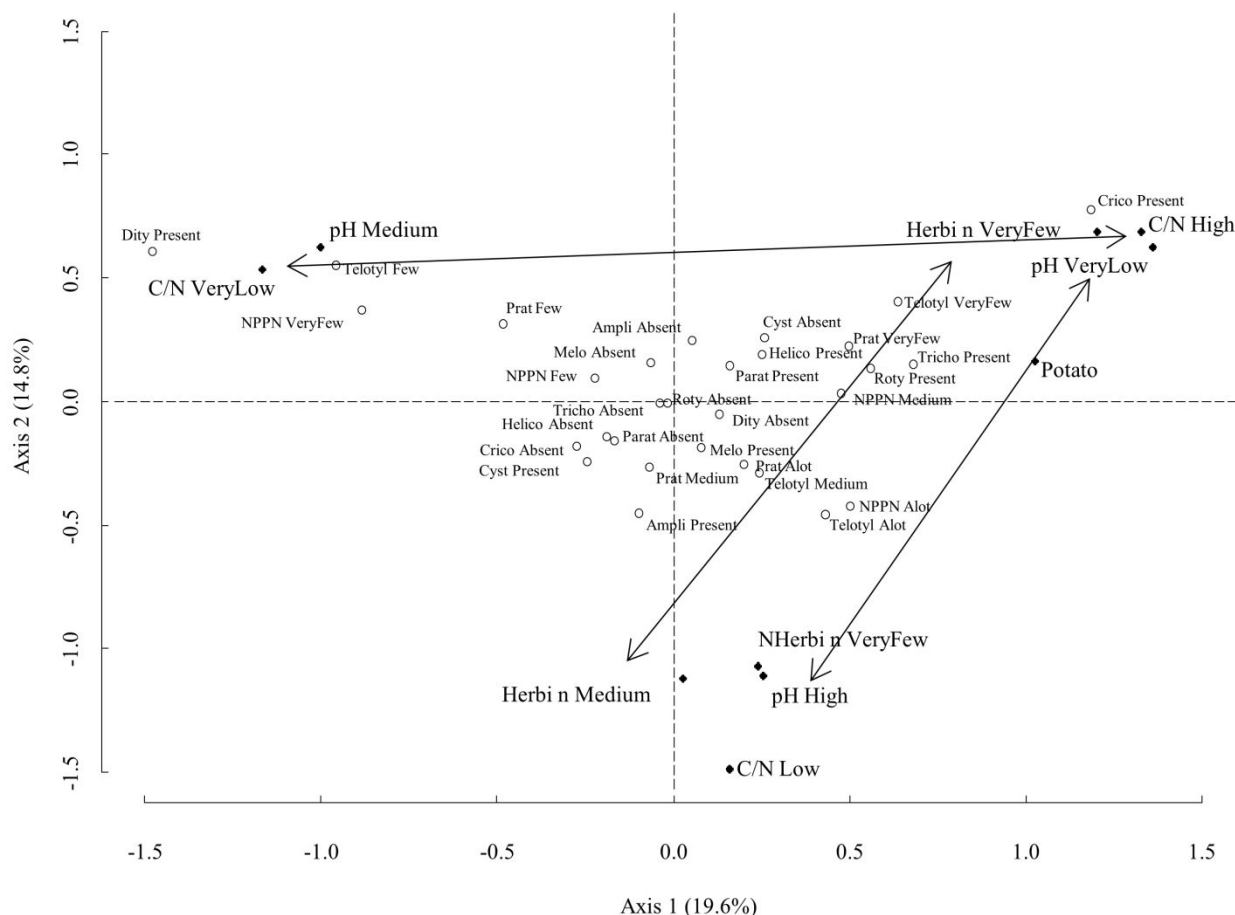


Fig. 19: MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n (see Table 7. for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable.

Regarding the 2016 samplings, we implemented the 3 previously selected variables in the GLMMs. Eight first-order models were ranked for each taxon and year or year period. Summary of the results are presented in Table 10 (only the significant variables for each GLMM are shown (see full results in Table S6)). Results were a little different between both sampling years. For instance, *Amplimerlinius* abundance variations among the communities were not explained by any of the variables and 2 variables had a significant impact on *Trichodorus*. However and similarly to the 2015 results, the 3 variables had a significant impact on the abundance variation of Telotylenchidae,

Pratylenchus, *Meloidogyne* and NPPN. Moreover, C/N ratio still had a positive impact on *Helicotylenchus*.

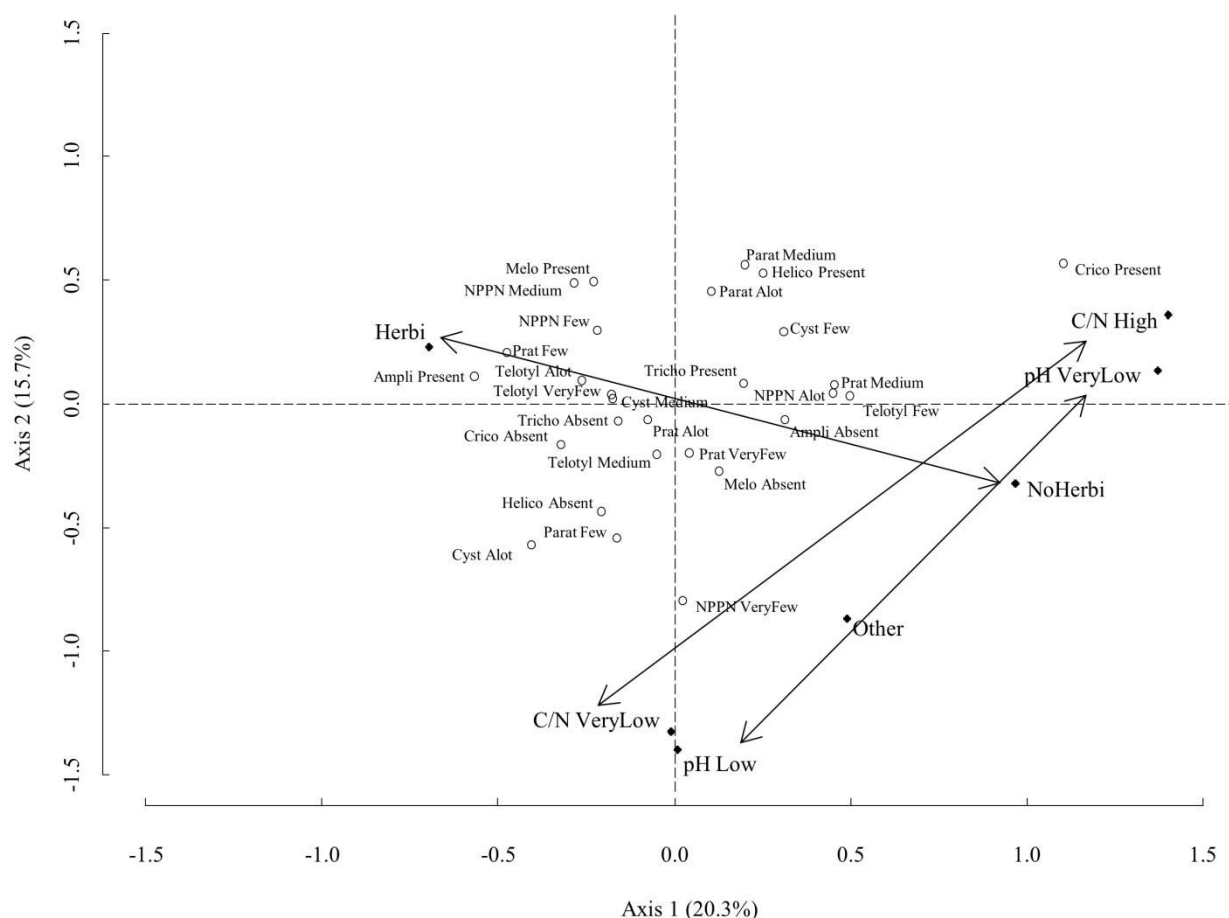


Fig. 20: MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n (see Table 7. for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

2.4. Discussion

2.4.1. PPN community diversity across the regions

This study describes the PPN communities for the first time in French root crop fields. Samplings in the different geographical areas have highlighted diversity differences between de communities mainly due to environmental differences over the samplings. In fact, the overall diversity, with 11 taxa identified in all the fields, is close to other similar agrosystems studied in the literature (Zheng et al., 2012 ; Zhang et al., 2015 ; Quist et al., 2016 ; Karuri et al., 2017 ; Garcia et al., in press). Fields have been chosen and sampled based on 2015 or 2014 crops (root vegetable crops) without information about the previous crops. Root crops are not very frequent in the cultural rotations and farmers mainly grow wheat or maize regardless the region. However, the RDA results highlighted 3 geographical groups which showed at least a difference of the relative abundance of each taxon among the communities. Majority of the taxa were present in at least several regions but their

Table 9

Equations summarizing the model selection approach on 2015 nematode samplings for each taxonomical group and each year periods. Only significant variables are presented, preceded by the average estimate among all the sub models

Taxon	Years period	Retained variables
Non phytoparasites =	n	-2.486 C/N + 3.414 pH + (-4.314) Silt + (-0.242) Herbi
	n-1	4.531 pH + (-4.460) Silt + 1.787 Herbi
	n-2	-2.682 C/N + 3.456 pH + (-3.840) Silt
	n-3	-1.727 C/N + 3.050 pH + (-2.016) Silt + (-3.291) Herbi
	n-4	-2.326 C/N + (-3.327) Herbi
	n-5	-2.607 Herbi
<i>Helicotylenchus</i> =	n	4.882 C/N
	n-1	4.670 C/N
	n-2	4.670 C/N
	n-3	4.936 C/N
	n-4	5.204 C/N
	n-5	5.204 C/N
<i>Pratylenchus</i> =	n	-10.691 C/N + (-2.341) Herbi
	n-1	2.158 pH + 3.869 Herbi
	n-2	-7.348 C/N
	n-3	-6.400 C/N + (-3.193) Herbi
	n-4	-2.886 C/N + 3.135 pH + (-3.921) Herbi
	n-5	3.742 pH + (-3.443) Herbi
<i>Amplimerlinius</i> =	n	4.761 pH
	n-1	4.691 pH
	n-2	4.666 pH
	n-3	5.002 pH
	n-4	5.160 pH
	n-5	5.161 pH
Telotylenchidae =	n	7.907 pH + (-7.586) Silt + 5.723 Herbi
	n-1	8.227 pH + (-8.532) Silt + 6.213 Herbi
	n-2	-8.817 C/N + 4.921 pH + (-6.396) Silt
	n-3	-7.493 C/N + 3.928 pH + (-8.628) Herbi
	n-4	-6.767 C/N + (-8.302) Herbi
	n-5	-6.849 Herbi
<i>Paratylenchus</i> =	n	3.701 C/N + 3.119 pH + 4.094 Herbi
	n-1	3.599 C/N + 3.050 pH + 4.199 Herbi
	n-2	3.599 C/N + 3.080 pH + 4.199 Herbi
	n-3	2.851 C/N + 4.484 Herbi
	n-4	5.007 Silt
	n-5	5.007 Silt
<i>Criconeimoides</i> =	n	-23.854 Herbi
	n-1	-22.581 Herbi
	n-5	12.283 C/N
<i>Heterodera</i> =	n	12.413 pH + (-7.600) Silt + 8.783 Herbi
	n-1	6.501 pH
	n-2	6.501 pH
	n-3	6.588 pH
	n-4	-6.183 C/N
	n-5	-6.183 C/N
<i>Meloidogyne</i> =	n	4.545 C/N + 4.917 pH
	n-1	5.518 C/N + 5.467 pH
	n-2	5.177 C/N + 5.227 pH
	n-3	5.350 C/N + 5.650 pH
	n-4	5.462 C/N + 5.960 pH
	n-5	5.462 C/N + 5.960 pH
<i>Ditylenchus</i> =	n	1.870 Herbi

Table 10

Equations summarizing the model selection approach on 2016 nematode samplings for each taxonomical group and each year periods. Only significant variables are presented, preceded by the average estimate among all the sub models

Taxon	Years period	Retained variables
Non phytoparasites =	n	-0.614 C/N
	n-1	-0.288 C/N + 0.551 Herbi
	n-2	-0.335 C/N + 0.482 Herbi
	n-3	-0.644 C/N + (-0.460) Herbi
	n-4	-4.38 C/N + (-0.674) pH + (-0.395) Herbi
	n-5	-0.248 C/N + (-0.316) Herbi
	n-6	-2.130 Herbi
<i>Helicotylenchus</i> =	n	0.553 C/N
	n-1	0.559 C/N
	n-2	0.559 C/N
	n-3	0.559 C/N
	n-4	0.583 C/N
	n-5	0.520 C/N
	n-6	0.520 C/N
<i>Pratylenchus</i> =	n	-0.342 C/N + (-1.783) Herbi
	n-1	-0.516 C/N + (-3.414) pH
	n-2	-0.516 C/N + (-3.414) pH
	n-3	-0.516 C/N + (-3.414) pH
	n-4	-0.513 C/N + (-3.3379) pH
	n-5	-0.207 C/N
	n-6	-0.189 C/N + (-0.122) Herbi
Telotylenchidae =	n	-0.496 C/N
	n-1	3.076 pH
	n-2	-0.410 C/N + 2.818 pH
	n-3	-0.443 C/N + 2.709 pH + (-0.496) Herbi
	n-4	-0.305 C/N + 2.376 pH + (-0.482) Herbi
	n-5	-0.378 C/N + (-0.360) Herbi
	n-6	-0.287 C/N + (-0.262) Herbi
<i>Paratylenchus</i> =	n	0.440 C/N + 4.610 pH
	n-1	0.431 C/N + 4.339 pH
	n-2	0.431 C/N + 4.339 pH
	n-3	0.431 C/N + 4.339 pH
	n-4	0.434 C/N + 4.652 pH
<i>Criconemoides</i> =	n	0.465 C/N
	n-1	0.465 C/N
	n-2	0.465 C/N
	n-3	0.440 C/N
	n-4	0.461 C/N
	n-5	0.541 C/N
	n-6	0.454 C/N
<i>Trichodorus</i> =	n	-1.204 C/N
	n-2	-1.204 C/N
	n-3	-1.012 C/N + (-2.160) Herbi
	n-4	-1.699 Herbi
	n-5	-1.097 Herbi
	n-6	-0.704 Herbi
<i>Heterodera</i>	n-1	5.826 pH
	n-2	5.826 pH
	n-3	5.826 pH
	n-4	5.833 pH
<i>Meloidogyne</i> =	n	-0.892 C/N
	n-1	1.335 Herbi
	n-2	1.236 Herbi
	n-3	-0.892 C/N
	n-5	6.198 pH + (-0.576) Herbi
	n-6	-0.443 Herbi

abundance have sometimes been showed to vary greatly. Only the Pays de la Loire region were quite aberrant but this could be explain as only 2 fields were sampled in this region and 1 of which was completely free of PPN (data not shown) because of farmer's treatment. The limit here is that despite the large scale sampling, it has not been possible to sample numerous fields in each region. It is thus not possible to statistically compare the communities in more details. Presence of same PPN taxa in several regions could be due to their generalist feeding habit at the genus level. Only *Macrotrophurus* were found exclusively in Burgundy but as ecological knowledge about this genus is lacking in literature, we have no real explanation. It is possible that its presence was associated with oilseed rape, grown in Burgundy but not in the other sampled fields. Interesting result is that, despite homogeneity between 2015 and 2016 PPN communities, *Trichodorus* is the only genus substantially more abundant in 2016. This nematode feeds ectoparasitically mainly on sugar beet and carrot and can induce economic issues (Whitehead and Hooper, 1970 ; Bridge and Starr, 2007). Those two crops were grown in 2015, in the fields with high 2016 abundance of *Trichodorus* whereas crops before 2015 was generally a cereal. The presence of a suitable host plant could explain that abundance increased. Other PPN taxa were not significantly different between the two years, probably because of short crop rotations dominated by cereals.

2.4.2. Environmental variables effect on whole PPN communities

The geographical region appeared to be the main driver of the PPN community composition in our samplings. This variable could be considered as an ecosystem integrator as it gathered number of other ecological variables impacting PPN. Thus the redundant variables (here soil properties or climate) were probably comprised within the variable with the larger scope. This was confirmed with tb-RDAs results obtained without this main variable which highlighted soil physico-chemical properties (Fe, Cu, Zn, C/N) and climatic conditions (rainfall and temperature) - which are strongly correlated to the identity of each region - as the main drivers of the PPN community composition.

Abiotic factors, mainly soil conditions, are known to be important factors for PPN and nematodes in general (Upadhyay et al., 1972 ; Norton, 1989 ; Mateille et al., 2014). Heavy metals such as Cu or Zn can shape the PPN communities as nematodes can be more or less susceptible (Ekschmitt and Korthals, 2006). Indeed PPN abundance has been proved to be negatively correlated to Cu quantities. Toxicity of heavy metals have been studied in *Caenorhabditis elegans*, a free-living nematode, and shown to drastically increase mortality of both adult and larval stages at high concentration (Wah Chu and Chow, 2002), but also to reduce the growth of the nematodes, particularly for the descendant of intoxicated parents (Yu et al., 2013). At the community level, few pieces of information are known about the PPN but heavy metals have an important impact on soil free-living nematode communities (Georgieva et al., 2002 ; Zhao and Neher, 2013). Consequently, nematodes have developed a broad range of physiological mechanisms (summarized in Ekschmitt and Korthals (2006)) allowing avoidance, tolerance or detoxification of various heavy metals. Effects of heavy metals can also be indirect, as PPN depend on their host plant, by reducing plant growth (Fernandes and Henriques, 1991) and thus nutritional quality for PPN. Iron seems to be another important factor impacting the PPN communities as this variable appears on almost every RDA analysis. This impact was already recorded on other PPN communities (Rivera et al., 2015 ; Karuri et al., 2017) and seems to be typical to agricultural landscape since iron is an intake for soil acidification allowing better

nutrient assimilation for crops. Acid soils can be advantageous for PPN because free ammonia (NH_3) is transformed in ammonium ion (NH_4^+) and loses its nematicidal property (Oka et al., 2000). Furthermore, if plants are more vigorous in ironed soils, it could increase PPN abundance but we can imagine that very high iron concentration and thus acidification could have opposite effect.

Climate is another significant variable structuring the PPN communities studied here, especially rainfall but also temperature to a lesser extent. Even at larger scale (worldwide) Nielsen et al. (2014) have also observed an impact of rainfalls over the PPN communities. According to their observations, rainfall seems to be the major factor modifying the nematode communities in general (including non PPN) and temperature seems to be more important for PPN in particular, whereas soil variables were not (Nielsen et al., 2014). It is possible that in our study, soil variables were more important than climate compare to worldwide scale, as France is not a very large country and climate variations are somehow low despite north to south variations. Precipitation, and thus moisture, and temperature increase plant growth and ease the PPN movements in soil (Landesman et al., 2011) as well as they impact PPN live cycle, for instance by increasing eggs hatching (McSorley, 1997).

2.4.3. Impact of the variables on each PPN taxa

Effect of the anthropic and environmental variables has also been tested on the different PPN taxa separately using GLMMs. In our data, crop rotations were not retained in the analyses while crops are known to be important for PPN community structure (McSorley and Gallaher, 1993 ; Rahman et al., 2007 ; Leslie et al., 2017). The results here are potentially hiding the effect of the crops as, at this large scale, environmental conditions (soil and climate) could have been much more diverse than the cultural practices between the regions. Indeed, despite the root crops among the rotations, the dominance of cereals in every region tend to homogenize the cultural practices and it is possible that the effect of crop rotations would have been observed with more contrasting crop rotations samplings.

We observed that herbicides have a significant impact on the abundance variation of several PPN taxa as it have been reported before (Salminen et al., 1996 ; Sánchez-Moreno and Ferris, 2007 ; Garcia et al., in press). For *Pratylenchus*, *Trichodorus*, *Meloidogyne* or *Telotylenchidae*, herbicides have a negative impact on the abundance, at least with long-term accumulation (Table 9 and 10). It is not possible to exclude a possible direct effect of the products depending on the dose employed (Sturz and Kimpinski, 1999), but it is more likely to be an indirect effect by suppressing potential host weeds. Positive effect of herbicides can be observed on *Paratylenchus*, possibly because of negative impact on the other PPN if this genus is more competitive on the few remaining weeds. However, this interpretation is quite speculative, as the weed compositions as well as potential intercrops between each year were not followed here.

Soil physico-chemical variables (pH, soil particles C/N ratio) are in this study the main drivers of the PPN abundance variations for the identified taxa. Their effects appeared to be positive or negative, probably depending on the PPN ecological niche. The amount of silt in the soil could facilitate the PPN movements by increasing the water-filled pores compared to loamy soils (Yeates et al., 2002). However, silt seems to have also negative impact on PPN abundance, probably because too draining soils could be disadvantageous for PPN movements or other aspect of their biology. For

example, reproduction was shown to decrease in higher moisture treatment for *Belonolaimus longicaudatus* (Robbins and Barker, 1974). C/N ratio reflects organic matter and nitrogen enrichment. Those variables generally characterize inputs for yield increase. Thus positive effect is probably due to better quality food sources for PPN. Yet nitrogen high inputs for example have also been proved to be deleterious for soil nematodes because of nematicidal effect of ammonia (Oka et al., 2000 ; Wei et al., 2012).

2.5. Conclusion

Based on our results at the spatial scale of several regions, PPN community composition does not seem to be directly affected by cultural practices (except herbicide inputs) whereas those variables are important factors for PPN community structure at local or even landscape scales (Parmelee and Alston, 1986 ; Palomares-Rius et al., 2015 ; Ogundele et al., 2016 ; Garcia et al., in press). Here it appears that soil and climate conditions are more impacting but are probably hiding the cultural practices effects. Heavy metals, soil acidity or rainfall modify deeply the PPN ecosystems and their access to food resources. We showed, with 37 sampled fields in 9 different geographical regions, that climate and soil local variations could explain the PPN community variations despite similar diversity. However, it should be emphasized that anthropic activities, mainly in agrosystems, are completely modifying the soil conditions, with high inputs, or soil works, which indirectly have an impact on PPN.

Even with the similar agrosystems sampled, PPN communities may vary and it is probable that the diversity differences would be higher in contrasted crop rotations. In that case, we can imagine that PPN communities in the different agrosystems would not have an equal capacity to resist to a new species, such as *Meloidogyne chitwoodi* introduction, and to limit its development. Now it seems important to take into account the soil physico-chemical properties, as well as the cultural practices developed in other studies, to characterize the PPN communities in order to develop predictive and management methods for pest introductions. With this in mind, further investigations are also needed to assess the potential of the different natural community, which here are not leading to damages on crops, to control and limits the development of frequent introduced species to develop alternatives to pesticides use.

2.6. Acknowledgments

Here we wanted to thanks all the farmers who have allowed us to sampled PPN in their fields and the French regional services of alimentation for their help contacting the farmers. Many thanks to all the colleagues who gave their time to help sampling, identifying and counting PPNs and discussing the results: Valentin Boulenger, Alain Buisson, Magali Esquibet, Sylvain Fournet, Didier Fouville, Josselin Montarry, Christophe Piriou, Catherine Porte, Elsa Ruliat, Corinne Sarniguet. This study is part of a PhD project, founded by Brittany Region and French Agency for Food, Environmental and Occupational Health & Safety (ANSES).

Notes

Chapitre III. Interactions entre les communautés indigènes et *M. chitwoodi*

Les campagnes d'échantillonnages menées dans la zone atelier de Fenay puis dans d'autres régions de France ont permis de mettre en avant des communautés de nématodes phytoparasites, souvent peu différentes en termes de richesse, mais néanmoins variables dans leur structure et l'abondance relative de chacun des taxa. Lors de l'introduction d'une nouvelle espèce, telle que *Meloidogyne chitwoodi*, ces communautés peuvent avoir des réponses variables selon leur diversité. Ainsi on peut imaginer que certains types de communautés seraient plus à même d'empêcher l'implantation du nématode de quarantaine et/ou de limiter son développement *via* les interactions (en particulier la compétition) qui se mettraient en place. En effet, les interactions entre organismes d'une communauté sont complexes et parfois antagonistes. Lors d'une invasion biologique, l'arrivée d'une nouvelle espèce modifie ces interactions, et si la théorie donne généralement un avantage compétitif aux organismes introduits (Keane and Crawley, 2002), il est également possible qu'ils ne s'implantent pas dans les agrosystèmes ou que leur développement soit restreint par les espèces indigènes, déjà bien adaptées à leur environnement.

Dans ce chapitre, dont l'article sera soumis à *Plant Pathology*, nous avons cherché à évaluer le potentiel de différentes communautés de NPP à restreindre l'implantation de *M. chitwoodi* sur pomme de terre. En se plaçant cette fois en milieu confiné et en conditions contrôlées, nous avons développé un protocole expérimental, détaillé dans l'article suivant, absent de la littérature scientifique à notre connaissance, pour évaluer les interactions entre communautés de NPP et le nématode de quarantaine. Avant tout, une expérimentation préliminaire a été nécessaire pour moduler différentes communautés qui soient réalistes (similaires, par leur richesse et leur diversité, aux communautés caractérisées en plein champs) mais suffisamment contrastées pour permettre des comparaisons entre elles. Afin d'obtenir ces communautés, tout en minimisant l'hétérogénéité des autres facteurs (comme le type de sol ou l'impact de pratiques culturales passées), nous avons utilisé une communauté de NPP, issue d'une parcelle agricole indemne de *M. chitwoodi* et de nématodes à kyste et l'avons modifié en la laissant se développer durant 4 mois sur différentes plantes hôtes, choisies pour leur potentiel multiplicateur des différents taxa présents. Nous avons ainsi obtenu 4 communautés, identiques dans leur richesse taxonomique, mais bien distinctes dans leur composition : une communauté avec une abondance globale de NPP très élevée (une abondance relative similaire pour chaque taxon par ailleurs) ; une communauté avec une abondance globale de NPP très faible ; une communauté avec une abondance relative de NPP endoparasites très élevée ; une communauté avec une abondance relative de NPP ectoparasite très élevée. Ces résultats sont présentés plus en détails dans l'article suivant.

Toutefois, une cinquième modalité a été mise en place mais n'est pas présentée dans l'article présenté ci-après, les résultats sont donc exposés ici. Les modalités précédentes ont été mises au

point pour évaluer l'impact de l'abondance globale ou du mode de vie sur les interactions avec le parasite de quarantaine. On sait que *M. chitwoodi* est un nématode extrêmement polyphage et cette cinquième modalité visait donc à évaluer son implantation face à un nématode spécialiste et *a priori* redoutable sur pomme de terre : le nématode à kyste *Globodera pallida*. *M. chitwoodi* a donc été inoculé selon 2 densités (50 larves ou 1000 larves) dans des pots de pomme de terre contenant *G. pallida* (1000 larves inoculées 10 jours avant l'inoculation de *M. chitwoodi*) et nous avons dénombré les deux espèces 4 mois après inoculation (correspondant à un cycle de pomme de terre) (Fig. 21). On a pu constater que l'abondance de *M. chitwoodi* n'était pas diminuée par la présence de *G. pallida*, de même qu'à l'inverse, l'abondance de *G. pallida* ne variait pas, quelle que soit la densité initiale de *M. chitwoodi* (Fig. 21). Ces résultats laissent supposer une absence de compétition entre ces deux espèces. Toutefois, il est également possible qu'elles aient eu chacune assez d'espace et de ressource disponible pour éviter une éventuelle compétition. Les résultats de cette modalité seront discutés plus en détail dans la discussion finale de ce manuscrit.

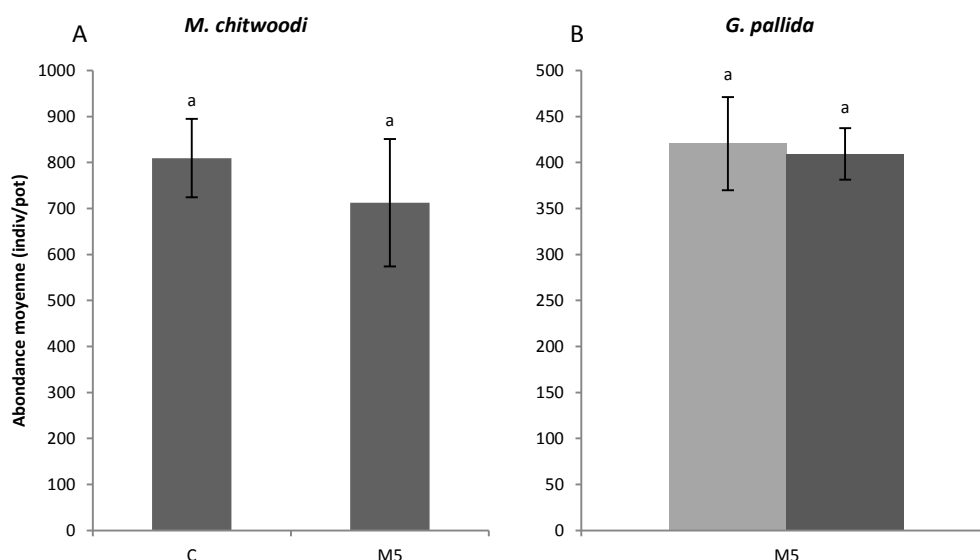


Fig. 21 : Abondance moyenne (individus/pot) de (A) *M. chitwoodi* dans les pots controls (*M. chitwoodi* inoculé seul sur pomme de terre), et dans les pots de la modalité 5 (*M. chitwoodi* inoculé en présence de *G. pallida*). (B) *G. pallida* dans les pots de M5, ayant été inoculés avec 50 larves ou 1000 larves de *M. chitwoodi*. Gris clair représente le traitement à 50 larves de *M. chitwoodi* inoculées et gris foncé représente le traitement à 1000 larves de *M. chitwoodi* inoculées. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard et les lettres identiques représentent l'absence de différence selon un test de Wilcoxon.

1. Les communautés de nématodes phytoparasites indigènes sont-elles à même de restreindre le développement de *Meloidogyne chitwoodi* ?

Article 3

Impact of native plant-parasitic nematode communities on the establishment of *Meloidogyne chitwoodi*.

N. Garcia^{a, b, *}, E. Grenier^b, C. Sarniguet^a, A. Buisson^a, F. Ollivier^a, L. Folcher^a

^a ANSES, Plant Health Laboratory – Nematology Unit, Domaine de la Motte au Vicomte - BP 35327 - 35653 Le Rheu Cédex - France

^b IGEPP, Agrocampus-Ouest, INRA, Rennes 1 University, Domaine de la Motte au Vicomte - BP 35327 - 35653 Le Rheu Cédex - France

* Corresponding author: Nathan Garcia: natgarcia.pro@gmail.com

Abstract

Among plant-parasitic nematodes (PPNs), the species *Meloidogyne chitwoodi* is an important agricultural issue and is listed as a quarantine species in the EU. Here we investigate whether PPN communities can differentially affect the establishment and expansion of *M. chitwoodi* during a simulated introduction. We developed an original experimental design on potato in glasshouse involving four PPN communities derived from a single natural one that was initially grown on different host plants. *M. chitwoodi* was inoculated in two different densities (50 or 1000 larvae per pot). After four months, *M. chitwoodi* was more abundant in the community showing a low overall abundance of PPNs, and decrease in the other PPN communities. Results showed that establishment - even at very low abundance level - occurs in all modalities even if indigenous PPNs in the community may affect the expansion through interspecific competition. The reverse interaction was also observed as PPN taxa were generally less abundant in 1000 larvae inoculation treatment. The proportion of produced *M. chitwoodi* males was higher in the community showing low overall PPN abundance suggesting a strong sensitivity of *M. chitwoodi* to intraspecific competition. The presented results suggest that fields with a low abundance of indigenous PPN present a higher risk of expansion of *M. chitwoodi* even if the introduction is low. Maintaining a certain abundance of non-harmful taxa in natural PPN communities is therefore useful to prevent high multiplication of *M. chitwoodi* in the community.

Keywords

competition, original experimental design, plant-parasitic nematode communities, potato, quarantine species

1.1. Introduction

Plant-parasitic nematodes (PPNs) are widely distributed organisms that feed on plant tissues and can cause severe damage to crops (Bridge & Starr, 2007). Among PPNs, root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) can lead to high economic losses. These endoparasitic organisms have an extremely wide host range and can multiply profusely on numerous types of crop (Trudgill, 1997; Trudgill & Blok, 2001), producing galls on roots and severely reducing yields (Bridge & Starr, 2007). *Meloidogyne chitwoodi* is one of the most dangerous species in Europe owing to its broad range of host plants including many crops such as root crops, tomato, wheat or maize (O'Bannon *et al.*, 1982; Karssen, 2002; EPPO bulletin, 2004). Furthermore, this species reproduces parthenogenetically (Trudgill, 1997; Castagnone-Sereno, 2006; Denver *et al.*, 2011), multiplying rapidly and massively through female production only. Males are sometimes produced under adverse environmental conditions, such as poor food quality or competition (Trudgill, 1972; Triantaphyllou, 1973). In contrast to the tropical root-knot nematode species that reproduces by obligate mitotic parthenogenesis (Castagnone-Sereno, 2006), *M. chitwoodi* reproduces by facultative meiotic parthenogenesis (van der Beek & Karssen, 1997); therefore, when males of *M. chitwoodi* are present in the populations, amphimixis can occur (Castagnone-Sereno, 2006). This species has been classified as a quarantine species in the European Union and because it is considered as invasive, it has to be immediately contained upon detection in a cultivated field. In France, this species was detected in only a few foci between 1996 and 2014: the Nord-Pas de Calais, Picardy, Lower Normandy, Brittany, Ile-de-France and Aquitaine administrative regions (Gamon & Lenne, 2012). Upon detection, French legislation requires that farmers practice bare fallow for at least one year. Published studies carried out on the management of *M. chitwoodi* mainly focus on plant-nematode interactions, including nematode virulence on various plant genotypes (van der Beek *et al.*, 1998), plant resistance (Janssen *et al.*, 1995; Brinkman *et al.*, 1996; Jensen & Griffin, 1997; Castagnone-Sereno, 2002) or plant diffusates (Wesemael *et al.*, 2006; Khokon *et al.*, 2009).

Other approaches, including preventive steps to assess and thus limit the risk of PPNs establishment, are important to consider. A monitoring plan is carried out annually by French authorities across the country in crop fields to detect *M. chitwoodi* introductions. However, these fields are defined as “at-risk” only on the basis of the host crop grown, and not according to the existing native PPN community. During an invasion, the introduced species comes into interaction with the organisms already present in the community and possible antagonistic interactions, such as competition, can occur and limit the establishment and/or multiplication of the introduced PPNs. Three of the six categories of competition proposed by (Schoener, 1983), pre-emptive competition, chemical competition and consumptive competition, are useful for summarising competitive interactions among PPNs. Pre-emptive competition refers to ecological niche occupation by other species, thereby preventing another species from entering that space. Chemical competition occurs when a species produces a toxin or induces the production of allelochemicals that suppress another species. Consumptive competition occurs when some essential resources, usually food, is consumed by one species, reducing or depleting the quantity available to the competing species. Competition (for example for access to resources or space) has already been reported between nematode species (Freckman & Caswell, 1985; Umesh *et al.*, 1994). Although other PPN species have already been shown to have a negative impact on the development, multiplication rate or hatching of root-knot

nematodes (Diez *et al.*, 2003; Brinkman *et al.*, 2008), few studies have explored *M. chitwoodi* interactions with other PPNs. For instance, (Umesh *et al.*, 1994) observed that *Pratylenchus neglectus* can limit *M. chitwoodi* growth or hatching in barley if it penetrates the roots first. Similar studies have been conducted in more complex systems involving other organisms (Al-Rehiayani *et al.*, 1999) and have highlighted three-way interactions between a bacteria (*Bacillus megaterium*), a PPN (*Pratylenchus neglectus*) and green manure on the development of *M. chitwoodi*. Various types of competition can be observed depending on the feeding habit; endoparasitic nematode species likely compete mainly for space in the roots and ectoparasitic species for access to the resource (Umesh *et al.*, 1994).

In this study, we focused on PPN community interactions with *M. chitwoodi* to assess the potential of these communities for limiting *M. chitwoodi* multiplication or even its establishment after introduction. We modified a natural field community by using different host plants to obtain four contrasted PPN communities with the same taxonomic richness but varying in global and relative abundance of PPNs or feeding type (*i.e.* ectoparasite or endoparasite) and tested the impact of these PPN communities on the multiplication rate of *M. chitwoodi*.

1.2. Material and Methods

1.2.1. Initial community and preliminary experiment

To test and assess the effect of various types of PPN community but minimise the heterogeneity of other variables between the communities (such as soil properties or history of cultural practices), an initial PPN community was sampled in a field free of root-knot nematodes near the French National Institute for Agricultural Research in Brittany (48°06'30"N 1°47'34.0"W). PPNs were extracted from 400 g of soil according to EPPO bulletin PM 7/119 (2013) for morphological identification at the genus level when possible. The soil was mixed with 1/3 of PPN-free sand to give a texture allowing better plant growth and nematode movements and extraction. Nineteen 22 L pots were filled with this soil and planted with either wheat (three pots), maize (four pots), sugar beet (four pots), carrot (three pots) or potato (three pots). Two additional pots were left free of any host plant. We let the initial PPN community develop in the different pots for four months (25°C, L:D 12:8 and watered twice a week) to manipulate the abundance of PPN taxa. After four months, PPNs were extracted and counted in 400 g of soil from each pot according to PM 7/119 (2013) and endoparasitic nematodes (*i.e.* *Pratylenchus*) were extracted from maize and carrot roots using a mist chamber.

1.2.2. Experimental design

From the preliminary experiment, we obtained four contrasted communities (Table 11). The soil from each pot was thoroughly mixed, homogenised and distributed to 106 new individual 2.8 kg pots for the main experiment. Soil from maize, enriched with 150 *Pratylenchus* per pot, was used for modality 1 (M1). Soil from uncultivated pots was used for modality 2 (M2). Soil from carrot, enriched with 1500 *Pratylenchus* per pot, was used for modality 3 (M3). Soil from sugar beet was used for modality 4 (M4). Control 3 (C3) was obtained by mixing all the previous soils (without *Pratylenchus* enrichment) to create the average community. PPN-free soil, from the same field but stored several

years in a container, also mixed with 1/3 of PPN-free sand was used for Controls 1 and 2 (C1 and C2). Pots were planted with one potato tuber (var. Désirée) and distributed randomly in the greenhouse. *M. chitwoodi* was inoculated in each pot 10 days after planting, in three spots around the potato tuber, near the roots. *M. chitwoodi* were previously reared on tomato in the greenhouse. To obtain larvae for inoculation, roots harbouring egg masses were placed in a mist chamber until hatching. For each community type and C2 (Table 11), 10 pots were inoculated with 1000 *M. chitwoodi* larvae and 10 other pots with 50 larvae. Three replicates of both C1 and C3 were also prepared for a total of 106 individual pots. We ran this experiment for one potato growth cycle (about four months) at 25°C, 12 hours photoperiod and watered twice a week. At the end of the experiment, above-ground plant parts were eliminated. PPNs were extracted again from 400 g of soil from each pot. Roots and tubers were separated, weighed and digested overnight according to PM 7/119 (2013). PPNs were then recovered from the enzymatic digestion by centrifugal flotation (PM 7/119, 2013). PPNs from the three extracts (soil, tubers and roots) of each pot were identified based on morphological criteria using a stereomicroscope. For standardisation, each taxon was counted, after a dilution step (depending on the PPNs concentration) in 5 mL of the dilution. Only *M. chitwoodi* males and females (J4 and adults) were counted separately in each extracts to obtain information on the proportion of inoculated larvae that reached the adult stage. *M. chitwoodi* larvae (J2 and J3) were not counted as we were not able to distinguish those inoculated that have not reach the adult stage for any reason from those of the following generations. For all the other taxa, all the developmental stages were counted.

Table 11
Characteristics of the communities used in the experiment

Modalities	Abbreviation	Characteristics
Control 1	C1	no PPN
Control 2	C2	<i>M. chitwoodi</i> alone
Control 3	C3	Average PPN community composed of M1, M2, M3, M4 soil mixing together (prior to potential <i>Pratylenchus</i> inoculation), without <i>M. chitwoodi</i>
Modality 1	M1	High total abundance of PPN (around 600 individuals per 400g of soil, proportion of endo and ectoparasites relatively similar)
Modality 2	M2	Low total abundance of PPN (around 50 individuals per 400g of soil, proportion of endo and ectoparasites relatively similar)
Modality 3	M3	High relative abundance of endoparasitic PPN (around 65%, global abundance around 350 individuals per 400g of soil)
Modality 4	M4	High relative abundance of ectoparasites PPN (around 98%, global abundance around 650 individuals per 400g)

1.2.3. Statistical analyses

The growth rate of each PPN taxon was calculated based on the initial density using the following equation: $(P_f - P_i) / P_i$, where P_i is the initial population density of each taxon and P_f is the final population density of each taxon at the end of the experiment. For the growth rate, no distinction

was made between *M. chitwoodi* females and males because undifferentiated larvae were used for the inoculations.

All statistical analyses were conducted using R software (R Core Team, 2016). Comparisons between taxon abundances and growth rate across the communities were performed using generalised linear models (GLMs). We used Poisson models for abundance data and Gaussian model for growth rate and percentage data. Multiple comparisons between community types were performed using the estimated marginal means (EMMeans) method with the emmeans R package (Lenth, 2018).

1.3. Results

1.3.1. Preliminary experiment

Five PPN taxa were identified in the initial community from the sampled field: *Pratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Telotylenchidae*, *Paratylenchus* and *Criconeoïdes*. Table 12 shows the abundance of each PPN taxon after the development in the different pots containing different host plants at the end of the preliminary experiment. Most importantly, *Paratylenchus* reproduced extremely well on sugar beet (1960 ± 183 individuals per 400 g of soil) compared with the other host plants and *Pratylenchus* had mostly multiplied on maize (12139 ± 4086 individuals). *Criconeoïdes* were present in very low abundance in the initial field community and seemed to have just maintained at approximately the same population level on all the host plants. We used soil from bare soil, maize, sugar beet and carrot to design the four modalities tested in the next experiment (Table 11).

Table 12

Mean abundance $\pm$ Standard error of each PPN taxon at the end of the preliminary experiment

Host plant	Soil (individuals per 400g of soil)					Roots (total individuals)
	<i>Pratylenchus</i>	<i>Helicotylenchus</i>	<i>Telotylenchidae</i>	<i>Paratylenchus</i>	<i>Criconeoïdes</i>	<i>Pratylenchus</i>
Bare soil	8 ± 3.00	7 ± 4.00	48 ± 5.50	29 ± 11.00	3 ± 0.50	-
Maize	62 ± 15.10	174 ± 17.09	97 ± 27.34	505 ± 95.39	10 ± 2.00	$12,139 \pm 4085.72$
Sugar beet	44 ± 5.16	60 ± 18.62	86 ± 18.29	1960 ± 182.87	6 ± 2.00	-
Wheat	73 ± 24.52	121 ± 24.01	516 ± 205.30	474 ± 222.43	11 ± 5.33	-
Carrot	12 ± 4.62	11 ± 3.48	51 ± 7.17	117 ± 81.79	6 ± 2.03	107 ± 47.19
Potato	68 ± 29.41	28 ± 6.39	191 ± 62.78	73 ± 18.03	6 ± 2.85	-

1.3.2. Impact of PPN communities on *M. chitwoodi* populations

After 4 months of potato culture using the modalities previously designed, abundance of *M. chitwoodi* was determined in all pots and compared between communities (Fig. 22). *M. chitwoodi* abundance was limited by the other PPNs because its total abundance was significantly lower in all the modalities than in the control containing *M. chitwoodi* alone on potato (Fig. S32), regardless the inoculation treatment (609.50 ± 73.88 in pots inoculated with 50 larvae and 1009.73 ± 127.73 in pots inoculated with 1000 larvae). Fig. 22 present *M. chitwoodi* abundance comparison between modalities without the control to highlight more precisely the differences between modalities.

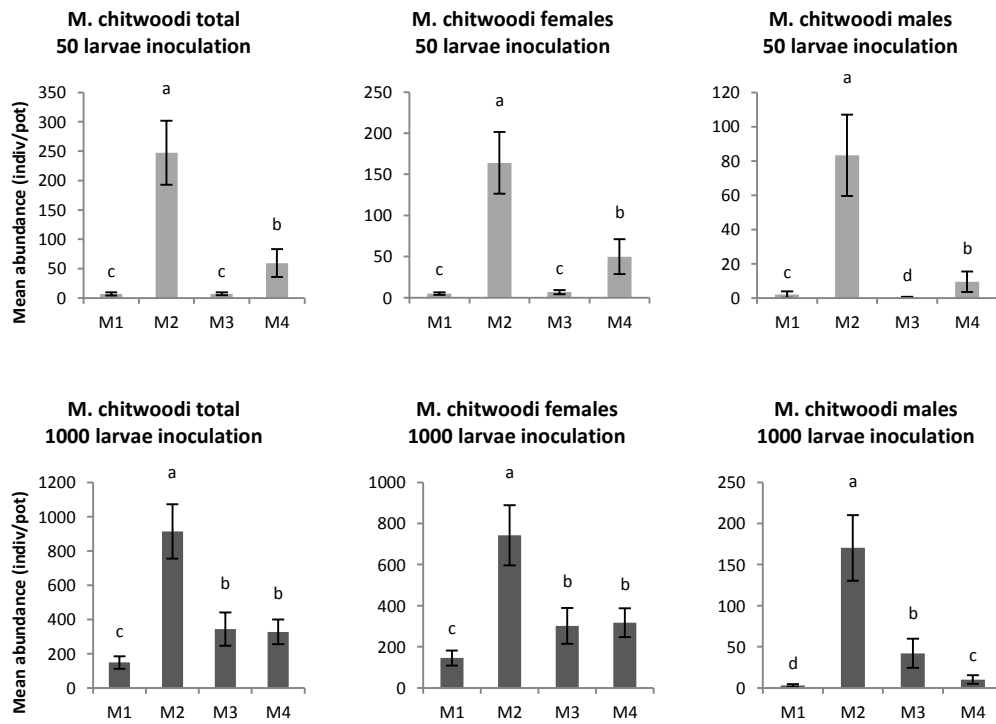


Fig. 22: Mean final abundance (number of individuals per pot) of *M. chitwoodi* total adults, only females or only males, among the different modalities. Light grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 50 J2 and dark grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 1000 J2. Error bars indicate standard error. Different letters indicate significant differences between modalities according to multiple comparison tests using the estimated marginal means method. Scale varies between graphs.

M. chitwoodi females and males followed similar abundance patterns, although males were always less abundant than females (Fig. 22). They showed their highest abundance in M2 (164.00 ± 37.49 and 742.80 ± 86.93 females per pot, in 50 larvae inoculation treatment respectively, and 83.28 ± 23.79 and 170.35 ± 17.58 males per pot, in 50 larvae inoculation treatment and in 1000 larvae inoculation treatment respectively) (Fig. 22). Only four pots out of the 10 for M1 and 1 pot for M3 inoculated with 50 larvae where free of *M. chitwoodi* adults and among them, three were also free of *M. chitwoodi* larvae whereas very few larvae were observed in the two other pots (data not show). Other pots inoculated with 50 *M. chitwoodi* larvae presented 12 ± 3.12 , 247 ± 54.44 , 8 ± 2.72 and 59 ± 23.64 for M1, M2, M3 and M4 respectively at the end of the experiment.

In order to understand the variations of abundance observed, we also compared the growth rate of each taxon among the communities using Gaussian models. Results about *M. chitwoodi* are given in Fig. 23. *M. chitwoodi* multiplication was significantly more important in control (11.19 ± 1.48) than in the other modalities for pots inoculated with 50 larvae but did not vary from multiplication in M2 for pots inoculated with 1000 larvae (Fig. S33). In M1, M3 and M4, *M. chitwoodi* populations showed a decrease (Fig. 23 (a)). Significant difference between inoculation treatments among each modality appeared only for M3 (3.95 ± 1.05 for pots inoculated with 50 larvae compare to -0.09 ± 0.09) but not for the other modalities (Fig. 23 (b)).

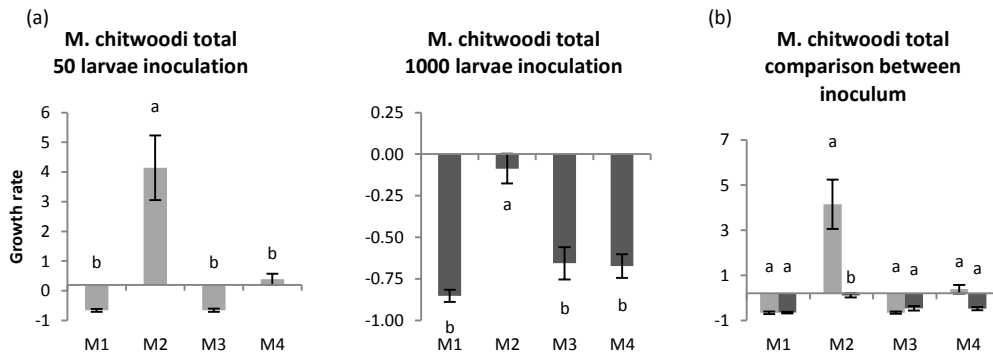


Fig. 23: (a) Growth rate of *M. chitwoodi* among the different modalities. (b) Comparison of *M. chitwoodi* growth rate between the inoculation treatments among each modality. Light grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 50 J2 and dark grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 1000 J2. Error bars indicate standard error. Different letters indicate significant differences between modalities (a) or between inoculation treatments among the modalities (b) according to multiple comparison tests using the estimated marginal means method. Scale varies between graphs.

1.3.3. Effect of *M. chitwoodi* densities on other PPN

Comparisons between final abundance of PPN in the two inoculation treatments among the modalities are presented in Fig. 24. Significantly higher abundance in 50 larvae inoculation treatment than in 1000 larvae inoculation treatment is observed in M1, M3 and M4 for *Pratylenchus*, in M2 and M4 for *Helicotylenchus*, in M1, M2 and M3 for *Paratylenchus*, in M2 and M4 for Telotylenchidae and in M1 and M2 for *Criconemoides*. On the contrary, significantly higher abundance in 1000 larvae

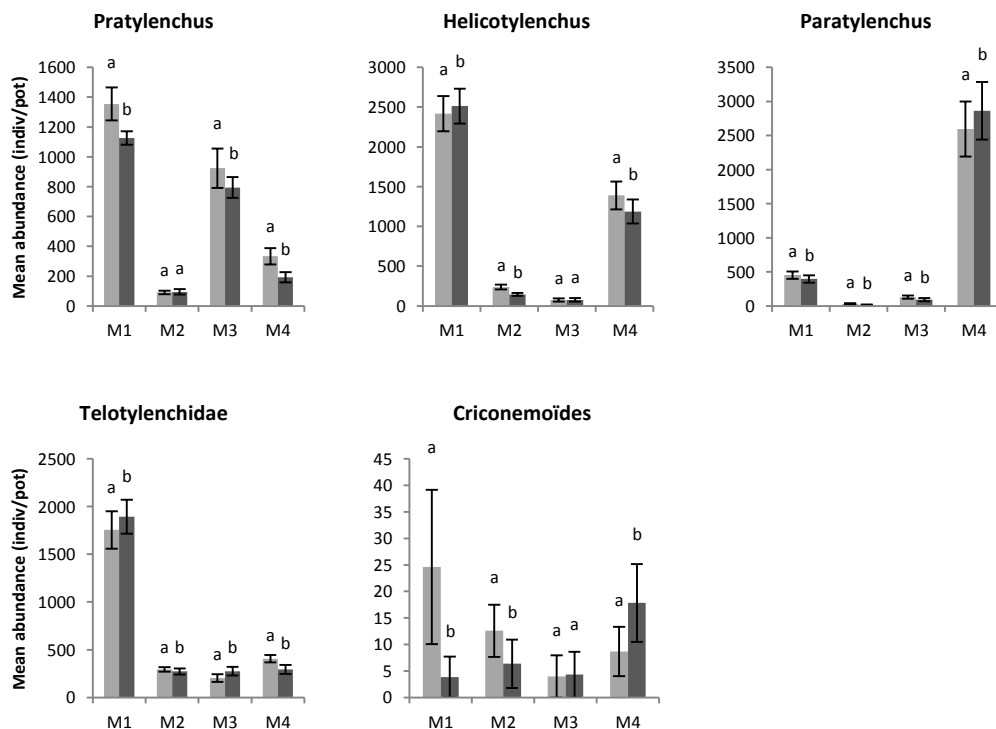


Fig. 24: Comparison of mean final abundance (number of individuals per pot) of each taxon between the inoculation treatments among the modalities. Light grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 50 J2 and dark grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 1000 J2. Error bars indicate standard error. Different letters indicate significant differences between inoculation treatments among the modalities according to multiple comparison tests using the estimated marginal means method. Scale varies between graphs.

inoculation treatment than in 50 larvae inoculation treatment is observed in M1 for *Helicotylenchus*, in M4 for *Paratylenchus*, in M1 and M3 for Telotylenchidae and in M4 for *Criconemoides*.

For each PPN taxon, growth rate was compared between modalities in pots inoculated with 50 *M. chitwoodi* larvae and in pots inoculated with 1000 *M. chitwoodi* larvae separately (Fig. 25 (a)) and between inoculation treatments within each modality (Fig. 25 (b)). It appears that for *Paratylenchus* and *Criconemoides*, all populations decrease (*i.e.* negative growth rate) and no significant difference was observed between inoculation treatments (Fig. 25). If significant differences appeared between inoculation treatments, there was always a more important multiplication in 50 larvae inoculation treatment than in 1000 larvae inoculation treatment for the other PPN taxa (visible in M4 for *Paratylenchus* and in M2 for *Helicotylenchus* (Fig. 25 (b))). However, there was globally no significant difference for growth rate between inoculation treatments.

1.3.4. Proportion of *M. chitwoodi* males

To further investigate the observations about *M. chitwoodi* abundance, we studied the proportions of males among communities and inoculation treatments using Gaussian models (Figure 26). Interestingly, males were more abundant in M2 compared to the other modalities regardless the inoculation treatment (Figure 26(a)). Furthermore, in M2, the percentage of males was higher in the 50 larvae inoculation treatment than in the 1000 larvae inoculation treatment ($35.82\% \pm 5.28\%$ vs. $19.70\% \pm 3.82\%$, respectively) (Figure 26 (b)).

1.4. Discussion

This study highlighted for the first time the impact of natural PPN communities on *M. chitwoodi*. Despite only adults were counted, it was interesting to know the abundance of larvae that have reached the adult stage and thus possibly multiplied, to study the establishment of populations. Furthermore, since at least two generations of *M. chitwoodi* occurred, it was not possible to distinguish the larvae from the first generation (inoculated larvae) which would not have further developed into adults from the larvae of the second or even third generations. Considering this, final abundance and growth rate based on adults bring a relevant information about the impact of PPN communities on *M. chitwoodi* establishment but as larvae - and thus possible future adults - are present in the modalities, information may have been slightly underestimated.

We created different community types from a single community to limit variation in factors other than PPN community composition. Although abiotic factors were fully controlled during our experiment, we cannot exclude the possibility that biotic factors other than PPNs (such as microorganisms or non-phytoparasitic nematodes) are also involved and contribute to the observed decrease (Akhtar & Malik, 2000). Furthermore, the experiment was conducted over a 4-month period; we do not know if the observed decrease in *M. chitwoodi* would continue over a longer period and successive cropping or if *M. chitwoodi* would ultimately adapt to this environment. A longer experiment may provide more information and should be now considered to confirm our results.

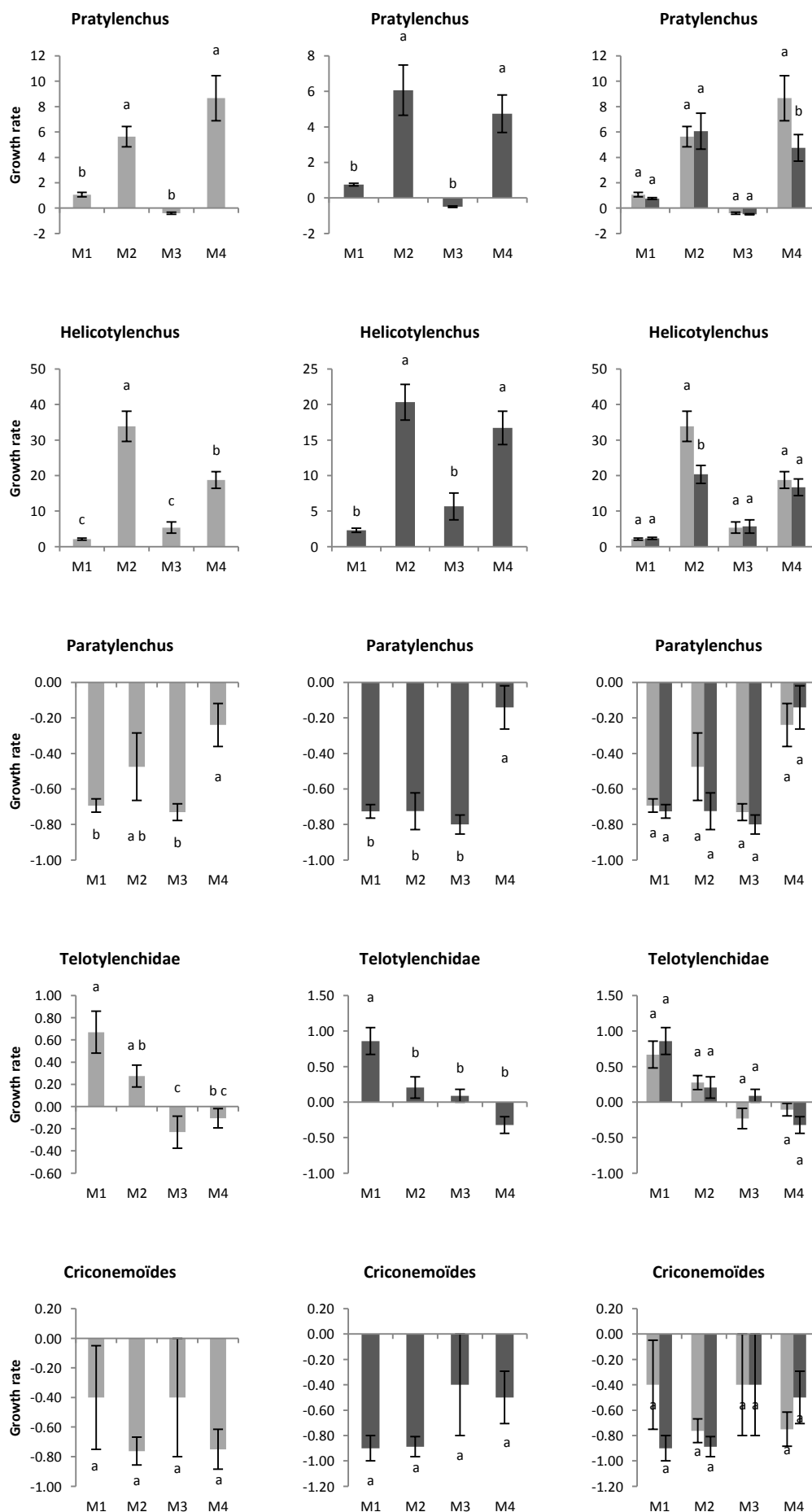


Fig. 25: (a) Growth rate of PPN taxa among the different modalities. (b) Growth rate comparison of each PPN taxon between the inoculation treatments among each modality. Light grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 50 J2 and dark grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 1000 J2. Error bars indicate standard error. Different letters indicate significant differences between modalities (a) or between inoculation treatments among the modalities (b) according to multiple comparison tests using the estimated marginal means method. Scale varies between graphs.

1.4.1. Limitation of *M. chitwoodi* establishment

The abundance of *M. chitwoodi* greatly decreases during a potato cycle in three modalities (M1, M3 and M4) which corresponded to a high overall abundance of indigenous PPNs, irrespective of their feeding habit (endoparasite vs. ectoparasite). Similar results were found for *Meloidogyne maritima* whose development is reduced by *Pratylenchus penetrans* and *Heterodera arenaria* in a PPN community on dune grass (Brinkman *et al.*, 2005). Furthermore, dune grass biomass is lower when *M. maritima* is added alone to the plant than when all three species are present. The two latter PPN species may “protect” their host plant by delaying the development of *M. maritima*, which then occurs later in the growing season when infection by *M. maritima* has less impact on the plant (Brinkman *et al.*, 2005). However, delayed development was not involved in our study because the fresh weight of roots and tubers did not significantly vary between C1 (potato alone), C2 (*M. chitwoodi* alone) and C3 (average PPN community) (data not shown). Instead, our results appear to indicate interspecific competition between the native PPN communities and the introduced species for access to roots, with the PPNs already present in soil colonising the roots first and preventing *M. chitwoodi* from penetrating them. However, if the PPNs abundance is low, the invasive species seems to have enough room to penetrate and multiply among roots and tubers.

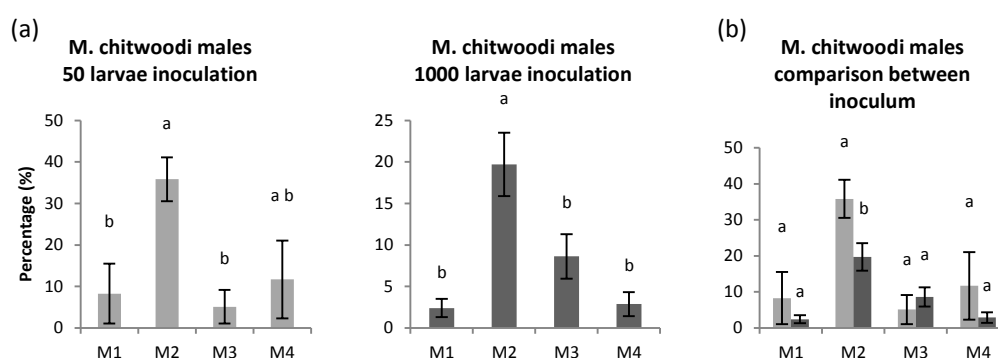


Fig. 26: (a) Percentage of *M. chitwoodi* males for each modality. (b) Comparison of *M. chitwoodi* males percentage between the inoculation treatments among each modality. Light grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 50 J2 and dark grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 1000 J2. Error bars indicate standard error. Different letters indicate significant differences between modalities (a) or between inoculation treatments among the modalities (b) according to multiple comparison tests using the estimated marginal means method. Scale varies between graphs.

Overall abundance of PPN in M3 was however lowest than in M1 and M4 (in pots inoculated with 50 *M. chitwoodi* larvae for instance, M3 total PPN abundance was 267 ± 55 whereas M1 and M4 total abundance were respectively 1201 ± 138 and 946 ± 160). In this modality in particular, relative abundance of *Pratylenchus* was higher than in the other, and could highlight an impact of this taxon on *M. chitwoodi* as it has been observed in Umesh *et al.* (1994).

Observed *M. chitwoodi* growth rate variations between the modalities appear to confirm the abundance results. We observed around a five-fold increase in *M. chitwoodi* in M2 pots inoculated with 50 larvae compared with the other modalities for which the population have decreased, even until elimination of *M. chitwoodi* populations in few pots. This confirms the existence of interspecific competition that seems to depend either on overall PPN abundance (M1 and M4) or relative abundance of *Pratylenchus*, an endoparasitic nematode (M3).

1.4.2. Inverse effect of *M. chitwoodi* invasion on established PPN communities

To simulate a biological invasion, *M. chitwoodi* inoculations were performed 10 days after planting potato tubers to allow other PPNs to colonise the roots first. Despite the observed decrease of the quarantine species, an inverse effect was also noticed on the other PPN taxa. Abundance of *Pratylenchus* for example was lower in M1, M3 and M4 in the 1000 larvae inoculation treatment than in the 50 larvae inoculation treatment despite the delayed *M. chitwoodi* inoculation. Similar results were observed for all the PPN taxa. This type of inverse effect has already been observed in previous studies (Sikora *et al.*, 1972; Villenave & Cadet, 1998; Melakeberhan & Dey, 2003), suggesting reciprocal interspecific competition between the indigenous PPNs and the invasive species. Furthermore, growth rates of these taxa were either no significantly different or lower in the 1000 larvae inoculation treatment than in the 50 larvae inoculation treatment. However, it should be noticed that *Paratylenchus* and *Criconeoïdes* populations have decrease in every modalities, likely due to poor host (*i.e.* potato) suitability (Nickle, 1991; Bridge & Starr, 2007) rather than to a direct effect of *M. chitwoodi* on these taxa. Accordingly, in the preliminary experiment, *Paratylenchus* multiplied extremely well on sugar beet.

Our results therefore support previous findings showing effects of endoparasitic nematodes on the development of ectoparasitic nematodes (such as *Helicotylenchus* or Telotylenchidae) (Brinkman *et al.*, 2004), as well as on other endoparasitic nematodes such as *Pratylenchus* (Lasserre *et al.*, 1994; Melakeberhan & Dey, 2003; Brinkman *et al.*, 2008). We hypothesise that the observed inverse effect is mainly due to interspecific competition for access to roots and/or food, because previous results on *Pratylenchus* and *M. chitwoodi* have failed to show any indirect competition effect by stimulating root defences (Umesh *et al.*, 1994; Brinkman *et al.*, 2008).

The decrease in the growth rate for the indigenous taxa appeared to be due to *M. chitwoodi* density because at least one of the community types showed significant differences between the inoculations in the indigenous taxa. However, we also sometime observed that the growth rates for PPN taxa were higher in M2 - lowest overall PPN abundance - suggesting that PPN communities may regulate *M. chitwoodi* expansion and also partially regulate themselves through interspecific competition.

1.4.3. Proportion of *M. chitwoodi* males

Interestingly, we observed unexpected variation in the male proportions among the community types and inoculations. In the agriculturally important root-knot nematode species, reproduction is generally parthenogenetic (Trudgill, 1997; Castagnone-Sereno, 2006; Denver *et al.*, 2011). In some of these species, such as *M. chitwoodi*, parthenogenesis is facultative. Hence, males, nevertheless rare in populations, can be produced and can participate in reproduction (Castagnone-Sereno, 2006). Although the sexual determinism of these facultative parthenogenetic species is not fully understood, it nonetheless appears to be an epigenetic phenomenon mainly linked to environmental conditions (Castagnone-Sereno, 2006). Juvenile transformation is not pre-determined and males are produced when the environment is not suitable for female production, for example due to poor host quality, small size of the giant cells or strong competition (Triantaphyllou, 1973; Trudgill, 1997). Juvenile differentiation thus depends on the amount of food consumed (Trudgill, 1972). In our case,

we observed that the proportion of males was higher in M2 than in the abundant PPN community types and among this modality, higher in the 50 larvae inoculation treatment than in the 1000 larvae inoculation treatment. This seems in contradiction to our results highlighting that *M. chitwoodi* multiplied in M2 where the overall PPNs abundance was low, suggesting good environmental conditions. In cyst nematodes, which are also sedentary endoparasites like root-knot nematodes, the production of males is attributed to heavy root infestation and thus high intra-host density (Mugnéry and Phillips, 2007). Keeping in mind that two to even three generations of *M. chitwoodi* took place during the time of our experiment, we assume that intraspecific competition occurred in the roots heavily infested with *M. chitwoodi* in M2 by the end of our experiment after an important multiplication. In this case, interspecific competition was weak and many *M. chitwoodi* juveniles had penetrated the roots to initiate feeding sites. It is therefore probable that those larvae became females and in turn produced many juveniles, explaining the high population growth rate. However, the second or third generation may have represented a threshold for the host plant which then produced inferior quality feeding sites due to heavy intraspecific competition, inducing the production of males. Here again, these results need further investigation over multiple generations to be confirmed.

1.5. Conclusion

This original experimental design allowed us to test the impact of different indigenous PPN communities on the development and establishment success of *M. chitwoodi*. Clearly, soils showing a poor PPN community in terms of abundance present a higher risk of successful establishment of *M. chitwoodi*. It will be therefore interesting to consider this parameter in risk assessments and monitoring plans in regard to this quarantine species. This type of data requires preliminary knowledge on the local PPN communities or improved knowledge on the links between the cultural practices and their impact on PPN community abundance. In France, for example, PPN communities have been recently described in fields from an oilseed rape production area (Garcia et al., in press). Those results need to be confirmed with other *M. chitwoodi* populations and other host plants in order to generalize and propose a relevant risk assessment tool. Furthermore, studying the impact of cultural practices on PPN communities in various agrosystems may help identify the PPN communities that would have the most impact on *M. chitwoodi* without the need for PPN analyses. The decrease in *M. chitwoodi* abundance in some community types appeared to be linked to the overall abundance of indigenous PPNs or the relative abundance of other endoparasitic nematodes. This opens new areas in nematology research for the management of nematode diversity in soils as a means to regulate other soil-borne invasive microfaunal species.

1.6. Acknowledgments

We wish to thank all the colleagues who helped design and set up the experiment, carry out extractions, count PPNs and for their fruitful discussions on the results: Valentin Boulenger, Sylvain Fournet. This study is part of a PhD project, funded by the Brittany Regional Council and the French Agency for Food, Environmental and Occupational Health & Safety (ANSES).

Notes

Chapitre IV. Discussion générale

1. Synthèse et discussion

Le retrait progressif des produits phytopharmaceutiques, l'intensification des échanges commerciaux, les réglementations en constante évolution ou encore la préservation de notre environnement constituent autant d'enjeux et de défis que les acteurs de la production agricole se doivent de relever tout en maintenant des rendements compétitifs et à des niveaux de qualité sanitaire exemplaires. Ces préoccupations devraient faire l'objet d'une prise de conscience concertée de l'ensemble des acteurs du monde agricole, des producteurs, chercheurs, instituts, enseignants, services de l'état, jusqu'au consommateur. Dans ce contexte, il est nécessaire de réfléchir à des solutions alternatives plus intégratives, notamment en termes de gestion des bioagresseurs. A ce titre, la compréhension de la dynamique d'implantation et de développement de ces bioagresseurs dans les cultures apparaît comme une des étapes clés pour contribuer à l'anticipation d'éventuelles introductions. Des solutions viendront aussi pour partie de l'acquisition massive de connaissances sur la biologie des organismes inféodés aux cultures, en constante interactions inter et intraspécifiques. L'étude des relations entre les cultures et les bioagresseurs, mais aussi celles qu'ils entretiennent avec les auxiliaires, apporteront également des éléments pertinents dans l'élaboration de solutions qui associeront nécessairement une combinaison de l'ensemble des méthodes de prévention et de lutte disponibles. A cette dimension, l'intégration de l'étude des conséquences potentielles de la qualité sanitaire des récoltes sur l'homme, l'animal et les services écosystémiques complexifie davantage la problématique.

Ce travail de thèse, à son échelle, s'inscrit pleinement dans cette « petite révolution verte » que nous vivons actuellement. Par l'apport de l'écologie des communautés, il s'est notamment attaché à étudier les capacités de résistance de communautés de nématodes couramment retrouvées dans certains agrosystèmes français, et n'occasionnant pas de dégâts sur les cultures, face à l'introduction d'un nématode de quarantaine, particulièrement polyphage et très fortement réglementé au niveau français et européen. L'état de l'art montre que la thématique de la thèse apparaît comme finalement peu travaillée au niveau français et n'est pas spécifiquement développée sur les systèmes agricoles. Ces travaux, sans répondre bien évidemment aux nombreux questionnements scientifiques qu'ils suscitent, constituent une première description originale et indispensable de la vie en communauté des nématodes présents dans certains systèmes agricoles et de la capacité de ces communautés à restreindre l'implantation d'une nouvelle espèce dangereuse. Le fonctionnement complexe de ces communautés nécessite aujourd'hui l'association de différents champs disciplinaires à même d'appréhender correctement ces questions d'une complexité encore peu soupçonnée. Cette approche tant systémique qu'empirique pourrait d'ailleurs être étendue à d'autres systèmes agricoles et d'autres bioagresseurs associés, tout au moins telluriques, pour avancer dans le vaste domaine de la santé des plantes.

Les résultats des campagnes d'échantillonnages, conduites au cours de la thèse, ont permis d'obtenir une image des NPP présents dans plusieurs agrosystèmes français. Les enquêtes, complétées par les exploitants à l'origine de la gestion des parcelles prélevées, nous ont permis de recueillir un grand nombre d'informations sur les historiques des pratiques culturales depuis 2010 pour l'ensemble des parcelles suivies. Sur les 72 parcelles de la zone atelier de Fénay, ces historiques ont été recueillis par l'INRA de Dijon qui travaille conjointement avec les exploitants de la zone depuis de nombreuses années et actualise annuellement suite à des entretiens avec chaque exploitant une base de données intégrant notamment les variables considérées dans cette étude (labour, travaux superficiels du sol, utilisation d'herbicides, de pesticides, rotations culturales). Cette base est aussi alimentée par l'INRA qui a procédé à des analyses de sol sur cette zone d'étude, dont les données portent sur le pH, la texture du sol, la quantité de carbone et d'azote ou encore la quantité de matière organique. Les mesures de ces variables, bien qu'initialement destinées à des études autres que nématologiques, correspondent à celles fréquemment analysées dans la littérature portant sur les nématodes du sol (Villenave et al., 2013 ; Palomares-Rius et al., 2015). L'analyse des variations d'abondance de chaque taxon au sein des communautés de NPP de cette zone atelier, en regard des variables environnementales et anthropiques, a mis en évidence l'impact du labour et des produits phytosanitaires dans ce paysage agricole. S'il n'a pas été possible de généraliser l'effet de ces variables anthropiques à tous les taxa, nous avons tout de même observé, avec ces données, un effet négatif du labour sur 2 genres et positif sur un troisième, ainsi qu'un effet positif (à court terme) des herbicides sur 1 genre et des autres pesticides (à court et moyen terme) sur 2 autres genres. Dans les autres régions de France, pour homogénéiser ce jeu de données, les enquêtes ont été constituées sous la forme d'un questionnaire papier et sur la base des informations recueillies auprès des exploitants dijonnais. Lors de ce changement d'échelle spatiale, les variables culturales, à l'exception des herbicides, ne sont cette fois pas apparues dans les analyses comme les plus explicatives des différences entre les communautés. Cette absence peut s'expliquer par l'impact modéré à l'échelle du territoire de ces variables culturales mais il faut garder à l'esprit les conditions de recueil des informations (enquête papier, historique parfois approximatif, oublis, non-dits, ...) qui peuvent avoir aussi influencé le résultat final sur ces variables comparées aux variables environnementales. Les conditions pédologiques et climatiques (le fer, les métaux lourds, les précipitations et la température) sont les variables ayant le plus d'impact sur la structure globale des communautés de NPP à l'issue de nos analyses. Plusieurs autres variables du sol (pH, ratio C/N, texture) semblent aussi expliquer les variations d'abondance des taxa recensés. Les herbicides, déjà apparus lors des premières campagnes d'échantillonnages dans la zone atelier de Fénay, sont ici les seuls témoins des activités culturales qui ressortent, présentant un effet toujours négatif à long terme, sur plusieurs taxa. Malheureusement, comme évoqué préalablement, la littérature manque encore d'informations concernant l'impact de ces produits sur les communautés de NPP. De plus, si l'on peut envisager que la suppression des adventices par ces produits limite la disponibilité de plantes hôtes pour les NPP, nous n'avons pas pu recueillir d'informations sur la flore d'adventices des parcelles échantillonnées pour le vérifier. Cela nécessiterait donc plus d'investigation, en accompagnant les relevés nématologiques de relevés floristiques lors de futures prospections.

Nos prélèvements nous ont permis de constater une grande homogénéité de la richesse taxonomique des communautés de NPP observées dans les parcelles échantillonnées. Les taxa identifiés dans les parcelles de la zone atelier de Fénay ont pour la plupart été retrouvés dans toutes les autres régions de France prospectées. Cet inventaire taxonomique n'est d'ailleurs pas éloigné de

ce qui peut être reporté dans la littérature (Freckman and Ettema, 1993 ; Zheng et al., 2012 ; Zhang et al., 2015 ; Quist et al., 2016 ; Karuri et al., 2017). On peut donc supposer que les agrosystèmes choisis n'étaient pas suffisamment distincts pour identifier plus de taxa. Cependant, les variations dans la structure de ces communautés étaient suffisamment significatives pour pouvoir les comparer et mettre en évidence l'impact de plusieurs variables. On a pu ainsi constater qu'à l'échelle locale, les variables structurantes des communautés de NPP intégraient certaines pratiques culturelles alors que ce sont principalement les variables environnementales qui contribuent dès lors que l'on considère l'échelle spatiale supérieure. Le niveau de l'échelle spatiale peut alors, en partie, expliquer que nos données n'aient pas permis d'observer un effet des rotations culturales qui est pourtant connu (Johnson et al., 1975 ; Rahman et al., 2007 ; Eberlein et al., 2016 ; Zhong et al., 2016 ; Leslie et al., 2017). En effet, il est possible qu'à une échelle très locale, comme c'est le cas de beaucoup d'études, les variables environnementales n'aient pas d'effet significatif car homogènes sur toute la surface étudiée. De même, les rotations culturales sont probablement suffisamment contrastées dans ces études, ce qui ne semble pas être notre cas ici, pour en observer l'effet sur les NPP. A l'inverse il a été montré, qu'à l'échelle de la planète, les variables pédologiques et climatiques permettaient le mieux d'expliquer les variations de communautés de NPP observées sur le globe (Nielsen et al., 2014). La pré-expérimentation mise en place dans le cadre de l'étude présentée dans le troisième article de cette thèse a d'ailleurs permis d'observer cet effet de la culture à une échelle très locale (*i.e.* le bac de sol utilisé) avec des analyses en fin de culture. En effet, pour toutes autres variables similaires par ailleurs (sol, température, luminosité, humidité ...), des variations importantes des niveaux d'abondances des différents taxa de NPP entre les différentes plantes hôtes utilisées ont été mesurées. Outre la dimension spatiale déjà évoquée, il est fort probable qu'une dimension temporelle (*i.e.* le temps entre l'échantillonnage et la fin de la culture) soit aussi à considérer. En effet, nos échantillonnages au champs ayant été conduits à des temps variables après la récolte il est probable que l'effet des autres pratiques ou des variables environnementales ait contribué à « effacer » ou « niveler » l'effet de la culture sur les communautés de NPP.

Suite à ces inventaires de NPP dans des parcelles agricoles de France et à l'étude de différentes variables sur les communautés inventoriées, nous nous sommes focalisés sur les interactions qui pouvaient se mettre en place lors de l'introduction d'une nouvelle espèce de NPP, en l'occurrence *M. chitwoodi*. Il est en effet possible que cette nouvelle espèce rentre en compétition avec des NPP locaux qui partagent des niches écologiques communes. Ces derniers pourraient donc potentiellement jouer un rôle dans la dynamique de l'implantation de *M. chitwoodi*. Caractériser les communautés les moins résilientes (les moins à même d'empêcher l'implantation de ce nématode) pourrait aider à définir les agrosystèmes les plus à risque vis-à-vis de cette espèce. Pour limiter autant que possible les biais expérimentaux, nous avons structuré une communauté initiale de NPP issue d'un champ avec différentes plantes hôtes pour obtenir plusieurs types de communautés à tester. L'impact de *M. chitwoodi* sur les communautés de NPP est apparu densité dépendant, puisque l'abondance finale ainsi que le taux de croissance des différents taxa étaient plus faibles dans les pots inoculés à 1000 larves. Nous avons également constaté, comme envisagé, que le développement de *M. chitwoodi* était limité dans certaines communautés de NPP. Contre toute attente, ce développement restreint ne semble pas dépendre du mode de parasitisme des nématodes présents dans les communautés. Par ailleurs, des relations de compétition entre *Meloidogyne* spp. et des nématodes endoparasites et/ou ectoparasites ont déjà pu être observées (Sikora et al., 1972 ; Umesh et al., 1994 ; Diez et al., 2003 ; Melakeberhan and Dey, 2003 ; Brinkman

et al., 2005). En effet, les plus faibles abondances finales et le taux de multiplication pour *M. chitwoodi* ont été observés au plus bas dans les pots contenant les plus fortes abondances globales de NPP (de l'ordre de 230 individus pour 100g de sol) indépendamment des modes de parasitisme. Ces abondances sont d'ailleurs tout à fait réalistes par rapport à nos observations de terrain puisque 11 des 37 parcelles échantillonnées sur des cultures sensibles présentaient une abondance globale (tous taxa de NPP confondu) égale ou supérieure à 230 individus pour 100g de sol. A l'inverse, seule 2 parcelles sur 37 présentaient une abondance globale inférieure à 20 individus pour 100g de sol, abondance moyenne ayant permis les plus forts développements de *M. chitwoodi* lors de l'expérimentation en serre confinée. La cinquième modalité, présentée en introduction du chapitre 3 et mettant en relation *M. chitwoodi* et *Globodera pallida*, semble également aller dans ce sens (Fig. 21). Toutefois, l'absence de compétition dans cette modalité peut également s'expliquer par des biais biologiques. Par exemple, les temps de génération de ces deux espèces sont bien différents puisque *G. pallida* ne fait qu'une génération par saison de culture (Chauvin et al., 2008 ; Fournet et al., 2013 ; Ebrahimi et al., 2014) quand les *Meloidogyne* effectuent un cycle complet en deux à trois semaines (Karssen, 2002 ; Bridge and Starr, 2007). Il est donc possible que les effets d'une compétition ne soient plus visibles après les 4 mois qu'a duré notre expérimentation. De plus, étant donné que l'on observe dans les autres modalités une compétition dépendante de l'abondance globale de NPP, il est possible que dans cette cinquième modalité, l'abondance globale soit trop faible pour engendrer une compétition entre les deux espèces. Pour pouvoir conclure sur les résultats de cette modalité, il serait intéressant de la reproduire sur le pas de temps de seulement une génération et de faire varier l'abondance initiale de cette espèce. Quoi qu'il en soit, ces résultats démontrent aussi le pouvoir invasif important des *M. chitwoodi* même quand celui-ci est en compétition avec un nématode spécialisé sur la pomme de terre.

Pour aller plus loin, l'étude de la proportion de mâles a permis de mettre en évidence l'existence d'une compétition intraspécifique au sein d'une plante entre les individus de *M. chitwoodi*. En effet, on a vu que chez cette espèce à parthénogénèse méiotique facultative, les rares mâles ne sont produits que lorsque les conditions environnementales (se traduisant par une qualité nutritive de la plante hôte et donc du site nourricier faible) étaient défavorables à la production de femelles (Trudgill, 1972 ; Triantaphyllou, 1973). Lors de cette expérimentation, nous avons constaté de plus fortes proportions de mâles dans les modalités et dans les traitements au sein de ces modalités où le taux de multiplication de *M. chitwoodi* était le plus élevé. Cela laisse donc supposer qu'en l'absence de compétition interspécifique, la croissance rapide des populations de *M. chitwoodi*, entraîne une compétition intraspécifique. Chez *Globodera* il a été montré que la proportion de mâles augmentait également en cas d'infestation massive et simultanée (Mugnéry and Phillips, 2007). Il est possible que l'on observe ici un mécanisme biologique similaire. Les mâles correspondent à un stade mobile et ressortent des racines (Bridge and Starr, 2007). Il est donc possible que la production de mâles soit un mécanisme visant à diminuer la compétition intraspécifique à l'intérieur des racines.

Il convient cependant de noter ici que, bien que nous ayons cherché à minimiser la variation des paramètres autres que la composition des communautés de NPP, l'effet observé de ces communautés sur la diminution d'abondance de *M. chitwoodi* pourrait également être en partie dû aux communautés microbiennes. En effet, si nous avons bien initialement utilisé un seul sol agricole, et donc intégré de fait une seule communauté microbienne initiale, il est probable que celle-ci ait

évolué (de manière différentielle ou non), au même titre que les communautés de NPP durant la pré-expérimentation. Un effet des cultures sur les communautés de microorganismes du sol a été reporté dans plusieurs travaux (Eom et al., 2000 ; Haichar et al., 2008 ; Ngosong et al., 2010). Pour vérifier ici un effet propre à ces communautés, il serait pertinent de reproduire et compléter une expérimentation similaire, par l'analyse des communautés des autres microorganismes, et/ou en manipulant artificiellement la diversité en microbiote d'un sol (Lachaise et al., 2017).

Parmi ces autres microorganismes, on retrouve par exemple les nématodes non phytoparasites évoqués en introduction. En effet, bien que ces nématodes aient été dénombrés, lors des échantillonnages et lors de l'expérimentation en serre, il n'a pas été possible de les identifier et de les étudier. Or Les nématodes prédateurs, notamment, peuvent aussi jouer un rôle dans la régulation des NPP (Khan and Kim, 2007) et donc potentiellement sur *M. chitwoodi*. Au sein de ces prédateurs, on retrouve quatre groupes taxonomiques principaux : Mononchida, Dorylaimida, Diplogasterida et Aphelenchida. Cependant, tous ne semblent pas avoir la même importance en terme de régulation des NPP. L'ordre des Mononchida par exemple, comprend des espèces très polyphages, se nourrissant aussi bien de NPP que d'autres nématodes, voire même d'autres nématodes prédateurs de la même espèce ou d'autres microorganismes du sol comme les rotifères (Bilgumi et al., 1986). De plus, ces organismes sont particulièrement sensibles aux perturbations environnementales (Khan and Kim, 2007). Plus généralement, les nématodes prédateurs sont souvent retrouvés dans des environnements stables, peu sujets aux perturbations (Bongers, 1990 ; Freckman and Ettema, 1993) et donc peu fréquents dans les agrosystèmes. Cependant, l'ordre des Diplogasterida semble moins sensible et également plus fréquemment retrouvé dans les parcelles (Khan and Kim, 2007). Chez l'espèce *Mononchoides gaugleri* par exemple, il a été mis en évidence un nombre important de proies potentielles parmi les NPP et une sélectivité parmi ces proies lors d'expérimentations en condition de choix (Bilgrami et al., 2005). Ainsi, on constate que les nématodes prédateurs, quel que soit l'ordre, peuvent être des régulateurs d'abondance de populations de NPP (Small, 1979 ; Chitambar and Noffsinger, 1989 ; Bilgrami, 1992 ; Khan and Kim, 2007) et il peut être intéressant de les prendre en compte dans des méthodes intégrées de limitation d'implantation de *M. chitwoodi*. De même, les autres nématodes peuvent indirectement impacter les NPP. Les bactérivores et fongivores peuvent, par exemple, améliorer le développement des plantes, source de nourriture des NPP, en consommant leurs pathogènes ou en participant à l'amélioration du cycle des nutriments (Ingham et al., 1985). Ces nématodes peuvent également favoriser les NPP en consommant des bactéries et champignons parasites de nématodes.

En dehors des nématodes, le compartiment du sol renferme une diversité gigantesque d'autres microorganismes qui, pour certains, peuvent participer à la gestion de l'implantation et du développement de *M. chitwoodi*, au même titre que d'autres NPP dommageables dans les agrosystèmes. Les champignons arbusculaires mycorhiziens (ou Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) en anglais) sont des organismes symbiotiques des racines des plantes qui permettent, entre autre, une meilleure assimilation des nutriments par la plante en échange de produits de la photosynthèse (Smith et al., 2010). Ces organismes forment ces relations symbiotiques avec près de 80% des plantes vasculaires, dans tous les écosystèmes. C'est pourquoi d'autres fonctions, notamment la protection face aux parasites tels que les NPP, leurs sont prêtées et étudiées (Fig. 27) (résumés par Schouteden et al. (2015)). Entre autres, ces champignons permettent aux plantes de compenser les dégâts des NPP par une meilleure assimilation des nutriments. Ils sont aussi en compétition directe avec les NPP au sein même des cellules racinaires et peuvent induire chez la plante des modifications

métaboliques afin qu'elles ne secrètent plus d'exsudats attractifs pour les NPP (Schouteden et al., 2015). Parmi les microorganismes du sol, on retrouve également des parasites des nématodes, notamment des bactéries (Siddiqui and Mahmood, 1999), ou des champignons (Siddiqui and Mahmood, 1996), qu'ils s'agissent de parasites d'œufs, de stades juvéniles, d'adultes, ou de producteurs de substances toxiques pour les NPP. Les champignons peuvent aussi piéger les nématodes (Li et al., 2015). En effet, il existe des champignons capables de produire des structures généralement adhésives qui capturent les nématodes vivants et les immobilisent pour s'en nourrir (Dijksterhuis et al., 1994). Certains champignons produisent le long de leurs hyphes des globules (par exemple *Dactylaria candida*) ou de courtes branches (par exemple *Monacrosporium cionopagum*) adhésives qui s'attachent à la cuticule du nématode qui les touche. Ce dernier est alors immobilisé et les structures adhésives pénètrent la cuticule pour développer à l'intérieur du nématode des hyphes

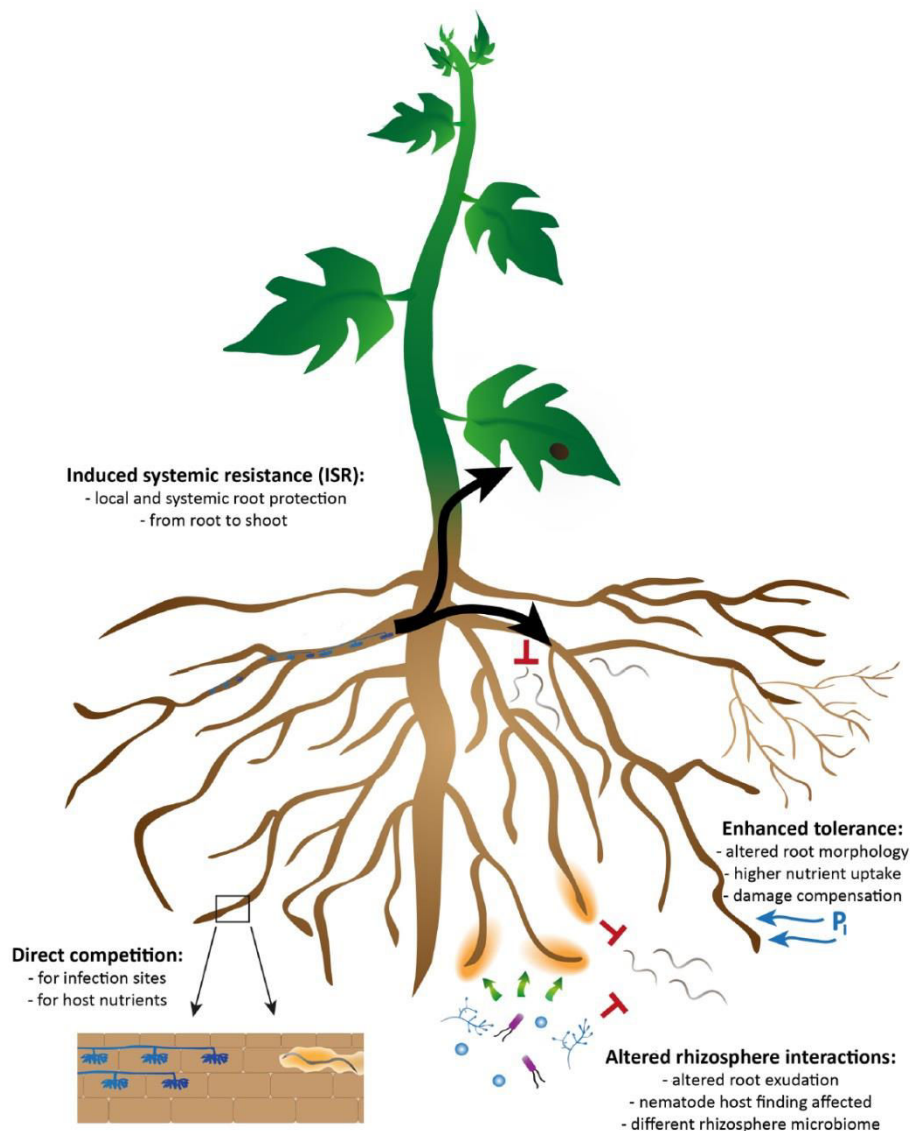


Fig. 27 : Synthèse des mécanismes de défense des plantes induits par les champignons arbusculaires mycorrhiziens symbiotiques des racines contre les NPP dans Schouteden et al. (2015). Ces mécanismes peuvent être directs (en bas à gauche) ou indirects. Ces derniers sont divisés en deux catégories : une amélioration de la tolérance des NPP (en haut à droite) ou des modifications métaboliques et physiologiques des racines des plantes (en bas à droite).

trophiques dont la fonction est de digérer le contenu du nématode et d'en absorber les nutriments. De nouveaux hyphes sont ensuite produits depuis le corps du nématode mort pour étendre le réseau et capturer de nouveaux nématodes (Dijksterhuis et al., 1994). D'autres espèces comme *Arthrobotrys oligospora* produisent tout un réseau adhésif, stimulé par la présence de nématodes vivants, qui les piège encore plus efficacement (Dijksterhuis et al., 1994). D'autres champignons, comme *Dactylaria brochopuga*, produisent des anneaux non adhésifs formés de trois cellules. Lorsqu'un nématode traverse ces anneaux, ces cellules gonflent rapidement vers l'intérieur de l'anneau, immobilisant ainsi le nématode pour pouvoir percer la cuticule et produire des hyphes trophiques (Dijksterhuis et al., 1994). Si les exemples présentés ici sont bien loin d'être exhaustifs, ils permettent tout de même d'illustrer l'importance des organismes du sol, en dehors des NPP étudiés durant cette thèse, et de leurs interactions avec les NPP dans la régulation des plus dommageables comme *M. chitwoodi*. La connaissance de ces communautés de microorganismes, en plus des communautés de NPP peut permettre d'affiner la définition d'agrosystèmes à risque d'implantation de ce nématode et on constate une fois encore l'intérêt de méthodes intégratives et pluridisciplinaires pour appréhender la complexité des interactions dans les sols agricoles pour limiter le développement d'organismes nuisibles.

Les pratiques culturales apparaissent dans ces travaux comme des leviers intéressants pour modifier les communautés de NPP non dommageables, des agrosystèmes français pour prévenir d'un risque d'implantation de *M. chitwoodi*. Ces leviers ne sont pas non plus sans relation avec certaines variables environnementales. En effet, les pratiques culturales vont aussi influencer la composition physico-chimique des sols (Alloway, 2013), que l'on a pu observer comme influant sur les communautés de NPP. Dans les agrosystèmes, la provenance des métaux lourds par exemple est généralement liée à la composition de la roche mère, plus qu'aux activités anthropiques, bien que l'utilisation intensive de produits phytosanitaires durant les dernières décennies a altéré la composition physico-chimiques des sols agricoles (Komárek et al., 2010 ; Alloway, 2013). Actionner ces leviers peut permettre de favoriser les communautés de NPP, à des abondances réalistes et plusieurs fois observées naturellement dans les parcelles, dans des cultures sensibles à *M. chitwoodi*, notamment des légumes racines. Toutefois, il faut garder à l'esprit que ces mêmes pratiques peuvent également s'avérer problématiques. Les engins agricoles déplacent de la terre entre les parcelles et peuvent contribuer à la dissémination des organismes du sol. En effet, si les NPP ne possèdent pas une dispersion active très importante (Wallace, 1968), la dispersion passive via les activités anthropiques dans les parcelles a pu être mise en évidence chez les nématodes à kyste (Plantard and Porte, 2004 ; Alenda et al., 2014). Cela peut s'avérer d'autant plus problématique dans le cas de grandes exploitations et/ou de coopératives agricoles pour lesquelles les échanges non seulement de machines mais également de parcelles sont fréquents et peuvent favoriser une dispersion importante des NPP voir d'autres organismes indésirables. C'est pourquoi les communautés de NPP et les pratiques pouvant être utilisées pour les modifier sont probablement davantage à considérer comme une méthode de prévention des risques d'implantation d'une espèce invasive ou d'apparition de problèmes agronomiques que comme une méthode de gestion en tant que telle.

Les pratiques culturales mises en évidence durant les campagnes d'échantillonnages de cette thèse peuvent également influencer les communautés de microorganismes du sol. Il est donc important de garder cela à l'esprit pour pouvoir mettre à profit le plus efficacement possible ces

organismes au même titre que les communautés de NPP. Le labour par exemple, en modifiant en profondeur la structure des sols agricoles n'impacte pas uniquement les communautés de NPP. Il a en effet été montré que cette pratique agricole modifiait drastiquement la structure des communautés de champignons mycorhiziens (Jansa et al., 2003), mais également la structure des communautés de microorganismes en général (Drijber et al., 2000). Ainsi, s'il n'existe pas à notre connaissance d'études portant spécifiquement sur l'effet du labour sur les champignons piègeurs de nématodes ou les bactéries parasites de nématodes, on peut tout de même supposer que ces organismes sont tout autant affectés que les autres microorganismes du sol. Limiter les labours pourrait pourquoi pas permettre le développement de ces communautés pour une meilleure régulation de *M. chitwoodi*. Les produits phytosanitaires, qu'il s'agisse des herbicides ou des autres pesticides (molluscicide, insecticide, fongicide ...), sont également des variables anthropiques qui ont été identifiées comme impactant significativement les communautés de NPP dans les agrosystèmes. L'impact négatif des pesticides n'est pas surprenant, compte tenu du nombre d'ennemis naturels, majoritairement fongiques, des NPP. Bien entendu, ces produits ne sont pas utilisés dans ce but mais bien pour l'élimination de ravageurs de cultures. Cependant, il n'est pas rare que des produits phytosanitaires soient peu spécifiques et visent également des organismes non cibles phylogénétiquement ou métaboliquement proche de la cible des produits (Bünemann et al., 2006 ; Fang et al., 2009 ; Singh et al., 2015 ; Kumar et al., 2017) et que les parasites de NPP soient alors impactés. De même, l'impact négatif des herbicides sur les NPP semble logique si ces produits éliminent de potentielles plantes hôtes pour les NPP. En dehors des NPP, il a depuis longtemps été décrit que les herbicides modifiaient les communautés de microorganismes du sol (Domsch et al., 1983 ; Fantroussi et al., 1999) et donc possiblement ceux favorisant une limitation du développement de *M. chitwoodi*. On constate finalement que les pratiques culturales qui permettent de maintenir un niveau d'abondance assez élevé des communautés de NPP dans les agrosystèmes peuvent tout autant avoir des conséquences sur les autres microorganismes du sol, que ce soit les autres nématodes ou les bactéries et champignons, qui pourraient également participer à la gestion de *M. chitwoodi*. Ces travaux de thèse, bien qu'apportant des informations intéressantes centrées sur les NPP n'ont pas la prétention d'apporter une réponse tranchée à cette problématique mais pointent des observations à considérer dans le cadre d'une prévention efficace dans les agrosystèmes à risque.

2. Perspectives

Lors de l'analyse des données, faute de connaissances biologiques pour tous les taxa identifiés, il n'a pas été possible de pousser très loin l'étude de l'impact des variables climatiques relevées. Nous avons pu obtenir des données climatiques à partir d'un site destiné aux exploitants agricoles et donc possédant des points de collectes de données proches des bassins de productions, mais il n'a pas été possible d'avoir de relevés climatiques précis pour chaque parcelle. Par ailleurs, les échantillonnages dans les régions de France ont été étalés sur plusieurs mois en fonction des contraintes des acteurs de la surveillance et de nos propres contraintes et il est donc arrivé que les échantillonnages aient lieu à différents stades de culture, du semis récent au sol nu après récoltes. Bien que l'impact du climat (température et précipitation) apparaisse dans nos analyses à l'échelle des régions de France, il est possible que ces limites aient masquées un effet plus fin des variables climatiques sur les différents taxa puisque des études ont déjà pu montrer un effet de ces variables sur les cycles

biologiques des nématodes (Robbins and Barker, 1974 ; Kaczmarek et al., 2014 ; Khan et al., 2014) ou encore sur leur mouvement (Landesman et al., 2011). Par ailleurs, les identifications taxonomiques au cours de cette thèse ont été effectuées au niveau du genre et parfois de la famille quand il n'était pas possible d'identifier les genres. Or il est possible que différentes espèces d'un même genre présentent des distinctions écologiques, par exemple en terme de tolérance aux perturbations agricoles ou sur la gamme de plantes hôtes. Pour autant, les études portant sur l'écologie des communautés de NPP, notamment sur l'utilisation des NPP comme indices écologiques de l'état des sols, sont également basées sur le niveau taxonomique de la famille et du genre, qui ont été catégorisés en fonction de leur écologie respective (Bongers, 1990 ; Yeates et al., 1993). Si des informations écologiques sont disponibles dans la littérature, une identification au niveau de l'espèce, pourrait permettre d'affiner les discussions des 2 premiers articles. Néanmoins, aux vues des résultats de l'article 3, cela ne semble pas indispensable pour une utilisation des communautés de NPP pour limiter l'implantation dans les agrosystèmes de *M. chitwoodi*. En effet, l'expérimentation en conditions contrôlées semble mettre en avant un effet d'une forte abondance globale des NPP au sein des communautés dans la limitation de l'implantation de *M. chitwoodi*. Dans ce cas, il est possible qu'à l'avenir, la mesure du niveau d'abondance des communautés de NPP puisse constituer un des indicateurs d'agrosystèmes plus ou moins à risque. L'utilisation de la métagénomique en complément de l'identification morphobiométrique proposera aussi, dans un avenir proche, des avancées significatives pour une caractérisation optimisée des communautés microorganismes du sol. A l'heure actuelle en nématologie, ces méthodes sont en cours de développement (Porazinska et al., 2014 ; Sapkota and Nicolaisen, 2015) et des limites doivent être comblées (Peham et al., 2017). Par exemple, la difficulté à extraire l'ADN d'un sol et la faible spécificité des amorces actuellement utilisées pour le metabarcoding des nématodes ne permettent pas de travailler aujourd'hui à partir d'un échantillon d'ADN environnemental. Cependant, l'information d'abondance ainsi que celle du nombre de taxa, et donc de la diversité représentée, pourraient s'avérer plus pertinentes et plus rapides à obtenir qu'une identification basée sur des critères morphologiques et un dénombrement manuel.

Les 72 parcelles de la zone atelier de Fénay ont pu être sélectionnées sur la base d'historiques culturels connus et précis. En revanche, les parcelles échantillonnées dans les autres régions de France n'ont pu être sélectionnées que sur la base de la culture en place en 2015 (donnée utilisée par les SRAI pour procéder aux prélèvements du plan de surveillance) et les historiques culturels n'ont été obtenus qu'*a posteriori* à l'aide de l'enquête remise aux exploitants. Cela peut expliquer que malgré l'occurrence dans la rotation culturale de ces parcelles d'au moins un légume racine, les rotations aient été très homogènes entre les parcelles de par la forte dominance des céréales. Toutefois, pouvoir bénéficier durant la première année de la campagne d'échantillonnage en régions des parcelles du plan de surveillance a constitué une véritable opportunité. En effet, pour les exploitants agricoles informés de la problématique des NPP, et en particulier des nématodes de quarantaine, la possibilité d'une détection positive dans les parcelles aurait pu être un frein à ces prélèvements. La peur des mesures qui doivent être mises en place lors d'une détection est certaine et aurait poussé des exploitants à refuser nos prélèvements. En nous appuyant sur ce plan de surveillance obligatoire, c'était pour nous l'occasion d'effectuer nos propres prélèvements plus facilement et de discuter de ce projet de thèse avec eux. Certains ont été intéressés par cette étude et ont demandé à en connaître les résultats, qui leur seront évidemment communiqués.

Certaines variables n'ont pas pu être recueillies mais auraient néanmoins pu être intéressantes à étudier. Il a déjà été abordé le cas des adventices qui peuvent représenter de potentielles plantes hôtes pour les NPP. C'est également le cas des intercultures, bien souvent utilisées pour un effet pesticide connu (Lopes et al., 2016) ou pour permettre un enrichissement du sol par enfouissement (Eaglesham et al., 1981 ; Jamont et al., 2013). Certaines plantes, comme la moutarde ou d'autres *Brassicacea* parfois utilisées en intercultures, peuvent avoir des effets nématocides par enfouissement (Henderson et al., 2009). Si ces intercultures ne sont pas nématocides, elles peuvent constituer des plantes hôtes pour les NPP et leur permettre de se multiplier en dehors des périodes de culture. De même, nous n'avons pas eu connaissance durant nos échantillonnages de la présence dans les parcelles de différentes variétés d'une culture. Il est toutefois possible que les exploitants cultivent différentes variétés dont certaines aient été sélectionnées pour leur résistance à certains parasites ou pathogènes. Ainsi, de futures campagnes d'échantillonnages visant à caractériser des communautés de NPP mériteraient d'être accompagnées, si possible, de relevés floristiques pour caractériser la flore d'adventices, ainsi que de la prise en compte des intercultures et des variétés cultivées si cette information peut être obtenue auprès des exploitants.

Le protocole d'échantillonnage mis en place au cours de cette thèse pour effectuer la caractérisation des communautés de NPP n'a probablement pas permis d'échantillonner exhaustivement tous les NPP des parcelles étudiées de par le faible nombre de points individuels de prélèvement par parcelle (7 points de prélèvement, dans la diagonale de la parcelle, mélangés ensemble). En effet, il a été montré que les nématodes étaient souvent répartis en patch dans les sols (Robertson and Freckman, 1995 ; Ettema and Wardle, 2002), bien que l'emploi des machines agricoles entraînant la dispersion passive de ces organismes puisse également entraîner une homogénéisation de leur répartition dans la parcelle (Webster and Boag, 1992). Pour autant, et comme discuté dans le premier article, si le protocole n'est pas optimal pour la recherche exhaustive des espèces en présence, nous sommes confiants quant à la fiabilité des échantillonnages effectués qui ont permis d'identifier les taxa de NPP les plus abondants dans les parcelles, ce qui était l'objectif premier. Dans le but maintenant de caractériser l'hétérogénéité éventuelle de l'abondance des NPP dans une parcelle et vérifier la répartition en patch de ces NPP, il pourrait être envisagé de cibler quelques parcelles (pour lesquelles nous avons observé une abondance globale supérieure à 230 individus pour 100 g de sol ou inférieure à 20 individus pour 100 g de sol), et adapter l'effort d'échantillonnage en fonction de la surface des parcelles. Dans cette étude, nous avons choisi de tenir compte de ce biais de surface en intégrant cette donnée dans les GLMM en tant que facteur aléatoire. Il serait également possible, dans le cadre de campagnes d'échantillonnages similaires à celles présentés dans cette thèse, de ne pas regrouper les 7 points de prélèvements individuels et de les caractériser séparément. Cela permettrait également de gagner en puissance statistique en multipliant les unités statistiques.

Si l'expérimentation en serre confinée présentée dans l'article 3 a permis de mettre en avant de premiers résultats très intéressants pour limiter le développement de *M. chitwoodi* dans une communauté, on a également pu constater que cette expérimentation mérite maintenant d'être optimisée. En effet, nous avons déjà pu discuter de la durée de cette expérimentation, ici sur un cycle de végétation de la pomme de terre de 4 mois, qui gagnerait à être étendue pour évaluer la dynamique de déclin de ce nématode introduit dans des communautés de NPP abondantes. Il serait également intéressant de suivre l'implantation de *M. chitwoodi* sur d'autres plantes, plus ou moins

bonnes hôtes pour ce nématode (par exemple sur tomate d'une part et sur une céréale d'autre part), pour évaluer si nos observations peuvent être généralisées.

Pour finir, une éventuelle corrélation entre la diversité des communautés de NPP et la diversité intraspécifique des espèces présentes constitue une problématique supplémentaire qui mériterait aussi d'être considérée avec intérêt. En effet, s'il semblerait intéressant de favoriser des communautés de NPP abondantes, et donc potentiellement plus diverses, pour restreindre l'implantation de *M. chitwoodi* on peut légitimement se demander quel impact aurait une telle stratégie sur les niveaux de diversité intraspécifique et donc sur le potentiel adaptatif des espèces de NPP présents dans la communauté. La question est d'autant plus importante que (i) la théorie prédit que l'augmentation de diversité interspécifique entraînerait l'augmentation de la diversité intraspécifique (Vellend and Geber, 2005 ; Fridley and Grime, 2009) et (ii) la résistance variétale est une méthode de contrôle couramment employée vis-à-vis de certains NPP. La diversité génétique des populations de NPP dans les communautés peut en effet favoriser la résistance aux invasions biologiques (Crutsinger et al., 2008) mais également le contournement de résistances de plantes cultivées (McDonald and Linde, 2002 ; Eoche-Bosy et al., 2017). Nous pouvons ainsi supposer que des communautés de NPP présentant une diversité intraspécifique importante permettraient potentiellement de mieux limiter l'invasion par *M. chitwoodi* en leur sein. Néanmoins, cela pourrait en parallèle accélérer le contournement de résistances, pour certaines espèces déjà présentes, gérées par des variétés résistantes. Pour développer cette problématique, les nématodes à kyste, notamment du genre *Heterodera*, semblent de bons modèles, car ils ont été retrouvés dans plusieurs parcelles échantillonnées, et des marqueurs microsatellites permettant d'évaluer la diversité génétique d'une population sont déjà disponibles pour plusieurs espèces (Montarry et al., 2015). Toutefois, pour estimer la diversité génétique populationnelle, le génotypage se fait habituellement sur au moins 30 larves issues autant que possible de kystes différents (Plantard and Porte, 2004), afin d'éviter de génotyper des individus trop apparentés (provenant d'un même kyste, c'est-à-dire d'une même mère). Or, nous avons pu constater durant les échantillonnages que les effectifs en kystes retrouvés dans les parcelles étaient bien souvent inférieur à 30. Nous avons donc mis en place une expérimentation pour déterminer le nombre minimum de kystes requis pour pouvoir caractériser correctement la diversité intraspécifique des populations naturelles. En effet, il est possible que la diversité génétique intra-kyste soit déjà similaire à la diversité de toute une population puisqu'il existe chez les nématodes à kyste de la polyandrie (Green et al., 1970 ; Triantaphyllou and Esbenshade, 1990). Ainsi si toutes les larves d'un kyste sont issues d'une seule femelle, elles peuvent en revanche provenir de la fécondation de plusieurs mâles.

Pour ce faire, nous avons caractérisé la diversité génétique de deux populations d'*Heterodera schachtii* et de *Globodera pallida* dans plusieurs modalités présentant plus ou moins de larves issues d'un même kyste. Pour chaque population, nous avons ainsi génotypé 40 larves provenant soit de 40 kystes différents (M1, modalité témoin, 1 larve / kyste), de 8 kystes (M2, 5 larves / kyste), de 4 kystes (M3, 10 larves / kyste) et d'un seul kyste (M4 et M5, cette modalité ayant été répétée dans 2 kystes). Les larves de *H. schachtii* et de *G. pallida* ont été génotypées en utilisant 8 et 11 marqueurs microsatellites respectivement (Montarry et al., 2015 ; Eoche-Bosy et al., 2017). Les résultats sont présentés dans la table 13. Ils montrent que s'il n'est pas pertinent de ne génotyper qu'un seul kyste pour déterminer la diversité génétique d'une population, il est cependant possible d'évaluer correctement la diversité en génotypant plusieurs larves au sein d'un même kyste. Grace à cela, il serait maintenant possible d'étudier la diversité intraspécifique dans des populations de plus faible

effectif telles que celles échantillonnées dans cette étude afin de déterminer s'il existe une corrélation entre les niveaux de diversité inter et intraspécifiques dans les communautés de NPP abondantes les plus à même de réduire le risque d'implantation de *M. chitwoodi*.

Table 13

Diversité génétique de 4 populations de NPP à kystes dans 5 modalités différentes selon 2 statistiques : la richesse allélique et le F_{IS} . M1 : 1 larve dans 40 kystes différents, M2 : 5 larves dans 8 kystes différents, M3 : 10 larves dans 4 kystes différents, M4 et M5 : 40 larves dans 1 kyste pour chaque). Les modalités avec des lettres différentes au sein d'une population et d'une statistique sont significativement différentes entre elles (dans les autres populations, aucune différence significative entre les modalités n'a été observée). * : F_{IS} significativement différent de 0 après test de 1000 permutations.

Espèce	Population	Modalité	Richesse allélique	F_{IS}
<i>G. pallida</i>	SM08	M1	3.425	0.111 * a
		M2	3.254	0.015 a
		M3	3.241	0.014 a
		M4	2.947	0.012 a
		M5	3.136	-0.142 * b
	N2-02	M1	3.027	0.098 *
		M2	2.479	0.192 *
		M3	2.484	0.152 *
		M4	1.820	0.074
		M5	2.070	-0.105 *
<i>H. schachtii</i>	GER-C3	M1	3.307	0.356 *
		M2	3.086	0.470 *
		M3	2.965	0.491 *
		M4	2.374	0.117 *
		M5	2.125	0.031
	Fen66	M1	3.117 a	0.442 *
		M2	2.621 a	0.640 *
		M3	2.907 a	0.658 *
		M4	1.740 b	0.140 *
		M5	1.840 b	-0.168 *

3. Conclusion

Au cours de ce projet de thèse, nous nous sommes attachés à caractériser les communautés de nématodes phytoparasites dans divers agrosystèmes français pour (i) évaluer l'impact des pratiques culturales sur la composition et la structure de ces communautés et (ii) évaluer le potentiel de ces communautés à limiter l'implantation du nématode de quarantaine *M. chitwoodi*. En effet, ces communautés, retrouvées dans tous les sols agricoles, n'engendrent généralement pas de dégâts sur les cultures et peuvent potentiellement rentrer en compétition avec *M. chitwoodi* si ce dernier est introduit dans les agrosystèmes.

M. chitwoodi fait partie des NPP particulièrement dommageables pour de très nombreuses plantes d'intérêt agronomique en induisant la formation de galles sur les racines des plantes qui entraînent des retards de croissance importants et donc des pertes de rendement. Ce nématode est en outre réglementé à l'échelle européenne et en France, un plan de surveillance est mis en place chaque année pour le rechercher dans les parcelles. Pour l'heure, il n'est présent que dans quelques foyers, surveillés depuis leur détection, mais l'introduction dans de nouveaux agrosystèmes n'est pas à exclure. Une espèce, avant d'être considérée comme invasive dans un nouvel environnement, doit s'implanter au sein de communautés d'organismes indigènes déjà adaptés. *M. chitwoodi* ne fait pas exception à la règle et si des mesures de gestion peuvent être prises à toutes les étapes d'une invasion biologique pour la gérer, cette thèse s'est placée au début de la chronologie d'évènements du succès invasif, à l'introduction et surtout l'implantation dans les agrosystèmes français. Si les concepts théoriques de l'invasion donnent généralement un avantage à la nouvelle espèce si tant est qu'elle soit introduite dans un environnement similaire à son aire d'origine, il est tout de même possible que les communautés locales restreignent son implantation, notamment *via* la compétition. Ainsi, nous nous sommes questionnés sur les possibilités de compétition avec *M. chitwoodi*. Il a été nécessaire, au préalable, de décrire les communautés de NPP en France et en particulier dans des agrosystèmes supposés à risque de par les cultures pratiquées particulièrement sensible à *M. chitwoodi* : les légumes racines.

Cette thèse a ainsi permis d'inventorier les communautés de NPP dans plusieurs agrosystèmes, de grandes cultures et de cultures maraichères plus sensibles (cultures d'ailleurs visées par le plan de surveillance nationale de *M. chitwoodi*) et d'évaluer l'impact de pratiques agricoles et de conditions environnementales sur ces communautés. Nous avons ainsi pu mettre en évidence certains leviers agronomiques sur lesquels il semble possible de jouer pour favoriser les communautés de NPP. Par la suite, nous avons évalué le potentiel de plusieurs types de communautés de NPP à limiter l'implantation et la multiplication de *M. chitwoodi* lors d'une introduction. Nous avons alors observé que les communautés de NPP les plus abondantes, indépendamment les NPP présents, restreignaient sa multiplication. De plus, l'abondance globale moyenne permettant cette diminution n'est pas extravagante étant donné qu'elle a pu être observée dans plusieurs des parcelles échantillonnées, sans que les exploitants ne constatent de quelconques dégâts sur leurs cultures.

Ainsi, malgré les limites qui ont pu être suggérées et qui méritent d'être prises en compte par la suite, cette thèse apporte de premiers éléments pour envisager les contours des agrosystèmes les plus à risque vis-à-vis de l'introduction de *M. chitwoodi* – notamment de par les cultures pratiquées, mais aussi de par les communautés de NPP en place. Cela doit permettre de moduler les pratiques culturales pour favoriser les communautés de NPP, non dommageables pour les cultures et limiter le

risque d'implantation, et restreindre autant que possible le développement de *M. chitwoodi* en cas d'introduction. Ces résultats devront aussi être intégrés à des méthodes de prévention et de gestion plus holistiques, c'est-à-dire qui vont considérer non seulement les NPP mais également les autres microorganismes du sol qui peuvent également impacter la multiplication des nématodes. Se faisant, il sera nécessaire de prendre en compte l'échelle intraspécifique et d'évaluer si favoriser les communautés de NPP peut modifier la diversité génétique et donc la capacité d'adaptation des populations présentes.

Bibliographie

- Akhtar, M., Malik, A., 2000. Roles of organic soil amendments and soil organisms in the biological control of plant-parasitic nematodes: a review. *Bioresource Technology* **74**, 35–47. doi:10.1016/S0960-8524(99)00154-6
- Alenda, C., Montarry, J., Grenier, E., 2014. Human influence on the dispersal and genetic structure of French *Globodera tabacum* populations. *Infection, Genetics and Evolution* **27**, 309–317. doi:10.1016/j.meegid.2014.07.027
- Alloway, B.J., 2013. Sources of heavy metals and metalloids in soils, in: Heavy metals in soils, environmental pollution. *Springer, Dordrecht*, pp. 11–50. doi:10.1007/978-94-007-4470-7_2
- Al-Rehiayani, S., Hafez, S.L., Thornton, M., Sundararaj, P., 1999. Investigation-research: effects of *Pratylenchus neglectus*, *Bacillus megaterium*, and oil radish or rapeseed green manure on reproductive potential of *Meloidogyne chitwoodi* on potato. *Nematropica* **29**, 37–49.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**, 19–31. doi:10.1016/S0167-8809(99)00028-6
- Amiri, S., Subbotin, S.A., Moens, M., 2002. Identification of the beet cyst nematode *Heterodera schachtii* by PCR. *European Journal of Plant Pathology* **108**, 497–506.
- Andersen, P.K., Borgan, O., Gill, R.D., Keiding, N., 1997. Statistical models based on counting processes, Corr. 2. print. ed, Springer series in statistics. Springer, New York, NY.
- Andersson, M.B., 1994. Sexual Selection. Princeton University Press.
- Arrêté du 4 février 2016. Relatif à la lutte contre *Meloidogyne chitwoodi* O'Banon et *M. fallax* Karsen <https://www.legifrance.gouv.fr/eli/arrete/2016/2/4/AGRG1603050A/jo/texte/fr>
- Barton, K., 2017. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.40.0. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., Dai, B., Grothendieck, G., Green, P., Bolker, M.B., 2016. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- van der Beek, J.G., Karssen, G., 1997. Interspecific hybridization of meiotic parthenogenetic *Meloidogyne chitwoodi* and *M. fallax*. *Phytopathology* **87**, 1061–1066.
- van der Beek, J.G., Poleij, L.M., Zijlstra, C., Janssen, R., Janssen, G.J.W., 1998. Variation in virulence within *Meloidogyne chitwoodi*, *M. fallax*, and *M. hapla* on *Solanum* spp. *Phytopathology* **88**, 658–665. doi:10.1094/PHYTO.1998.88.7.658
- Berger, B.M., 1999. Factors influencing transformation rates and formation of products of phenylurea herbicides in soil. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **47**, 3389–3396. doi:10.1021/jf981285q
- Bilgumi, A.L., Ahmad, I., Shamin, M., 1986. A study of the intestinal contents of some mononchs. *Revue de Nématologie* **9**, 191–194.
- Bilgrami, A.L., 1992. Resistance and susceptibility of prey nematodes to predation and strike rate of the predators, *Mononchus aquaticus*, *Dorylaimus stagnalis* and *Aquatides thornei*. *Fundamental and Applied Nematology* **15**, 265–270.
- Bilgrami, A.L., Gaugler, R., Brey, C., 2005. Prey preference and feeding behaviour of the diplogastrid predator *Mononchoides gaugleri* (Nematoda: Diplogastrida). *Nematology* **7**, 333–342. doi:10.1163/156854105774355563

- Blaxter, M.L., De Ley, P., Garey, J.R., Liu, L.X., Scheldeman, P., Vierstraete, A., Vanfleteren, J.R., Mackey, L.Y., Dorris, M., Frisse, L.M., Vida, J.T., Thomas, W.K., 1998. A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. *Nature* **392**, 71–75. doi:10.1038/32160
- Bongers, T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* **83**, 14–19. doi:10.1007/BF00324627
- Bongers, T., Ferris, H., 1999. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 224–228. doi:10.1016/S0169-5347(98)01583-3
- Bongers, T., van der Meulen, H., Korthals, G., 1997. Inverse relationship between the nematode maturity index and plant parasite index under enriched nutrient conditions. *Applied Soil Ecology* **6**, 195–199.
- Bridge, J., Starr, J.L., 2007. Plant nematodes of agricultural importance: a colour handbook. CRC Press.
- Brinkman, E.P., Duyts, H., van der Putten, W.H., 2005a. Competition between endoparasitic nematodes and effect on biomass of *Ammophila arenaria* (marram grass) as affected by timing of inoculation and plant age. *Nematology* **7**, 169–178. doi:10.1163/1568541054879647
- Brinkman, E.P., Duyts, H., van der Putten, W.H., 2005b. Consequences of variation in species diversity in a community of root-feeding herbivores for nematode dynamics and host plant biomass. *Oikos* **110**, 417–427. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13659.x
- Brinkman, E.P., Duyts, H., van der Putten, W.H., 2008. Interactions between root-feeding nematodes depend on plant species identity. *Soil Biology and Biochemistry* **40**, 2186–2193. doi:10.1016/j.soilbio.2008.01.023
- Brinkman, E.P., van Veen, J.A., van der Putten, W.H., 2004. Endoparasitic nematodes reduce multiplication of ectoparasitic nematodes, but do not prevent growth reduction of *Ammophila arenaria* (L.) Link (marram grass). *Applied Soil Ecology* **27**, 65–75. doi:10.1016/j.apsoil.2004.02.004
- Brinkman, H., Goossens, J.J.M., Riel, H.R.V., 1996. Comparative host suitability of selected crop plants to *Meloidogyne chitwoodi* Golden et al. 1980 and *M. fallax* Karssen 1996. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* **69**, 127–129. doi:10.1007/BF01904713
- Brown, C.R., Mojtahedi, H., James, S., Novy, R.G., Love, S., 2006. Development and evaluation of potato breeding lines with introgressed resistance to Columbia root-knot nematode (*Meloidogyne chitwoodi*). *American Journal of Potato Research* **83**, 1–8. doi:10.1007/BF02869604
- Bünemann, E.K., Schwenke, G.D., Zwieten, L.V., 2006. Impact of agricultural inputs on soil organisms—a review. *Soil Research* **44**, 379–406. doi:10.1071/SR05125
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. ed. Springer, New York.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J.H., Schondube, J.E., de Freitas, S.M., Fahrig, L., 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* **184**, 117–126. doi:10.1016/j.biocon.2015.01.014
- Castagnone-Sereno, P., 2002. Genetic variability of nematodes: a threat to the durability of plant resistance genes? *Euphytica* **124**, 193–199. doi:10.1023/A:1015682500495
- Castagnone-Sereno, P., 2006. Genetic variability and adaptive evolution in parthenogenetic root-knot nematodes. *Heredity* **96**, 282–289. doi:10.1038/sj.hdy.6800794
- CDFA, 2007. California plant pest and diseases report. https://www.cdfa.ca.gov/plant/ppd/PDF/CPDR_2006_23-1.pdf
- Chauvin, L., Caromel, B., Kerlan, M.-C., Rulliat, E., Fournet, S., Chauvin, J.-É., Grenier, E., Ellissèche, D., Mugniéry, D., 2008. La lutte contre les nématodes à kyste de la pomme de terre *Globodera rostochiensis* et *Globodera pallida*. *Cahiers Agricultures* **17**, 368–374. doi:10.1684/agr.2008.0217

- Chitambar, J.J., Noffsinger, E.M., 1989. Predaceous behavior and life history of *Odontopharynx longicaudata* (Diplogasterida). *Journal of Nematology* **21**, 284–291.
- Chown, S.L., Gremmen, N.J.M., Gaston, K.J., 1998. Ecological biogeography of southern ocean islands: species-area relationships, human impacts, and conservation. *The American Naturalist* **152**, 562–575.
- Cibois, P., 1986. L'analyse des correspondances : l'indispensable retour aux données. *Histoire & Mesure* **1**, 239–247. doi:10.3406/hism.1986.1540
- Cibois, P., 1997. Les pièges de l'analyse des correspondances. *Histoire & mesure* **12** 299–320.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A., MacIsaac, H.J., 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* **7**, 721–733. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00616.x
- Cook, S.M., Khan, Z.R., Pickett, J.A., 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annual Review of Entomology* **52**, 375–400. doi:10.1146/annurev.ento.52.110405.091407
- Crutsinger, G.M., Souza, L., Sanders, N.J., 2008. Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. *Ecology Letters* **11**, 16–23. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01118.x
- Daher, S., Gillet, S., Mugniéry, D., & Marzin, H., 1996. Discovery in France and characteristics of the Dutch variant of *Meloidogyne chitwoodi*. *Proceedings of the Third International Nematology Congress* 7-12.
- Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Sánchez-Azofeifa, G.A., 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of Southern Costa Rica. *Ecological Applications* **11**, 1–13. doi:10.2307/3061051
- Daszak, P., 2000. Emerging infectious diseases of wildlife - threats to biodiversity and human health. *Science* **287**, 443–449. doi:10.1126/science.287.5452.443
- Davis, M.A., Thompson, K., 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* **81**, 226–230.
- Dawson, J., Turner, C., Pileng, O., Farmer, A., McGary, C., Walsh, C., Tamblyn, A., Yosi, C., 2012. The bats (Mammalia:Chiroptera) of the lower Waria Valley, Morobe Province, Papua New Guinea: a survey and comparison across habitat types using mist nets. *Australian Mammalogy* **34**, 234. doi:10.1071/AM11030
- De Ley, P., Decraemer, W., Eyalew, A., 2006. Introduction: summary of present knowledge and research addressing the ecology and taxonomy of freshwater nematodes, in: *Freshwater nematodes : taxonomy and ecology*. CABI, pp. 3–30.
- Decraemer, W., Hunt, D.J., 2006. Structure and classification. 3–32. doi:10.1079/9781845930561.0003
- Denver, D.R., Clark, K.A., Raboin, M.J., 2011. Reproductive mode evolution in nematodes: insights from molecular phylogenies and recently discovered species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **61**, 584–592. doi:10.1016/j.ympev.2011.07.007
- Dequiedt, S., Saby, N.P.A., Lelievre, M., Jolivet, C., Thioulouse, J., Toutain, B., Arrouays, D., Bispo, A., Lemanceau, P., Ranjard, L., 2011. Biogeographical patterns of soil molecular microbial biomass as influenced by soil characteristics and management. *Global Ecology and Biogeography* **20**, 641–652. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00628.x
- Devran, Z., Mutlu, N., Özarslandan, A., Elekcioglu, İ.H., 2009. Identification and genetic diversity of *Meloidogyne chitwoodi* in potato production areas of Turkey. *Nematropica* **39**, 75–83.
- Diez, A., Lawrence, G.W., Lawrence, K.S., 2003. Competition of *Meloidogyne incognita* and *Rotylenchulus reniformis* on cotton following separate and concomitant inoculations. *Journal of Nematology* **35**, 422–429.
- Dijksterhuis, J., Veenhuis, M., Harder, W., Nordbring-Hertz, B., 1994. Nematophagous fungi: physiological aspects and structure–function relationships. *Advances in Microbial Physiology* **36**, 111–143.

- Directive 2000/29/EC of 8 May 2000. On protective measures against the introduction into the Community of organisms harmful to plants or plant products and against their spread within the Community. <http://data.europa.eu/eli/dir/2000/29/2014-06-30>
- Directive 2017/1279 of 14 July 2017. Amending Annexes I to V to Council Directive 2000/29/EC on protective measures against the introduction into the Community of organisms harmful to plants or plant products and against their spread within the Community. http://data.europa.eu/eli/dir_impl/2017/1279/oj
- Domsch, K.H., Jagnow, G., Anderson, T.-H., 1983. An ecological concept for the assessment of side-effects of agrochemicals on soil microorganisms, in: *Residue reviews*. Springer, New York, NY, pp. 65–105. doi:10.1007/978-1-4612-5473-7_2
- Dorris, M., De Ley, P., Blaxter, M.L., 1999. Molecular analysis of nematode diversity and the evolution of parasitism. *Parasitology Today* **15**, 188–193. doi:10.1016/S0169-4758(99)01439-8
- Drijber, R.A., Doran, J.W., Parkhurst, A.M., Lyon, D.J., 2000. Changes in soil microbial community structure with tillage under long-term wheat-fallow management. *Soil Biology and Biochemistry* **32**, 1419–1430. doi:10.1016/S0038-0717(00)00060-2
- E-phy, 2017. <https://ephy.anses.fr/>
- Eaglesham, A.R.J., Ayanaba, A., Rao, V.R., Eskew, D.L., 1981. Improving the nitrogen nutrition of maize by intercropping with cowpea. *Soil Biology and Biochemistry* **13**, 169–171. doi:10.1016/0038-0717(81)90014-6
- Eberlein, C., Heuer, H., Westphal, A., 2016. Impact of cropping sequences and production strategies on soil suppressiveness against cereal cyst nematodes. *Applied Soil Ecology* **107**, 381–393. doi:10.1016/j.apsoil.2016.07.012
- Ebrahimi, N., Viaene, N., Demeulemeester, K., Moens, M., 2014. Observations on the life cycle of potato cyst nematodes, *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*, on early potato cultivars. *Nematology* **16**, 937–952. doi:10.1163/15685411-00002821
- EcoPhyto II, 2015. http://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/151022_ecophyto.pdf
- Ekschmitt, K., Korthals, G.W., 2006. Nematodes as sentinels of heavy metals and organic toxicants in the soil. *Journal of Nematology* **38**, 13–19.
- Elton, C.S., 1958. The ecology of invasions by animals and plants. University of Chicago Press.
- Eoche-Bosy, D., Gauthier, J., Juhel, A.S., Esquibet, M., Fournet, S., Grenier, E., Montarry, J., 2017. Experimentally evolved populations of the potato cyst nematode *Globodera pallida* allow the targeting of genomic footprints of selection due to host adaptation. *Plant Pathology* **66**, 1022–1030. doi:10.1111/ppa.12646
- Eoche-Bosy, D., Gautier, M., Esquibet, M., Legeai, F., Bretaudeau, A., Bouchez, O., Fournet, S., Grenier, E., Montarry, J., n.d. Genome scans on experimentally evolved populations reveal candidate regions for adaptation to plant resistance in the potato cyst nematode *Globodera pallida*. *Molecular Ecology*. doi:10.1111/mec.14240
- Eom, A.-H., Hartnett, D.C., Wilson, G.W.T., 2000. Host plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. *Oecologia* **122**, 435–444. doi:10.1007/s004420050050
- Ettema, C.H., Wardle, D.A., 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 177–183. doi:10.1016/S0169-5347(02)02496-5
- Facon, B., Genton, B.J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A., David, P., 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology & Evolution* **21**, 130–135. doi:10.1016/j.tree.2005.10.012
- Fang, H., Yu, Y., Chu, X., Wang, X., Yang, X., Yu, J., 2009. Degradation of chlorpyrifos in laboratory soil and its impact on soil microbial functional diversity. *Journal of Environmental Sciences* **21**, 380–386. doi:10.1016/S1001-0742(08)62280-9
- Fantroussi, S. el, Verschuere, L., Verstraete, W., Top, E.M., 1999. Effect of phenylurea herbicides on soil microbial communities estimated by analysis of 16S rRNA gene fingerprints and community-level physiological profiles. *Applied and Environmental Microbiology* **65**, 982–988.

- FAO, 2014. Statistical yearbook – Europe and Central Asia food and agriculture. <http://www.fao.org/home/en/>
- FAOSTAT. <http://www.fao.org/faostat/en/#home>
- Fargette, M., Lollier, V., Phillips, M., Blok, V., Frutos, R., 2005. AFLP analysis of the genetic diversity of *Meloidogyne chitwoodi* and *M. fallax*, major agricultural pests. *Comptes Rendus Biologies* **328**, 455–462. doi:10.1016/j.crv.2005.02.001
- Fernandes, J.C., Henriques, F.S., 1991. Biochemical, physiological, and structural effects of excess copper in plants. *The Botanical Review* **57**, 246–273. doi:10.1007/BF02858564
- Ferris, H., Bongers, T., de Goede, R.G.M., 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology* **18**, 13–29. doi:10.1016/S0929-1393(01)00152-4
- Ferris, H., Carlson, H.L., Viglierchio, D.R., Westerdahl, B.B., Wu, F.W., Anderson, C.E., Juurma, A., Kirby, D.W., 1993. Host status of selected crops to *Meloidogyne chitwoodi*. *Journal of Nematology* **25**, 849–857.
- Folcher, L., Bourguet, D., Thiéry, D., Pélozuelo, L., Phalip, M., Weissenberger, A., Eychenne, N., Regnault-Roger, C., Delos, M., 2011. Changes in parasitoid communities over time and space: a historical case study of the maize pest *Ostrinia nubilalis*. *PLoS ONE* **6**, e25374. doi:10.1371/journal.pone.0025374
- Fosu-Nyarko, J., Jones, M.G.K., 2016. Advances in understanding the molecular mechanisms of root lesion nematode host interactions. *Annual Review of Phytopathology* **54**, 253–278. doi:10.1146/annurev-phyto-080615-100257
- Fournet, S., Kerlan, M.C., Renault, L., Dantec, J.P., Rouaux, C., Montarry, J., 2013. Selection of nematodes by resistant plants has implications for local adaptation and cross-virulence. *Plant Pathology* **62**, 184–193. doi:10.1111/j.1365-3059.2012.02617.x
- François, C., Castagnone, C., Boonham, N., Tomlinson, J., Lawson, R., Hockland, S., Quill, J., Vieira, P., Mota, M., Castagnone-Sereno, P., 2007. Satellite DNA as a target for TaqMan real-time PCR detection of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Molecular Plant Pathology* **8**, 803–809. doi:10.1111/j.1364-3703.2007.00434.x
- Franzluebbers, A.J., 2002. Soil organic matter stratification ratio as an indicator of soil quality. *Soil and Tillage Research, Conservation Tillage and Stratification of Soil Properties* **66**, 95–106. doi:10.1016/S0167-1987(02)00018-1
- Freckman, D.W., Caswell, E.P., 1985. The ecology of nematodes in agroecosystems. *Annual Review of Phytopathology* **23**, 275–296.
- Freckman, D.W., Ettema, C.H., 1993. Assessing nematode communities in agroecosystems of varying human intervention. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **45**, 239–261. doi:10.1016/0167-8809(93)90074-Y
- Fridley, J.D., Grime, J.P., 2009. Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity. *Ecology* **91**, 2272–2283. doi:10.1890/09-1240.1
- Futai, K., 2013. Pine wood Nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Annual Review of Phytopathology* **51**, 61–83. doi:10.1146/annurev-phyto-081211-172910
- Galipaud, M., Gillingham, M.A.F., David, M., Dechaume-Moncharmont, F.-X., 2014. Ecologists overestimate the importance of predictor variables in model averaging: a plea for cautious interpretations. *Methods in Ecology and Evolution* **5**, 983–991. doi:10.1111/2041-210X.12251
- Gamon, A., Lenne, N., 2012. *Meloidogyne chitwoodi* and *Meloidogyne fallax* in France: initial management experiences. *EPPO Bulletin* **42**, 122–126. doi:10.1111/j.1365-2338.2012.02529.x
- Garcia, N., Folcher, L., Biju-Duval, L., Maupetit, A., Ricci, B., Grenier, E., 2018. Impact of agricultural practices and environmental variables on plant-parasitic nematode communities in fields at a landscape scale. *Nematology* **00**, 1–23. <https://doi.org/10.1163/15685411-00003136>.
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Vaissière, B.E., Gemmill-Herren, B., Hipólito, J., Freitas, B.M., Ngo, H.T., Azzu, N., Sáez, A., Åström, J., An, J., Blochtein, B., Buchori, D., García, F.J.C., Silva, F.O.

- da, Devkota, K., Ribeiro, M. de F., Freitas, L., Gaglianone, M.C., Goss, M., Irshad, M., Kasina, M., Filho, A.J.S.P., Kiill, L.H.P., Kwapong, P., Parra, G.N., Pires, C., Pires, V., Rawal, R.S., Rizali, A., Saraiva, A.M., Veldtman, R., Viana, B.F., Witter, S., Zhang, H., 2016. Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* **351**, 388–391. doi:10.1126/science.aac7287
- Gause, G.F., 2003. The struggle for existence. *Courier Corporation*.
- Gelman, A., 2008. Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. *Statistics in Medicine* **27**, 2865–2873. doi:10.1002/sim.3107
- Gelman, A., Su, Y.-S., 2016. arm: Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. R package version 1.9-3. <https://CRAN.R-project.org/package=arm>
- Georgieva, S.S., McGrath, S.P., Hooper, D.J., Chambers, B.S., 2002. Nematode communities under stress: the long-term effects of heavy metals in soil treated with sewage sludge. *Applied Soil Ecology* **20**, 27–42.
- Gheysen, G., Fenoll, C., 2002. Gene expression in nematode feeding sites. *Annual Review of Phytopathology* **40**, 191–219. doi:10.1146/annurev.phyto.40.121201.093719
- Gis Sol, 2017. Base de donnée GEOSOL. <https://www.gissol.fr/outils/bdat-346>
- Gill, D.E., 1974. Intrinsic rate of increase, saturation density, and competitive ability. II. The evolution of competitive ability. *The American Naturalist* **108**, 103–116. doi:10.1086/282888
- Gomes, G.S., Huang, S.P., Cares, J.E., 2003. Nematode community, trophic structure and population fluctuation in soybean fields. *Fitopatologia Brasileira* **28**, 258–266. doi:10.1590/S0100-41582003000300006
- Goodell, P., Ferris, H., 1980. Plant-parasitic nematode distributions in an alfalfa field. *Journal of Nematology* **12**, 136–141.
- Gravel D., Gounand I. et Mouquet N., 2010. Le role de la diversite dans le fonctionnement des Ecosystemes. *Ciencia Ambiente* **39**.
- Green, C.D., Greet, D.N., Jones, F.G.W., 1970. The influence of multiple mating on the reproduction and genetics of *Heterodera Rostochiensis* and *H. Schachtii*. *Nematologica* **16**, 309–326. doi:10.1163/187529270X00333
- Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J., Jamieson, I.G., 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* **24**, 699–711. doi:10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x
- Haichar, F. el Z., Marol, C., Berge, O., Rangel-Castro, J.I., Prosser, J.I., Balesdent, J., Heulin, T., Achouak, W., 2008. Plant host habitat and root exudates shape soil bacterial community structure. *The ISME Journal* **2**, 1221–1230. doi:10.1038/ismej.2008.80
- Henderson, D.R., Riga, E., Ramirez, R.A., Wilson, J., Snyder, W.E., 2009. Mustard biofumigation disrupts biological control by *Steinernema* spp. nematodes in the soil. *Biological Control* **48**, 316–322. doi:10.1016/j.biocontrol.2008.12.004
- Hendrix, P.F., Parmelee, R.W., Crossley, D.A., Coleman, D.C., Odum, E.P., Groffman, P.M., 1986. Detritus food webs in conventional and no-tillage agroecosystems. *BioScience* **36**, 374–380. doi:10.2307/1310259
- Holterman, M., Wurff, A. van der, Elsen, S. van den, Megen, H. van, Bongers, T., Holovachov, O., Bakker, J., Helder, J., 2006. Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades. *Molecular Biology and Evolution* **23**, 1792–1800. doi:10.1093/molbev/msl044
- Hugot, J.-P., Baujard, P., Morand, S., 2001. Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology* **3**, 199–208.
- Hulme, P.E., 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* **46**, 10–18. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x
- Humphreys-Pereira, D.A., Elling, A.A., 2013. Intraspecific variability and genetic structure in *Meloidogyne chitwoodi* from the USA. *Nematology* **15**, 315–327. doi:10.1163/15685411-00002684

- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**, 415–427. doi:10.1101/SQB.1957.022.01.039
- Ingham, R.E., Trofymow, J.A., Ingham, E.R., Coleman, D.C., 1985. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological Monographs* **55**, 119–140. doi:10.2307/1942528
- Jamont, M., Piva, G., Fustec, J., 2013. Sharing N resources in the early growth of rapeseed intercropped with faba bean: does N transfer matter? *Plant Soil* **371**, 641–653. doi:10.1007/s11104-013-1712-2
- Jansa, J., Mozafar, A., Kuhn, G., Anken, T., Ruh, R., Sanders, I.R., Frossard, E., 2003. Soil tillage affects the community structure of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecological Applications* **13**, 1164–1176. doi:10.1890/1051-0761(2003)13[1164:STATCS]2.0.CO;2
- Janssen, G.J.W., Norel, A.V., Verkerk-Bakker, B., Janssen, R., 1995. Detecting resistance to the root-knot nematodes *Meloidogyne hapla* and *M. chitwoodi* in potato and wild *Solanum* spp. *Potato Research* **38**, 353–362. doi:10.1007/BF02357740
- Jensen, K.B., Griffin, G.D., 1997. Resistance of auto- and allotetraploid triticeae species and accessions to *Meloidogyne chitwoodi* based on genome composition. *Journal of Nematology* **29**, 104–111.
- Jibrin, M.O., Lawal, H.M., Chindo, P.S., 2014. Influence of cover crops and tillage systems on nematode populations in a maize-cover crop intercrop. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* **47**, 703–710. doi:10.1080/03235408.2013.819654
- Johnson, A.W., Dowler, C.C., Hauser, E.W., 1975. Crop rotation and herbicide effects on population densities of plant-parasitic nematodes. *Journal of Nematology* **7**, 158–168.
- Jones, J.T., Haegeman, A., Danchin, E.G.J., Gaur, H.S., Helder, J., Jones, M.G.K., Kikuchi, T., Manzanilla-López, R., Palomares-Rius, J.E., Wesemael, W.M.L., Perry, R.N., 2013. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology* **14**, 946–961. doi:10.1111/mpp.12057
- Jones, M.G.K., Northcote, D.H., 1972. Nematode-induced syncytium – a multinucleate transfer cell. *Journal of Cell Science* **10**, 789–809.
- Kaczmarek, A., Mackenzie, K., Kettle, H., Blok, V.C., 2014. Influence of soil temperature on *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida*. *Phytopathologia Mediterranea* **53**, 396.
- Karssen, G., 2002. The plant parasitic nematode genus *Meloidogyne* Göldi, 1892 (Tylenchida) in Europe. *BRILL*.
- Karuri, H.W., Olago, D., Neilson, R., Njeri, E., Opere, A., Ndegwa, P., 2017. Plant parasitic nematode assemblages associated with sweet potato in Kenya and their relationship with environmental variables. *Tropical Plant Pathology* **42**, 1–12. doi:10.1007/s40858-016-0114-4
- Keane, R.M., Crawley, M.J., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 164–170. doi:10.1016/S0169-5347(02)02499-0
- Kelly, D.W., Paterson, R.A., Townsend, C.R., Poulin, R., Tompkins, D.M., 2009. Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? *Ecology* **90**, 2047–2056. doi:10.1890/08-1085.1
- Kerry, B.R., 2000. Rhizosphere interactions and the exploitation of microbial agents for the biological control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology* **38**, 423–441.
- Kevan, D. K. M., 1965. The soil fauna — its nature and biology, in *Ecology of soil-borne plant pathogens*, ed. K. F. Baker and W. C. Snyder, pp. 33–51. University of California Press, Berkeley
- Khan, A., Wesemael, W., Moens, M., 2014. Influence of temperature on the development of the temperate root-knot nematodes *Meloidogyne chitwoodi* and *M. fallax*. *Russian Journal of Nematology* **22**, 1–9.
- Khan, Z., Kim, Y.H., 2007. A review on the role of predatory soil nematodes in the biological control of plant parasitic nematodes. *Applied Soil Ecology* **35**, 370–379. doi:10.1016/j.apsoil.2006.07.007
- Khokon, M.A.R., Okuma, E., Rahman, T., Wesemael, W.M.L., Murata, Y., Moens, M., 2009. Quantitative analysis of the effects of diffusates from plant roots on the hatching of

- Meloidogyne chitwoodi* from young and senescing host plants. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* **73**, 2345–2347. doi:10.1271/bbb.90392
- King, B.A., Taberna, J.P., 2013. Site-specific management of *Meloidogyne chitwoodi* in Idaho potatoes using 1,3-dichloropropene; approach, experiences, and economics. *Journal of Nematology* **45**, 202–213.
- Kirchner, T.B., Anderson, R.V., Ingham, R.E., 1980. Natural selection and the distribution of nematode sizes. *Ecology* **61**, 232–237. doi:10.2307/1935179
- Komárek, M., Čadková, E., Chrástný, V., Bordas, F., Bollinger, J.-C., 2010. Contamination of vineyard soils with fungicides: a review of environmental and toxicological aspects. *Environment International* **36**, 138–151. doi:10.1016/j.envint.2009.10.005
- Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W., 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *PNAS* **99**, 16812–16816. doi:10.1073/pnas.262413599
- Kumar, U., Berliner, J., Adak, T., Rath, P.C., Dey, A., Pokhare, S.S., Jambhulkar, N.N., Panneerselvam, P., Kumar, A., Mohapatra, S.D., 2017. Non-target effect of continuous application of chlorpyrifos on soil microbes, nematodes and its persistence under sub-humid tropical rice-rice cropping system. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **135**, 225–235. doi:10.1016/j.ecoenv.2016.10.003
- Lachaise, T., Ourry, M., Lebreton, L., Guillerme-Erckelboudt, A.-Y., Linglin, J., Paty, C., Chaminade, V., Marnet, N., Aubert, J., Poinot, D., Cortesero, A.-M., Mougél, C., n.d. Can soil microbial diversity influence plant metabolites and life history traits of a rhizophagous insect? A demonstration in oilseed rape. *Insect Science*. doi:10.1111/1744-7917.12478
- Landesman, W.J., Treonis, A.M., Dighton, J., 2011. Effects of a one-year rainfall manipulation on soil nematode abundances and community composition. *Pedobiologia* **54**, 87–91. doi:10.1016/j.pedobi.2010.10.002
- Lankinen, A., Smith, H.G., Andersson, S., Madjidian, J.A., 2016. Selection on pollen and pistil traits during pollen competition is affected by both sexual conflict and mixed mating in a self-compatible herb. *American Journal of Botany* **103**, 541–552. doi:10.3732/ajb.1500148
- Lasserre, F., Rivoal, R., Cook, R., 1994. Interactions between *Heterodera avenae* and *Pratylenchus neglectus* on wheat. *Journal of Nematology* **26**, 336–344.
- Le, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, **25**(1), 1–18. doi:10.18637/jss.v025.i01
- Lebouvier, M., Laparie, M., Hullé, M., Marais, A., Cozic, Y., Lalouette, L., Vernon, P., Candresse, T., Frenot, Y., Renault, D., 2011. The significance of the sub-Antarctic Kerguelen Islands for the assessment of the vulnerability of native communities to climate change, alien insect invasions and plant viruses. *Biological Invasions* **13**, 1195–1208. doi:10.1007/s10530-011-9946-5
- Lefèvre, T., Renaud, F., Selosse, M.-A., Thomas, F., Bernstein, C., Broennimann, O., Charlat, S., De Mazancourt, C., De Meeüs, T., Fleury, F., Fritz, H., Gandon, S., Gaillard, J.-M., Gibernau, M., Hautier, Y., Hurthrez-Broussès, S., Lecomte, N., Loison, A., Møller, A.P., Morand, S., Outreman, Y., Pearman, P.B., Poulin, R., Randin, C., Rigaud, T., Salvaudon, L., Sorci, G., Théron, A., Vavre, F., Wajnberg, E., Shykoff, J., 2010. Evolution des interactions entre espèces., in: F. Thomas, T.L. & M.R. (Ed.), *Biologie Évolutive. De Boeck*, pp. 533–616.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**, 271–280. doi:10.1007/s004420100716
- Legendre, P., Legendre, L.F.J., 2012. Numerical Ecology. *Elsevier*.
- Lenth, R.V., 2018. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.1. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Leslie, A.W., Wang, K.-H., Meyer, S.L.F., Marahatta, S., Hooks, C.R.R., 2017. Influence of cover crops on arthropods, free-living nematodes, and yield in a succeeding no-till soybean crop. *Applied Soil Ecology* **117**, 21–31. doi:10.1016/j.apsoil.2017.04.003
- Lewis, W.J., Lenteren, J.C. van, Phatak, S.C., Tumlinson, J.H., 1997. A total system approach to sustainable pest management. *PNAS* **94**, 12243–12248.

- Li, J., Zou, C., Xu, J., Ji, X., Niu, X., Yang, J., Huang, X., Zhang, K.-Q., 2015. Molecular mechanisms of nematode-nematophagous microbe interactions: basis for biological control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology* **53**, 67–95. doi:10.1146/annurev-phyto-080614-120336
- Li, X., Ding, C., Liu, J., Zhang, T., Wang, X., 2015. Evident response of the soil nematode community to consecutive peanut monoculturing. *Agronomy Journal* **107**, 195. doi:10.2134/agronj14.0257
- Liu, B., Liu, X., Liu, Y., Xue, S., Cai, Y., Yang, S., Dong, M., Zhang, Y., Liu, H., Zhao, B., Qi, C., Zhu, N., Ren, H., 2016. The infection of cucumber (*Cucumis sativus* L.) roots by *Meloidogyne incognita* alters the expression of actin-depolymerizing factor (ADF) genes, particularly in association with giant cell formation. *Frontiers in Plant Science* **7**. doi:10.3389/fpls.2016.01393
- Lodge, D.M., Williams, S., MacIsaac, H.J., Hayes, K.R., Leung, B., Reichard, S., Mack, R.N., Moyle, P.B., Smith, M., Andow, D.A., Carlton, J.T., McMichael, A., 2006. Biological invasions: recommendations for US policy and management. *Ecological Applications* **16**, 2035–2054. doi:10.1890/1051-0761(2006)016[2035:BIRFUP]2.0.CO;2
- Lopes, T., Hatt, S., Xu, Q., Chen, J., Liu, Y., Francis, F., 2016. Wheat (*Triticum aestivum* L.)-based intercropping systems for biological pest control. *Pest Management Science* **72**, 2193–2202. doi:10.1002/ps.4332
- Lubinsky, P., Van Dam, M., Van Dam, A., 2006. Pollination of vanilla and evolution in Orchidaceae. *Lindleyana* **75**, 926–929.
- Lupwayi, N.Z., Rice, W.A., Clayton, G.W., 1998. Soil microbial diversity and community structure under wheat as influenced by tillage and crop rotation. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 1733–1741. doi:10.1016/S0038-0717(98)00025-X
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 2016. The theory of island biogeography. *Princeton University Press*.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**, 689–710. doi:10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2
- Maeder, P., Fliessbach, A., Dubois, D., Gunst, L., Fried, P., Niggli, U., 2002. Soil fertility and biodiversity in organic farming. *Science* **296**, 1694–1697. doi:10.1126/science.1071148
- Mailafiya, D.M., Le Ru, B.P., Kairu, E.W., Calatayud, P.-A., Dupas, S., 2009. Species diversity of lepidopteran stem borer parasitoids in cultivated and natural habitats in Kenya. *Journal of Applied Entomology* **133**, 416–429. doi:10.1111/j.1439-0418.2009.01381.x
- Mallez, S., 2014. Invasion du nématode du pin *Bursaphelenchus xylophilus*. *Sciences agricoles*. Université Nice Sophia Antipolis. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01127300>
- Mallez, S., Castagnone, C., Espada, M., Vieira, P., Eisenback, J.D., Harrell, M., Mota, M., Aikawa, T., Akiba, M., Kosaka, H., Castagnone-Sereno, P., Guillemaud, T., 2015. Worldwide invasion routes of the pinewood nematode: what can we infer from population genetics analyses? *Biological Invasions* **17**, 1199–1213. doi:10.1007/s10530-014-0788-9
- Mallez, S., Castagnone, C., Espada, M., Vieira, P., Eisenback, J.D., Mota, M., Guillemaud, T., Castagnone-Sereno, P., 2013. First insights into the genetic diversity of the pinewood nematode in its native area using new polymorphic microsatellite loci. *PLoS ONE* **8**, e59165. doi:10.1371/journal.pone.0059165
- de Man, J. G., 1884. Die, frei in der reinen erde und im süßen wasser lebenden, nematoden der niederländischen fauna: eine systematisch-faunistische monographie. *EJ Brill*.
- Mastitsky, S.E., Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E., Molloy, D.P., 2010. Biodiversity Research: Parasites of exotic species in invaded areas: does lower diversity mean lower epizootic impact? *Diversity and Distributions* **16**, 798–803. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00693.x
- Mateille, T., Tavoillot, J., Martiny, B., Fargette, M., 2014. Importance of soil characteristics for plant-parasitic nematode communities in European coastal foredunes. *European Journal of Soil Biology* **64**, 53–60. doi:10.1016/j.ejsobi.2014.08.002
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J., 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* **277**, 504–509. doi:10.1126/science.277.5325.504

- Matsunaga, K., Togashi, K., 2004. A simple method for discriminating *Bursaphelenchus xylophilus* and *B. mucronatus* by species-specific polymerase chain reaction primer pairs. *Nematology* **6**, 273–277. doi:10.1163/1568541041217960
- McDonald, B.A., Linde, C., 2002. The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica* **124**, 163–180. doi:10.1023/A:1015678432355
- McSorley, R., 1997. Relationship of crop and rainfall to soil nematode community structure in perennial agroecosystems. *Applied Soil Ecology* **6**, 147–159. doi:10.1016/S0929-1393(97)00001-2
- McSorley, R., Gallaher, R.N., 1993. Effect of crop rotation and tillage on nematode densities in tropical corn. *Journal of Nematology* **25**, 814–819.
- van Megen, H., Bongers, T., Bakker, J., Helder, J., van den Elsen, S., Holterman, M., Karssen, G., Mooyman, P., Holovachov, O., 2009. A phylogenetic tree of nematodes based on about 1200 full-length small subunit ribosomal DNA sequences. *Nematology* **11**, 927–950. doi:10.1163/156854109X456862
- Melakeberhan, H., Dey, J., 2003. Competition between *Heterodera glycines* and *Meloidogyne incognita* or *Pratylenchus penetrans*: independent infection rate measurements. *Journal of Nematology* **35**, 1–6.
- EPPO Bulletin, 2004. *Meloidogyne chitwoodi* and *Meloidogyne fallax*. *EPPO Bulletin* **34**, 315–320. doi:10.1111/j.1365-2338.2004.00735.x
- Menge, B.A., Sutherland, J.P., 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *The American Naturalist* **110**, 351–369. doi:10.1086/283073
- Messing, R.H., Wright, M.G., 2006. Biological control of invasive species: solution or pollution? *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**, 132–140. doi:10.1890/1540-9295(2006)004[0132:BCOISS]2.0.CO;2
- Metcalfe, R.L., Luckmann, W.H., 1994. Introduction to insect pest management. *John Wiley & Sons*.
- Minton, N.A., 1986. Impact of conservation tillage on nematode populations. *Journal of nematology* **18**, 135.
- Molinari, S., Fanelli, E., Leonetti, P., 2014. Expression of tomato salicylic acid (SA)-responsive pathogenesis-related genes in *Mi-1*-mediated and SA-induced resistance to root-knot nematodes: PR genes in genetic and induced resistance to RKNs. *Molecular Plant Pathology* **15**, 255–264. doi:10.1111/mpp.12085
- Montarry, J., Jan, P.-L., Gracianne, C., Overall, A.D.J., Bardou-Valette, S., Olivier, E., Fournet, S., Grenier, E., Petit, E.J., 2015. Heterozygote deficits in cyst plant-parasitic nematodes: possible causes and consequences. *Molecular Ecology* **24**, 1654–1677. doi:10.1111/mec.13142
- Mugniéry, D. and Phillips, M., S., 2007. The nematode parasites of potato. *Potato biology and biotechnology advances and perspectives*. Elsevier, Amsterdam, 569–591.
- Navarro, S., Vela, N., Navarro, G., 2013. An overview on the environmental behaviour of pesticide residues in soils. *Spanish Journal of Agricultural Research* **5**, 357–375. doi:10.5424/sjar/2007053-5344
- Neher, D.A., 1999. Nematode communities in organically and conventionally managed agricultural soils. *Journal of Nematology* **31**, 142–154.
- Ngosong, C., Jarosch, M., Raupp, J., Neumann, E., Ruess, L., 2010. The impact of farming practice on soil microorganisms and arbuscular mycorrhizal fungi: crop type versus long-term mineral and organic fertilization. *Applied Soil Ecology* **46**, 134–142. doi:10.1016/j.apsoil.2010.07.004
- Nickle, W.R., 1991. Manual of agricultural nematology. *M. Dekker*.
- Nicol, J.M., Turner, S.J., Coyne, D.L., Nijs, L. den, Hockland, S., Maafi, Z.T., 2011. Current nematode threats to world agriculture, in: Jones, J., Gheysen, G., Fenoll, C. (Eds.), *Genomics and molecular genetics of plant-nematode interactions*. *Springer Netherlands*, pp. 21–43. doi:10.1007/978-94-007-0434-3_2

- Nielsen, U.N., Ayres, E., Wall, D.H., Li, G., Bardgett, R.D., Wu, T., Garey, J.R., 2014. Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties. *Global Ecology and Biogeography* **23**, 968–978. doi:10.1111/geb.12177
- Norton, D.C., 1989. Abiotic soil factors and plant-parasitic nematode communities. *Journal of Nematology* **21**, 299–307.
- O'Bannon, J.H., Santo, G.S., Nyczepir, A.P., 1982. Host range of the Columbia root-knot nematode. *Plant Disease* **66**, 1045–1048.
- Ogundele, R.A., Oyedele, D.J., Adekunle, O.K., 2016. Management of *Meloidogyne incognita* and other phytonematodes infecting *Amaranthus cruentus* and *Telfairia occidentalis* with African marigold (*Tagetes erecta*) and Siam weed (*Chromolaena odorata*). *Australasian Plant Pathology* **45**, 537–545. doi:10.1007/s13313-016-0438-z
- Oka, Y., Koltai, H., Bar-Eyal, M., Mor, M., Sharon, E., Chet, I., Spiegel, Y., 2000. New strategies for the control of plant-parasitic nematodes. *Pests Management Science* **56**, 983–988. doi:10.1002/1526-4998(200011)56:11<983::AID-PS233>3.0.CO;2-X
- Okada, H., Harada, H., 2007. Effects of tillage and fertilizer on nematode communities in a Japanese soybean field. *Applied Soil Ecology* **35**, 582–598. doi:10.1016/j.apsoil.2006.09.008
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry M., Stevens, H., Szoecs, E., Wagner, H., 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-5. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Page, A. P., 2001. The nematode cuticle: synthesis, modification and mutants. *Parasitic nematodes: molecular biology, biochemistry and immunology*, 167–193.
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* **100**, 65–75. doi:10.1086/282400
- Palomares-Rius, J.E., Castillo, P., Montes-Borrego, M., Navas-Cortés, J.A., Landa, B.B., 2015. Soil properties and olive cultivar determine the structure and diversity of plant-parasitic nematode communities infesting olive orchards soils in southern Spain. *PLoS ONE* **10**, e0116890. doi:10.1371/journal.pone.0116890
- Panda, N., Khush, G.A., 1995. Host plant resistance to insects. *CAB international*.
- Parenti, U., 1965. Male and female influence of adult individuals on undifferentiated larvae of the parasitic nematode *Paramermis contorta*. *Nature* **207**, 1105–1106. doi:10.1038/2071105b0
- Parmelee, R.W., Alston, D.G., 1986. Nematode trophic structure in conventional and no-tillage agroecosystems. *Journal of Nematology* **18**, 403–407.
- Parry, G.D., 1981. The meanings of r- and K-selection. *Oecologia* **48**, 260–264. doi:10.1007/BF00347974
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* **4**, 439–473.
- Peham, T., Steiner, F.M., Schlick-Steiner, B.C., Arthofer, W., 2017. Are we ready to detect nematode diversity by next generation sequencing? *Ecology and Evolution* **7**, 4147–4151. doi:10.1002/ece3.2998
- Pimentel, D., 2005. Environmental and economic costs of the application of pesticides primarily in the United States. *Environment Development and Sustainability* **7**, 229–252. doi:10.1007/s10668-005-7314-2
- Pimentel, D., Zuniga, R., Morrison, D., 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, **52**, 273–288. doi:10.1016/j.ecolecon.2004.10.002
- Plantard, O., Porte, C., 2004. Population genetic structure of the sugar beet cyst nematode *Heterodera schachtii*: a gonochoristic and amphimictic species with highly inbred but weakly differentiated populations. *Molecular Ecology* **13**, 33–41. doi:10.1046/j.1365-294X.2003.02023.x
- PM 7/119 (1) Nematode extraction, 2013. *EPPO Bulletin* **43**, 471–495. doi:10.1111/epp.12077

- Poeydebat, C., Tixier, P., Chabrier, C., de Bellaire, L. de L., Vargas, R., Daribo, M.-O., Carval, D., 2017. Does plant richness alter multitrophic soil food web and promote plant-parasitic nematode regulation in banana agroecosystems? *Applied Soil Ecology* **117**, 137–146. doi:10.1016/j.apsoil.2017.04.017
- Pokharel, R., Marahatta, S.P., Handoo, Z.A., Chitwood, D.J., 2015. Nematode community structures in different deciduous tree fruits and grape in Colorado, USA and impact of organic peach and apple production practices. *European Journal of Soil Biology* **67**, 59–68. doi:10.1016/j.ejsobi.2015.02.003
- Ponge, J.-F., Pérès, G., Guernion, M., Ruiz-Camacho, N., Cortet, J., Pernin, C., Villenave, C., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Bispo, A., Cluzeau, D., 2013. The impact of agricultural practices on soil biota: a regional study. *Soil Biology and Biochemistry* **67**, 271–284. doi:10.1016/j.soilbio.2013.08.026
- Porazinska, D.L., Duncan, L.W., McSorley, R., Graham, J.H., 1999. Nematode communities as indicators of status and processes of a soil ecosystem influenced by agricultural management practices. *Applied Soil Ecology* **13**, 69–86. doi:10.1016/S0929-1393(99)00018-9
- Porazinska, D.L., Morgan, M.J., Gaspar, J.M., Court, L.N., Hardy, C.M., Hodda, M., 2014. Discrimination of plant-parasitic nematodes from complex soil communities using ecometagenetics. *Phytopathology* **104**, 749–761. doi:10.1094/PHYTO-08-13-0236-R
- Prenter, J., MacNeil, C., Dick, J.T.A., Dunn, A.M., 2004. Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 385–390. doi:10.1016/j.tree.2004.05.002
- Pulliam, H. r., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**, 349–361. doi:10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x
- van der Putten, W.H., Van der Stoep, C.D., 1998. Plant parasitic nematodes and spatio-temporal variation in natural vegetation. *Applied Soil Ecology* **10**, 253–262. doi:10.1016/S0929-1393(98)00124-3
- Quist, C.W., Schrama, M., de Haan, J.J., Smant, G., Bakker, J., van der Putten, W.H., Helder, J., 2016. Organic farming practices result in compositional shifts in nematode communities that exceed crop-related changes. *Applied Soil Ecology* **98**, 254–260. doi:10.1016/j.apsoil.2015.10.022
- R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rahman, L., Chan, K.Y., Heenan, D.P., 2007. Impact of tillage, stubble management and crop rotation on nematode populations in a long-term field experiment. *Soil and Tillage Research* **95**, 110–119. doi:10.1016/j.still.2006.11.008
- Rao, C.R., 1995. A review of canonical coordinates and an alternative to correspondence analysis using Hellinger distance. *Qüestiió* **19**, 23–63.
- Regulation 2016/2031 of the European Parliament of the Council of 26 October 2016. On protective measures against pests of plants, amending Regulations (EU) No 228/2013, (EU) No 652/2014 and (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council and repealing Council Directives 69/464/EEC, 74/647/EEC, 93/85/EEC, 98/57/EC, 2000/29/EC, 2006/91/EC and 2007/33/EC. <http://data.europa.eu/eli/reg/2016/2031/oj>
- Renčo, M., Čerevková, A., Homolová, Z., Gömöryová, E., 2015. Long-term effects on soil nematode community structure in spruce forests of removing or not removing fallen trees after a windstorm. *Forest Ecology and Management*, **356**, 243–252. doi:10.1016/j.foreco.2015.07.008
- Ribera, D., Narbonne, J.F., Arnaud, C., Saint-Denis, M., 2001. Biochemical responses of the earthworm *Eisenia fetida andrei* exposed to contaminated artificial soil, effects of carbaryl. *Soil Biology and Biochemistry* **33**, 1123–1130. doi:10.1016/S0038-0717(01)00035-9
- Richardson, D.M., Allsopp, N., D'Antonio, C.M., Milton, S.J., Rejmanek, M., 2000. Plant invasions – the role of mutualisms. *Biological Reviews* **75**, 65–93.
- Rivera, M.J., Rodriguez-Saona, C., Jennings, D.E., Koppenhöfer, A.M., 2015. Assessing the impact of cultivation and plant domestication of highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*) on soil

- properties and associated plant-parasitic nematode communities. *Soil Biology and Biochemistry* **88**, 25–28. doi:10.1016/j.soilbio.2015.05.010
- Robbins, R.T., Barker, K.R., 1974. The effects of soil type, particle size, temperature, and moisture on reproduction of *Belonolaimus longicaudatus*. *Journal of Nematology* **6**, 1–6.
- Robertson, G.P., Freckman, D.W., 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. *Ecology* **76**, 1425–1432. doi:10.2307/1938145
- Rodriguez-Kabana, Curl, and E.A., 1980. Nontarget effects of pesticides on soilborne pathogens and disease. *Annual Review of Phytopathology* **18**, 311–332. doi:10.1146/annurev.py.18.090180.001523
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N., Weller, S.G., 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**, 305–332. doi:10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037
- Salminen, J., Eriksson, I., Haimi, J., 1996. Effects of terbutylazine on soil fauna and decomposition processes. *Ecotoxicology and environmental safety* **34**, 184–189.
- Sánchez-Moreno, S., Ferris, H., 2007. Suppressive service of the soil food web: Effects of environmental management. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **119**, 75–87. doi:10.1016/j.agee.2006.06.012
- Santo, G.S., O'Bannon, J.H., 1981. Effect of Soil temperature on the pathogenicity and reproduction of *Meloidogyne chitwoodi* and *M. hapla* on Russet Burbank potato. *Journal of Nematology* **13**, 483–486.
- Sapkota, R., Nicolaisen, M., 2015. High-throughput sequencing of nematode communities from total soil DNA extractions. *BMC Ecology* **15**, 3. doi:10.1186/s12898-014-0034-4
- Schoener, T.W., 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* **122**, 240–285. doi:10.1086/284133
- Schomaker, C.H., Been, T.H., 1999. A model for infestation foci of potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Phytopathology* **89**, 583–590. doi:10.1094/PHYTO.1999.89.7.583
- Schouteden, N., De Waele, D., Panis, B., Vos, C.M., 2015. Arbuscular mycorrhizal fungi for the biocontrol of plant-parasitic nematodes: a review of the mechanisms involved. *Frontiers in Microbiology* **6**. doi:10.3389/fmicb.2015.01280
- Shannon, C., Weaver, W., 1949. The mathematical theory of information. *University of Illinois Press*.
- Shea, K., Chesson, P., 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 170–176. doi:10.1016/S0169-5347(02)02495-3
- Shipitalo, M.J., Protz, R., 1987. Comparison of morphology and porosity of a soil under conventional and zero tillage. *Canadian Journal of Soil Science* **67**, 445–456.
- Siddiqi, M.R., 2000. Tylenchida: Parasites of Plants and Insects. *CABI*.
- Siddiqui, Z.A., Mahmood, I., 1999. Role of bacteria in the management of plant parasitic nematodes: a review. *Bioresource Technology* **69**, 167–179. doi:10.1016/S0960-8524(98)00122-9
- Siddiqui, Z.A., Mahmood, I., 1996. Biological control of plant parasitic nematodes by fungi: a review. *Bioresource Technology* **58**, 229–239. doi:10.1016/S0960-8524(96)00122-8
- Sikora, R.A., Taylor, D.P., Malek, R.B., Edwards, D.I., 1972. Interaction of *Meloidogyne naasi*, *Pratylenchus penetrans*, and *Tylenchorhynchus agri* on creeping beentgrass. *Journal of Nematology* **4**, 162–165.
- Singh, S., Gupta, R., Kumari, M., Sharma, S., 2015. Nontarget effects of chemical pesticides and biological pesticide on rhizospheric microbial community structure and function in *Vigna radiata*. *Environmental Science and Pollution Research* **22**, 11290–11300. doi:10.1007/s11356-015-4341-x
- Small, R.W., 1979. The effects of predatory nematodes on populations of plant parasitic nematodes in pots. *Nematologica* **25**, 94–103. doi:10.1163/187529279X00424
- Smiley, R.W., Machado, S., Gourlie, J.A., Pritchett, L.C., Yan, G., Jacobsen, E.E., 2013. Effects of crop rotations and tillage on *Pratylenchus* spp. in the semiarid Pacific Northwest United States. *Plant Disease* **97**, 537–546.

- Smith, S.E., Facelli, E., Pope, S., Smith, F.A., 2010. Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. *Plant Soil* **326**, 3–20. doi:10.1007/s11104-009-9981-5
- Stirling, G.R., Halpin, N.V., Bell, M.J., Moody, P.W., 2011. Impact of tillage and residues from rotation crops on the nematode community in soil and surface mulch during the following sugarcane crop. *International Sugar Journal* **113**, 56–64.
- Sturz, Kimpinski, 1999. Effects of fosthiazate and aldicarb on populations of plant-growth-promoting bacteria, root-lesion nematodes and bacteria-feeding nematodes in the root zone of potatoes. *Plant Pathology* **48**, 26–32. doi:10.1046/j.1365-3059.1999.00305.x
- Tamis, W., 1986. Nematoden in een ammoniumdepositiegradient in een grovedennenbos. *Hydrobiologisch adviesbureau klink bv Wageningen. Rapporten en Mededelingen*, **23**.
- Teklu, M.G., Schomaker, C.H., Been, T.H., 2014. Relative susceptibilities of five fodder radish varieties (*Raphanus sativus* var. *Oleiformis*) to *Meloidogyne chitwoodi*. *Nematology* **16**, 577–590. doi:10.1163/15685411-00002789
- Tilman, D., 1977. Resource competition between plankton algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology* **58**, 338–348. doi:10.2307/1935608
- Tilman, D., Wedin, D., Knops, J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **379**, 718–720. doi:10.1038/379718a0
- Tomminen, J., Nuorteva, M., 1992. Pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* in commercial sawn wood and its control by kiln-heating. *Scandinavian Journal of Forest Research* **7**, 113–120. doi:10.1080/02827589209382703
- Triantaphyllou, A.C., 1973. Environmental sex differentiation of nematodes in relation to pest management. *Annual review of phytopathology*, **11**(1), 441–462 <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.py.11.090173.002301>.
- Triantaphyllou, A.C., Esbenschade, P.R., 1990. Demonstration of multiple mating in *Heterodera glycines* with biochemical markers. *Journal of Nematology* **22**, 452–456.
- Trudgill, D.L., 1997. Parthenogenetic root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.); how can these biotrophic endoparasites have such an enormous host range? *Plant Pathology* **46**, 26–32. doi:10.1046/j.1365-3059.1997.d01-201.x
- Trudgill, D.L., 1972. Influence of feeding duration on moulting and sex determination of *Meloidogyne incognita*. *Nematologica* **18**, 476–481.
- Trudgill, D.L., Blok, V.C., 2001. Apomictic, polyphagous root-knot nematodes: exceptionally successful and damaging biotrophic root pathogens. *Annual Review of Phytopathology* **39**, 53–77. doi:10.1146/annurev.phyto.39.1.53
- Ugarte, C.M., Zaborski, E.R., Wander, M.M., 2013. Nematode indicators as integrative measures of soil condition in organic cropping systems. *Soil Biology and Biochemistry* **64**, 103–113. doi:10.1016/j.soilbio.2013.03.035
- Umesh, K.C., Ferris, H., Bayer, D.E., 1994. Competition between the plant-parasitic nematodes *Pratylenchus neglectus* and *Meloidogyne chitwoodi*. *Journal of Nematology* **26**, 286–295.
- Upadhyay, R. S., Oostenbrink, M., & Khan, A. M., 1972. The effect of different soil types on the density of nematode populations. *Indian Journal of Nematology*, **2**, 42–53.
- van de Velde, C., Coomans, A., 1991. The ultrastructure of the buccal cavity of the monhysterid nematodes *Geomonhystera disjuncta* and *Diplolaimella dievengatensis*. *Revue de Nématologie* **14**, 133–146.
- Vellend, M., Geber, M.A., 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* **8**, 767–781. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00775.x
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Nentwig, W., Olenin, S., Roques, A., Roy, D., Hulme, P.E., 2010. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**, 135–144. doi:10.1890/080083

- Villenave, C., Cadet, P., 1998. Interactions of *Helicotylenchus dihystra*, *Pratylenchus pseudopratensis*, and *Tylenchorhynchus gladiolatus* on two plants from the soudano-sahelian zone of West Africa. *Nematropica* **28**, 31–39.
- Villenave, C., Jimenez, A., Guernion, M., Pérès, G., Cluzeau, D., Mateille, T., Martiny, B., Fargette, M., Tavoillot, J., 2013. Nematodes for soil quality monitoring: results from the RMQS BioDiv programme. *Open Journal of Soil Science* **3**, 30–45. doi:10.4236/ojss.2013.31005
- Vrain, T.C., McNamara, D.G., 1994. Potential for identification of quarantine nematodes by PCR1. *EPPO Bulletin* **24**, 453–458. doi:10.1111/j.1365-2338.1994.tb01404.x
- Wah Chu, K., Chow, K.L., 2002. Synergistic toxicity of multiple heavy metals is revealed by a biological assay using a nematode and its transgenic derivative. *Aquatic Toxicology* **61**, 53–64. doi:10.1016/S0166-445X(02)00017-6
- Wallace, H.R., 1968. The dynamics of nematode movement. *Annual Review of Phytopathology* **6**, 91–114. doi:10.1146/annurev.py.06.090168.000515
- Wang, C.Y., Fang, Z.M., Wang, Z., Zhang, D.L., Gu, L.J., Lee, M.R., Liu, L., Sung, C.K., 2011. Biological control of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* by application of the endoparasitic fungus *Esteya vermicola*. *BioControl* **56**, 91–100. doi:10.1007/s10526-010-9302-1
- Webster, R., Boag, B., 1992. Geostatistical analysis of cyst nematodes in soil. *Journal of Soil Science* **43**, 583–595. doi:10.1111/j.1365-2389.1992.tb00162.x
- Wei, C., Zheng, H., Li, Q., Lü, X., Yu, Q., Zhang, H., Chen, Q., He, N., Kardol, P., Liang, W., Han, X., 2012. Nitrogen addition regulates soil nematode community composition through ammonium suppression. *PLoS ONE* **7**, e43384. doi:10.1371/journal.pone.0043384
- Wesemael, W.M.L., Moens, M., 2008. Quality damage on carrots (*Daucus carota* L.) caused by the root-knot nematode *Meloidogyne chitwoodi*. *Nematology* **10**, 261–270. doi:10.1163/156854108783476368
- Wesemael, W.M.L., Perry, R.N., Moens, M., 2006. The influence of root diffusate and host age on hatching of the root-knot nematodes, *Meloidogyne chitwoodi* and *M. fallax*. *Nematology* **8**, 895–902. doi:10.1163/156854106779799204
- Whipps, J.M., 2001. Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany* **52**, 487–511. doi:10.1093/jexbot/52.suppl_1.487
- Whitehead, A.G., Hooper, D.J., 1970. Needle nematodes (*Longidorus* spp.) and stubby-root nematodes (*Trichodorus* spp.) harmful to sugar beet and other field crops in England. *Annals of Applied Biology* **65**, 339–350. doi:10.1111/j.1744-7348.1970.tb05502.x
- Williamson, M., Fitter, A., 1996. The varying success of invaders. *Ecology* **77**, 1661–1666. doi:10.2307/2265769
- Wishart, J., Blok, V.C., Phillips, M., Davies, K.S., 2004. *Pasteuria penetrans* and *P. nishizawae* attachment to *Meloidogyne chitwoodi*, *M. fallax* and *M. hapla*. *Nematology* **6**, 507–510.
- Yan, X., Zhenyu, L., Gregg, W.P., Dianmo, L., 2001. Invasive species in China — an overview. *Biodiversity and Conservation* **10**, 1317–1341. doi:10.1023/A:1016695609745
- Yeates, G. w., Dando, J.L., Shepherd, T.G., 2002. Pressure plate studies to determine how moisture affects access of bacterial-feeding nematodes to food in soil. *European Journal of Soil Science* **53**, 355–365. doi:10.1046/j.1365-2389.2002.00466.x
- Yeates, G.W., 2003. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils* **37**, 199–210. doi:10.1007/s00374-003-0586-5
- Yeates, G.W., 1994. Modification and qualification of the nematode maturity index. *Pedobiologia* **38**, 97–101.
- Yeates, G.W., Bongers, T., 1999. Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**, 113–135. doi:10.1016/S0167-8809(99)00033-X
- Yeates, G.W., Bongers, T., De Goede, R.G.M., Freckman, D.W., Georgieva, S.S., 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera — an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology* **25**, 315–331.

- Young, I.M., Ritz, K., 2000. Tillage, habitat space and function of soil microbes. *Soil and Tillage Research* **53**, 201–213. doi:10.1016/S0167-1987(99)00106-3
- Yu, Z., Chen, X., Zhang, J., Wang, R., Yin, D., 2013. Transgenerational effects of heavy metals on L3 larva of *Caenorhabditis elegans* with greater behavior and growth inhibitions in the progeny. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **88**, 178–184. doi:10.1016/j.ecoenv.2012.11.012
- Zhang, Z., Zhang, Xiao-ke, Zhao, J., Zhang, Xiao-ping, Liang, W., 2015. Tillage and rotation effects on community composition and metabolic footprints of soil nematodes in a black soil. *European Journal of Soil Biology* **66**, 40–48. doi:10.1016/j.ejsobi.2014.11.006
- Zhao, J., Neher, D.A., 2013. Soil nematode genera that predict specific types of disturbance. *Applied Soil Ecology* **64**, 135–141. doi:10.1016/j.apsoil.2012.11.008
- Zhao, L., Mota, M., Vieira, P., Butcher, R.A., Sun, J., 2014. Interspecific communication between pinewood nematode, its insect vector, and associated microbes. *Trends in Parasitology* **30**, 299–308. doi:10.1016/j.pt.2014.04.007
- Zheng, G.D., Shi, L.B., Wu, H.Y., Peng, D.L., 2012. Nematode communities in continuous tomato-cropping field soil infested by root-knot nematodes. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science* **62**, 216–223. doi:10.1080/09064710.2011.598545
- Zhong, S., Zeng, H., Jin, Z., 2016. Response of soil nematode community composition and diversity to different crop rotations and tillage in the tropics. *Applied Soil Ecology* **107**, 134–143. doi:10.1016/j.apsoil.2016.05.013

Annexe I : *Supplementary material* associé à l'article 1

Table S1

Limits and values used to code each MCA variables among the year periods. Limits were determine mainly based on quartiles of each variables when four classes were possible, or based on the presence/absence in order to obtain classes of variables as balanced as possible

Codes	Year period	Limits and values
Tillage / NoTillage	2013	Tillage = 1 ; NoTillage = 0
	2012-2013	Tillage = 1 ; NoTillage = 0
	2011-2013	NoTillage = 0 ; Few = 1 ; Alot >1
	2010-2013	NoTillage = 0 ; Few = 1 ; Medium = 2 ; Alot >2
	2014	Tillage = 1 ; NoTillage = 0
	2013-2014	NoTillage = 0 ; Few = 1 ; Alot >1
	2012-2014	Few = 1 ; Medium = 2 ; Alot >2
	2011-2014	NoTillage = 0 ; Few <3 ; Medium <4 ; Alot >4
	2010-2014	NoTillage = 0 ; Few <3 ; Medium <5 ; Alot >5
SupW	2013	VeryFew <2 ; Medium <3 ; Alot >3
	2012-2013	VeryFew <4 ; Few <5 ; Medium <6 ; Alot >6
	2011-2013	VeryFew <6 ; Few <8 ; Medium <9 ; Alot >9
	2010-2013	VeryFew <7 ; Few <10 ; Medium <11 ; Alot >11
	2014	VeryFew <2 ; Few <3 ; Medium <4 ; Alot >4
	2013-2014	VeryFew <3 ; Few <5 ; Medium <6 ; Alot >6
	2012-2014	VeryFew <6 ; Few <7 ; Medium <9 ; Alot >9
	2011-2014	VeryFew <7 ; Few <10 ; Medium <12 ; Alot >12
	2010-2014	VeryFew <9 ; Few <12 ; Medium <14 ; Alot >14
Herbi	2013	VeryFew <3 ; Few <4 ; Medium <6 ; Alot >6
	2012-2013	VeryFew <4 ; Few <6 ; Medium <10 ; Alot >10
	2011-2013	VeryFew <8 ; Few <10 ; Medium <13 ; Alot >13
	2010-2013	VeryFew <10 ; Few <13 ; Medium <17 ; Alot >17
	2014	VeryFew <3 ; Few <4 ; Medium <5 ; Alot >5
	2013-2014	VeryFew <5 ; Few <7 ; Medium <9 ; Alot >9
	2012-2014	VeryFew <7 ; Few <10 ; Medium <16 ; Alot >16
	2011-2014	VeryFew <10 ; Few <13 ; Medium <18 ; Alot >18
	2010-2014	VeryFew <13 ; Few <17 ; Medium <23 ; Alot >23
NHerbi	2013	VeryFew <5 ; Few <7 ; Medium <9 ; Alot >9
	2012-2013	VeryFew <8 ; Few <12 ; Medium <15 ; Alot >15
	2011-2013	VeryFew <13 ; Few <17 ; Medium <20 ; Alot >20
	2010-2013	VeryFew <17 ; Few <22 ; Medium <25 ; Alot >25
	2014	VeryFew <4 ; Few <5 ; Medium <6 ; Alot >6
	2013-2014	VeryFew <9 ; Few <11 ; Medium <15 ; Alot >15
	2012-2014	VeryFew <13 ; Few <16 ; Medium <20 ; Alot >20
	2011-2014	VeryFew <18 ; Few <21 ; Medium <27 ; Alot >27
	2010-2014	VeryFew <22 ; Few <26 ; Medium <31 ; Alot >31

Table S1 (Continued)

Codes	Year period	Limits and values
Silt	-	VeryFew <49.58 ; Few <55.75 ; Medium <63.58 ; Alot >63.58
pH	-	Acid < 7.157 ; Acid/Neutral < 7.945 ; Neutral/Basic < 8.148 ; Basic > 8.148
Crops	2013	Wheat ; Barley ; Oilseed
	2012-2013	Brassicacea: at least 1 oilseed or mustard ; Cereals : no oilseed or mustard
	2011-2013	Brassicacea: at least 1 oilseed or mustard ; Cereals : no oilseed or mustard
	2010-2013	Brassicacea: at least 2 oilseed or mustard ; Cereals < 2 oilseed or mustard
	2014	Wheat ; Barley ; Oilseed ; Other
	2013-2014	Brassicacea: at least 1 oilseed or mustard ; Cereals : no oilseed or mustard
	2012-2014	Brassicacea: at least 1 oilseed or mustard ; Cereals : no oilseed or mustard
	2011-2014	Brassicacea: at least 2 oilseed or mustard ; Cereals < 2 oilseed or mustard
	2010-2014	Brassicacea: at least 2 oilseed or mustard ; Cereals < 2 oilseed or mustard

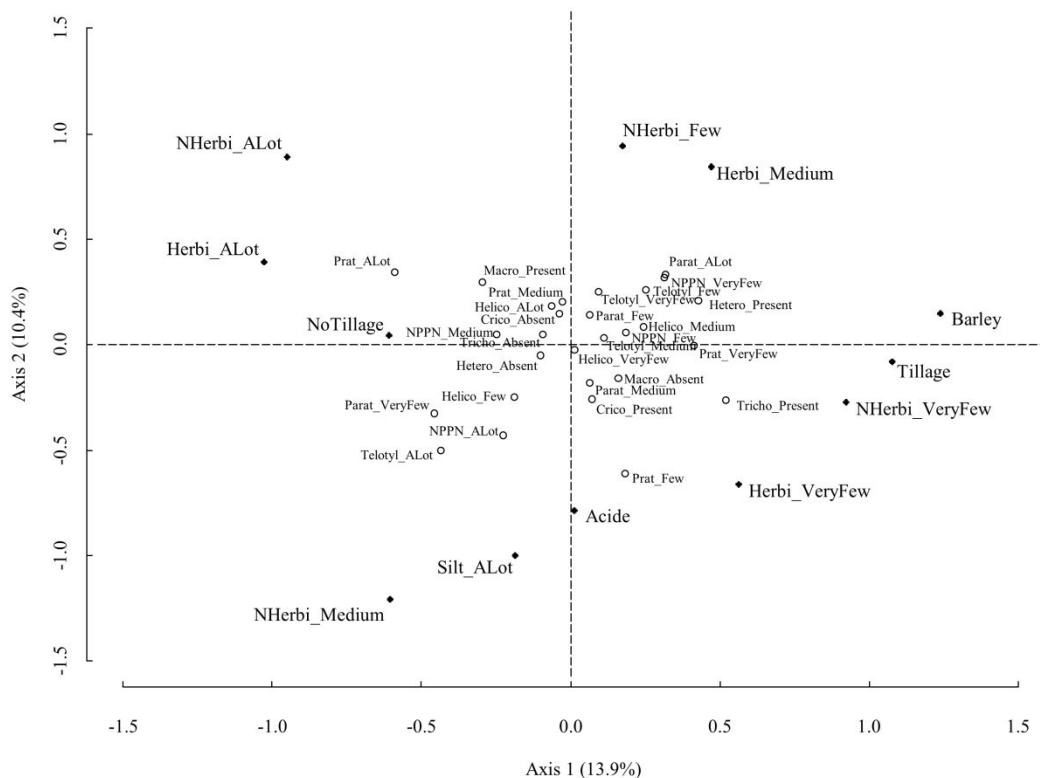


Fig. S1: Projection of classes/modalities of environmental and anthropic variables from 2013 using MCA (see Table 2 for abbreviation meanings and Table S1 for classes limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 7.14. The 2013 PPN modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

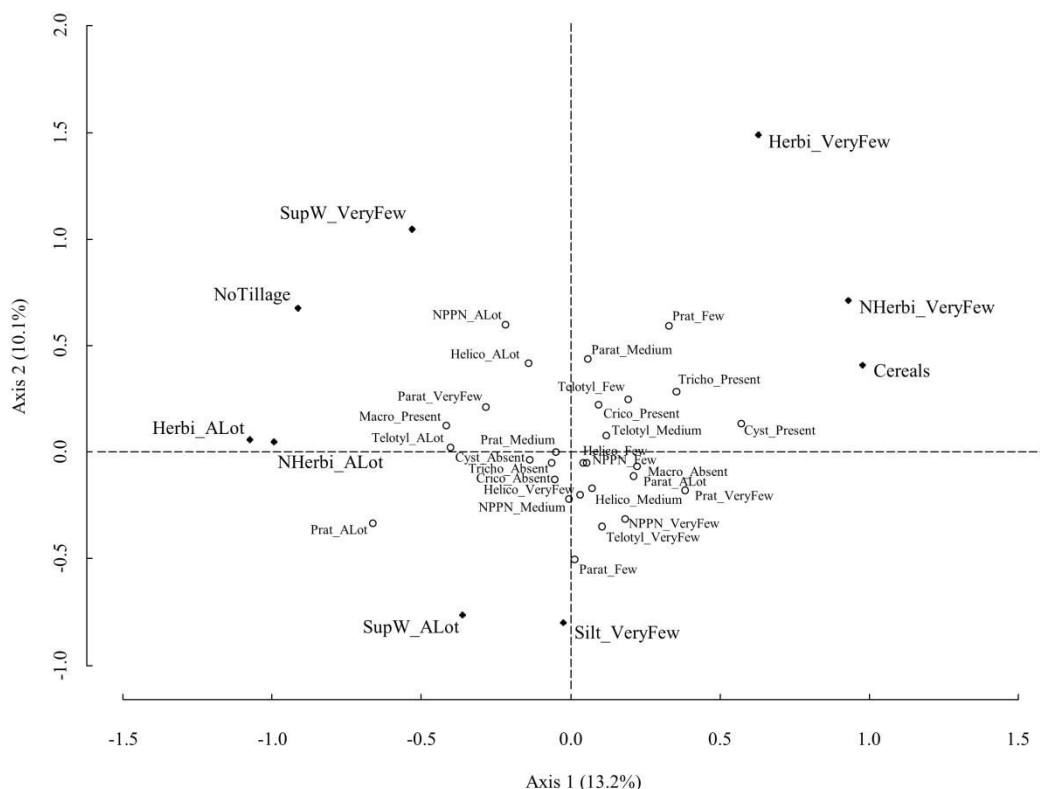
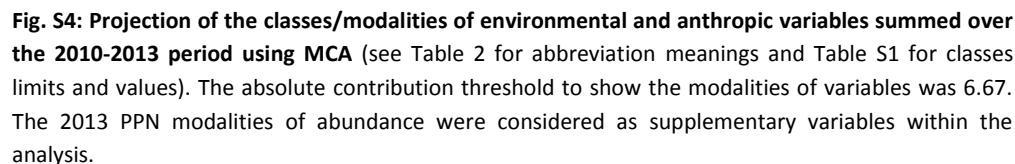
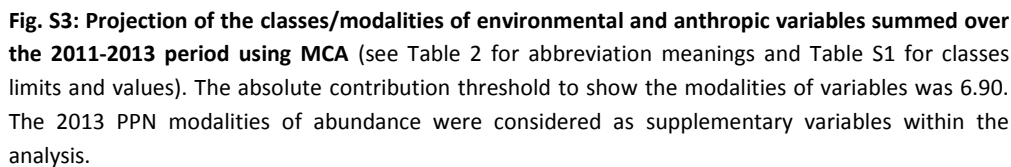


Fig. S2: Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2012-2013 period using MCA (see Table 2 for abbreviation meanings and Table S1 for classes limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 7.14. The 2013 PPN modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.



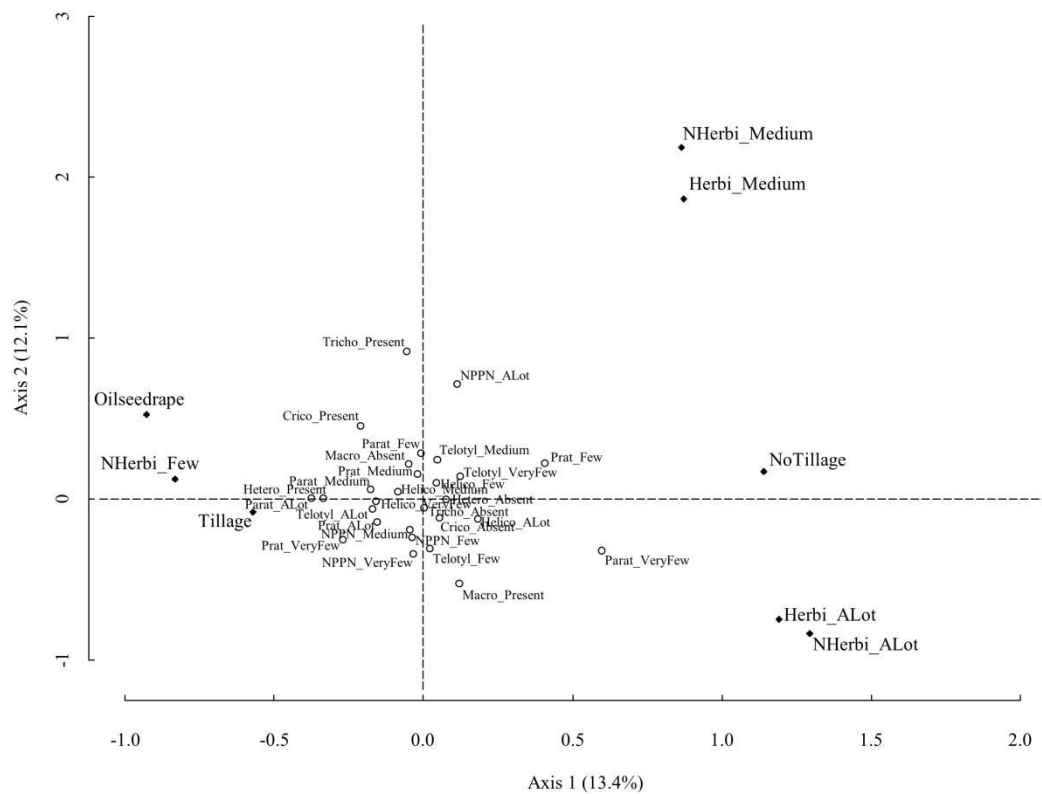


Fig. S5: Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables from 2014 using MCA (see Table 2 for abbreviation meanings and Table S1 for classes limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.67. The 2014 PPN modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

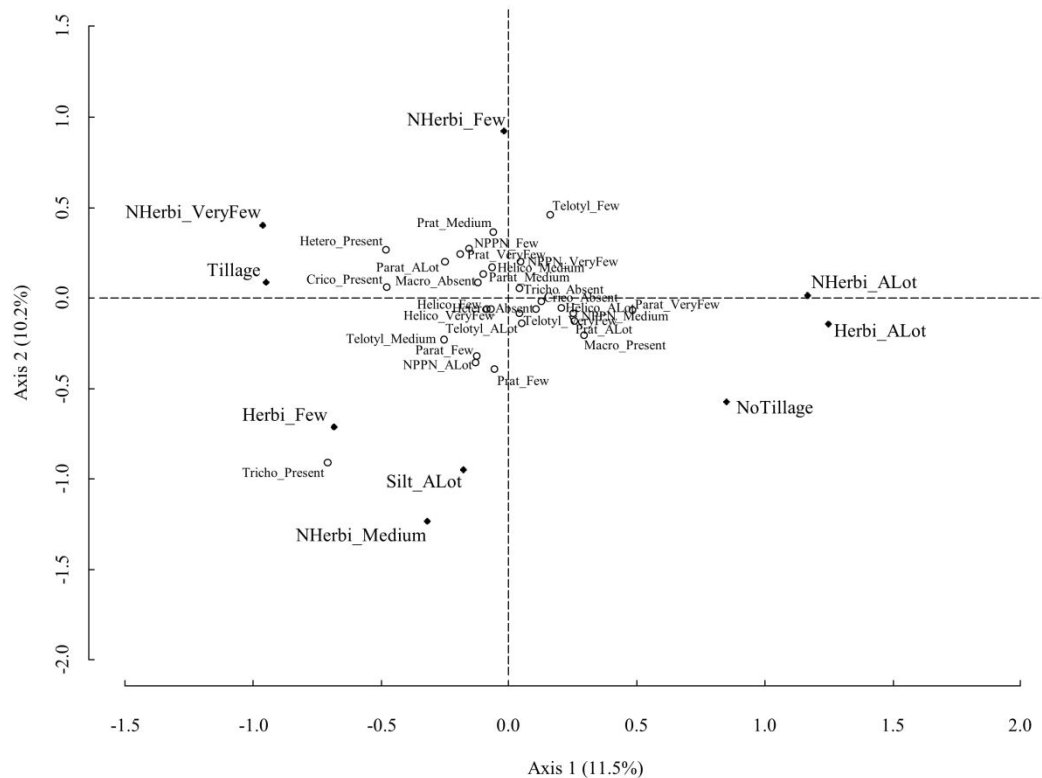


Fig. S6: Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2013-2014 period using MCA (see Table 2 for abbreviation meanings and Table S1 for classes limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.90. The 2014 PPN modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

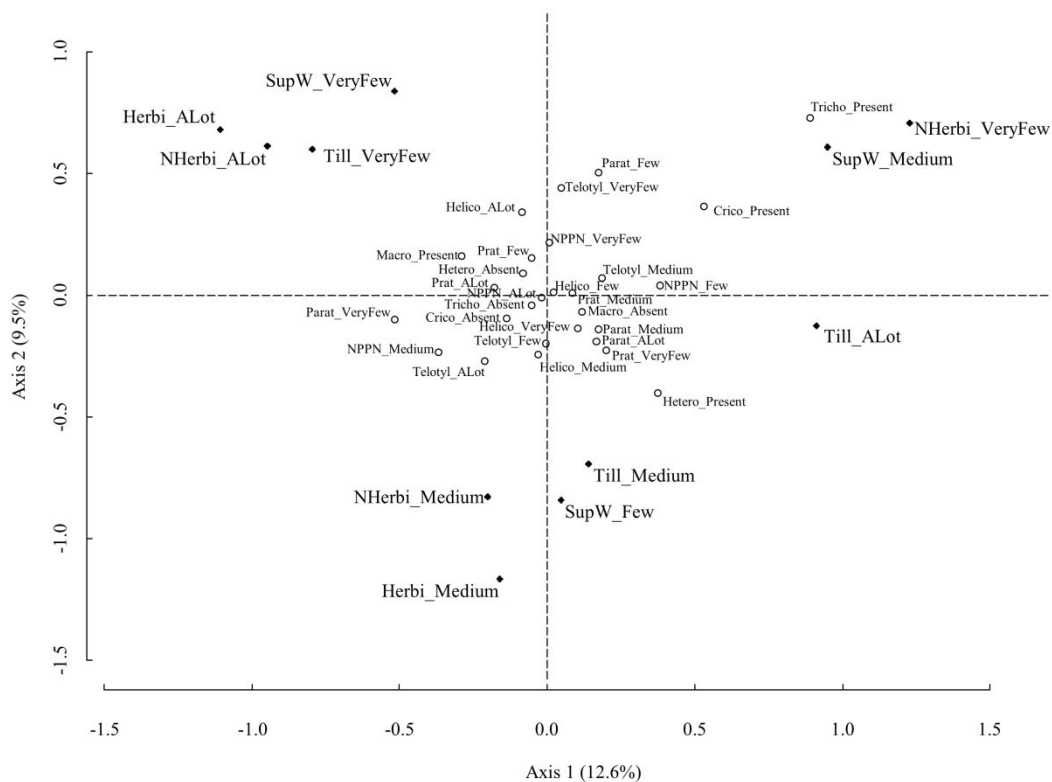


Fig. S7: Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2012-2014 period using MCA (see Table 2 for abbreviation meanings and Table S1 for classes limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.90. The 2014 PPN modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

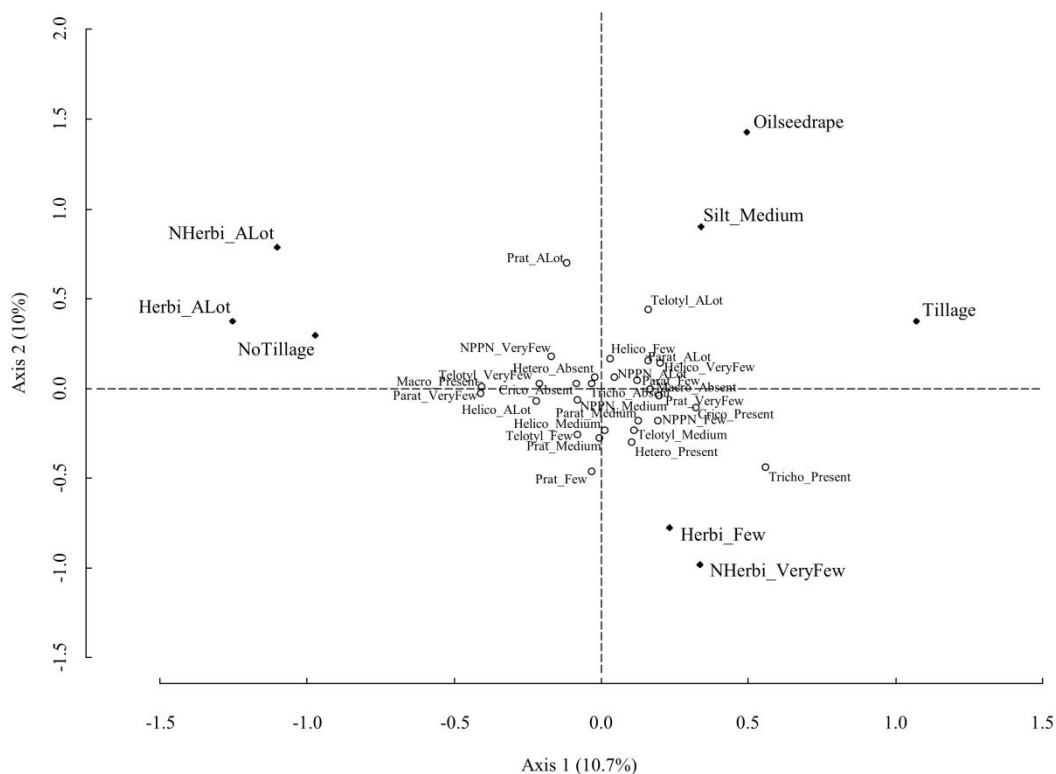


Fig. S8: Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2011-2014 period using MCA (see Table 2 for abbreviation meanings and Table S1 for classes limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.67. The 2014 PPN modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

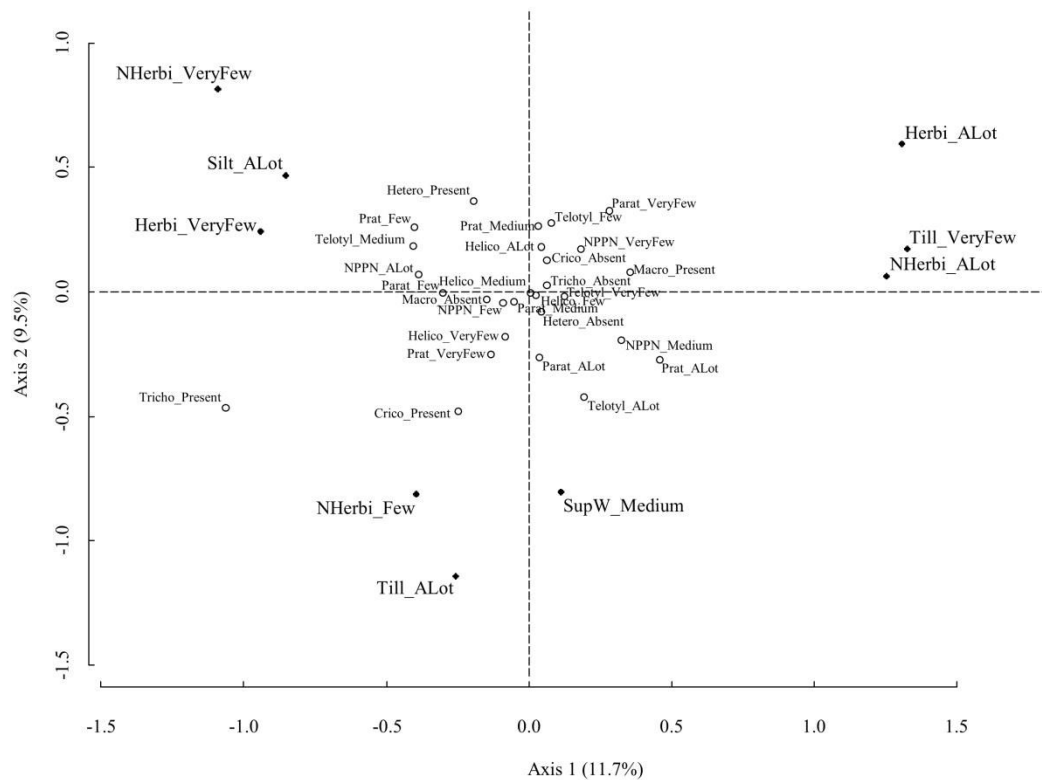


Fig. S9: Projection of the classes/modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2010-2014 period using MCA (see Table 2 for abbreviation meanings and Table S1 for classes limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.67. The 2014 PPN modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

Table S2

Full results of models selections for 2013 samplings

	Variable	Cultural practices 2013			Cultural practices 2012-2013			Cultural practices 2011-2013			Cultural practices 2010-2013		
		Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW
<i>Helicotylenchus</i>	(Intercept)	5.336	5.121, 5.550		5.374	5.074, 5.674		5.391	4.969, 5.812		5.427	5.046, 5.809	
	Tillage	-0.026	-0.191, 0.140	0.20	-0.027	-0.151, 0.098	0.24	-0.007	-0.061, 0.047	0.14	-0.013	-0.075, 0.050	0.24
	Superficial work	-	-	-	-0.004	-0.040, 0.031	0.15	-0.010	-0.056, 0.036	0.29	-0.007	-0.040, 0.027	0.24
	Herbicides	0.005	-0.022, 0.033	0.24	0.002	-0.012, 0.017	0.18	0.003	-0.013, 0.020	0.28	0.001	-0.009, 0.011	0.15
	Non herbicides	0.001	-0.010, 0.012	0.15	0.001	-0.007, 0.008	0.13	0.001	-0.006, 0.008	0.12	-	-	-
<i>Pratylenchus</i>	(Intercept)	3.937	3.420, 4.454		3.668	3.140, 4.196		3.940	3.098, 4.781		3.992	3.102, 4.882	
	Tillage	-0.437	-1.027, 0.153	0.84	-0.055	-0.276, 0.166	0.36	-0.273	-0.476, -0.070	1.00	-0.188	-0.339, 0.037	1.00
	Superficial work	0.050	-0.129, 0.229	0.36	-	-	-	0.040	-0.058, 0.139	0.54	0.013	-0.041, 0.066	0.35
	Herbicides	-0.060	-0.164, 0.044	0.71	-0.021	-0.081, 0.039	0.48	-0.037	-0.107, 0.033	0.66	-0.028	-0.096, 0.039	0.55
	Non herbicides	0.075	0.007, 0.143	1.00	0.056	0.014, 0.102	1.00	0.044	-0.002, 0.090	1.00	0.039	-0.003, 0.081	1.00
<i>Macrotrophurus</i>	(Intercept)	-2.285	-5.024, 0.453		-2.095	-5.397, 1.208		-2.497	-6.635, 1.642		-1.367	-5.061, 2.327	
	Tillage	-2.682	-5.224, -0.139	1.00	-1.949	-3.381, -0.516	1.00	-0.772	-1.894, 0.350	0.82	-0.835	-1.580, -0.090	1.00
	Superficial work	0.233	-0.663, 1.135	0.31	0.299	-0.346, 0.943	0.61	0.029	-0.203, 0.260	0.16	-	-	-
	Herbicides	0.016	-0.140, 0.173	0.15	-	-	-	0.047	-0.117, 0.212	0.34	0.023	-0.107, 0.153	0.26
	Non herbicides	0.012	-0.094, 0.118	0.16	-	-	-	0.007	-0.060, 0.072	0.14	0.007	-0.059, 0.072	0.20
<i>Paratylenchus</i>	(Intercept)	2.872	2.045, 3.700		2.280	0.695, 3.864		1.792	0.210, 3.373		2.371	0.382, 4.360	
	Tillage	0.463	-0.602, 1.528	0.59	0.462	-0.289, 1.212	0.78	0.559	0.174, 0.944	1.00	0.216	-0.169, 0.601	0.73
	Superficial work	0.017	-0.155, 0.189	0.12	-	-	-	-0.095	-0.292, 0.103	0.57	-0.030	-0.160, 0.101	0.27
	Herbicides	0.007	-0.055, 0.069	0.14	0.014	-0.054, 0.082	0.21	0.043	-0.068, 0.154	0.50	0.006	-0.039, 0.052	0.11
	Non herbicides	0.004	-0.035, 0.043	0.13	0.024	-0.045, 0.095	0.38	0.040	-0.038, 0.117	0.60	0.023	-0.039, 0.085	0.49
<i>Criconemoides</i>	(Intercept)	-2.024	-4.588, 0.541		-1.014	-4.278, 2.251		-1.707	-5.082, 1.668		-2.219	-5.215, 0.777	
	Tillage	0.768	-1.584, 3.120	0.42	0.605	-0.891, 2.100	0.51	0.106	-0.447, 0.660	0.29	0.063	-0.306, 0.433	0.21
	Superficial work	-0.206	-1.039, 0.628	0.35	-0.425	-1.133, 0.282	0.77	-0.121	-0.533, 0.291	0.39	-0.036	-0.255, 0.184	0.21
	Herbicides	-0.182	-0.656, 0.292	0.53	-	-	-	-0.008	-0.081, 0.065	0.14	-0.008	-0.082, 0.067	0.16
	Non herbicides	0.076	-0.199, 0.351	0.32	0.010	-0.063, 0.083	0.16	-	-	-	-	-	-

Table S2 (Continued)

	Variable	Cultural practices 2013			Cultural practices 2012-2013			Cultural practices 2011-2013			Cultural practices 2010-2013		
		Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW
<i>Trichodorus</i>	(Intercept)	-5.925	-9.285, -2.565		-5.672	-8.758, -2.586		-5.938	-8.916, -2.960		-5.973	-8.997, -2.948	
	Tillage	0.197	-1.232, 1.626	0.19	-	-	-	0.067	-0.551, 0.686	0.27	0.071	-0.442, 0.585	0.28
	Superficial work	0.081	-0.579, 0.742	0.19	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Herbicides	-0.024	-0.266, 0.218	0.18	-0.020	-0.184, 0.143	0.28	-	-	-	-	-	-
	Non herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heterodera</i>	(Intercept)	-7.476	-10.903, -4.050		-7.486	-11.582, -3.390		-8.341	-13.547, -3.135		-7.738	-13.381, -2.094	
	Tillage	0.181	-1.419, 1.781	0.16	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Superficial work	0.054	-0.625, 0.733	0.15	0.057	-0.427, 0.541	0.19	0.117	-0.489, 0.722	0.32	0.063	-0.359, 0.485	0.21
	Herbicides	-0.022	-0.305, 0.260	0.15	-0.015	-0.187, 0.158	0.17	-	-	-	-0.011	-0.155, 0.132	0.17
	Non herbicides	-0.016	-0.196, 0.164	0.15	-0.014	-0.152, 0.123	0.18	-	-	-	-0.009	-0.107, 0.089	0.17
Other Telotylenchidae	(Intercept)	4.633	4.286, 4.980		4.754	4.306, 5.201		4.832	4.223, 5.441		5.066	4.248, 5.884	
	Tillage	-0.022	-0.222, 0.178	0.17	-0.059	-0.284, 0.165	0.36	-0.015	-0.112, 0.081	0.21	-0.006	-0.063, 0.052	0.15
	Superficial work	-0.012	-0.102, 0.0081	0.17	-0.006	-0.055, 0.044	0.15	-0.024	-0.107, 0.058	0.38	-0.044	-0.124, 0.037	0.72
	Herbicides	-	-	-	-0.004	-0.030, 0.021	0.27	-	-	-	-0.002	-0.017, 0.013	0.16
	Non herbicides	0.004	-0.019, 0.028	0.23	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Non-Phytoparasites	(Intercept)	6.905	6.77, 7.133		7.452	7.174, 7.731		7.558	7.244, 7.872		7.573	7.206, 7.940	
	Tillage	-0.108	-0.368, 0.152	0.54	-0.349	-0.475, -0.222	1.00	-0.208	-0.291, -0.125	1.00	-0.155	-0.225, -0.086	1.00
	Superficial work	-0.003	-0.040, 0.033	0.08	0.004	-0.023, 0.031	0.18	-	-	-	-	-	-
	Herbicides	-0.018	-0.063, 0.028	0.55	-0.028	-0.061, 0.005	0.83	-0.003	-0.022, 0.015	0.31	-0.013	-0.044, 0.018	0.56
	Non herbicides	0.005	-0.018, 0.028	0.24	-0.007	-0.030, 0.015	0.42	-0.022	-0.038, -0.006	1.00	-0.011	-0.032, 0.009	0.67

- indicates that variable were not present in the top 2AICc models

0

Table S3

Full results of models selections for 2014 samplings

	Variable	Cultural practices 2014			Cultural practices 2013-2014			Cultural practices 2012-2014			Cultural practices 2011-2014			Cultural practices 2010-2014		
		Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW
<i>Helicotylenchus</i>	(Intercept)	4.644	4.231, 5.057		4.769	4.352, 5.185		4.721	4.258, 5.184		4.763	4.256, 5.270		4.744	4.171, 5.316	
	Tillage	0.061	-0.235, 0.357	0.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Herbicides	0.079	0.014, 0.143	1.00	0.020	-0.023, 0.062	0.60	0.011	-0.020, 0.042	0.50	0.011	-0.017, 0.040	0.49	0.009	-0.017, 0.036	0.43
	Non herbicides	0.004	-0.028, 0.036	0.21	0.007	-0.020, 0.035	0.39	0.009	-0.017, 0.035	0.50	0.004	-0.013, 0.020	0.23	0.004	-0.013, 0.020	0.27
<i>Pratylenchus</i>	(Intercept)	3.658	3.157, 4.159		3.294	2.705, 3.883		3.323	2.692, 3.954		3.430	2.641, 4.219		3.452	2.649, 4.256	
	Tillage	-0.152	-0.639, 0.335	0.44	-	-	-	-	-	-	-0.020	-0.126, 0.087	0.28	-0.015	-0.098, 0.067	0.21
	Herbicides	-	-	-	-0.011	-0.056, 0.033	0.34	-0.005	-0.033, 0.023	0.23	-0.004	-0.028, 0.021	0.16	-0.004	-0.031, 0.022	0.17
	Non herbicides	0.012	-0.043, 0.067	0.33	0.035	-0.016, 0.086	0.81	0.021	-0.018, 0.060	0.71	0.014	-0.022, 0.049	0.55	0.011	-0.022, 0.044	0.47
<i>Macrotrophurus</i>	(Intercept)	-4.518	-7.907, -1.129		-4.099	-7.282, -0.916		-3.810	-7.769, 0.084		-4.472	-7.979, -0.965		-4.418	-8.324, -0.512	
	Tillage	-0.128	-1.307, 1.052	0.17	-0.247	-1.252, 0.758	0.35	-0.238	-1.097, 0.621	0.40	-0.075	-0.506, 0.356	0.21	-0.096	-0.536, 0.343	0.25
	Herbicides	0.020	-0.182, 0.223	0.17	0.125	-0.118, 0.368	0.62	0.084	-0.135, 0.304	0.56	0.055	-0.119, 0.229	0.43	0.057	-0.124, 0.239	0.43
	Non herbicides	-0.067	-0.426, 0.292	0.25	-0.038	-0.208, 0.131	0.27	-0.032	-0.176, 0.111	0.25	-0.010	-0.092, 0.072	0.14	-0.012	-0.098, 0.074	0.14
<i>Paratylenchus</i>	(Intercept)	1.952	1.230, 2.675		0.978	-0.292, 2.184		0.738	-0.597, 2.009		0.709	-0.732, 2.151		1.134	-0.702, 2.970	
	Tillage	1.290	0.529, 2.052	1.00	1.020	0.526, 1.536	1.00	0.683	0.348, 1.031	1.00	0.478	0.224, 0.732	1.00	0.342	0.127, 0.557	1.00
	Herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.017	-0.042, 0.076	0.44	-	-	-
	Non herbicides	0.010	-0.056, 0.076	0.29	0.068	0.004, 0.133	1.00	0.058	0.010, 0.106	1.00	0.039	-0.021, 0.098	0.78	0.030	-0.023, 0.083	0.69
<i>Criconemoides</i>	(Intercept)	-6.310	-9.217, -4.101		-6.389	-9.291, -4.205		-6.498	-9.171, -3.824		-6.493	-9.166, -3.820		-6.541	-9.278, -3.804	
	Tillage	-	-	-	-	-	-	0.075	-0.595, 0.745	0.27	0.053	-0.447, 0.553	0.27	0.064	-0.387, 0.515	0.29
	Herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Non herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Table S3 (Continued)

	Variable	Cultural practices 2014			Cultural practices 2013-2014			Cultural practices 2012-2014			Cultural practices 2011-2014			Cultural practices 2010-2014		
		Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW
<i>Trichodorus</i>	(Intercept)	-9.029	-18.384, -5.802		-8.441	-14.423, -2.459		-8.250	-14.571, -1.929		-8.348	-14.644, -2.052		-8.282	-14.773, -1.791	
	Tillage	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Herbicides	-	-	-	-0.096	-0.867, 0.675	0.29	-0.086	-0.687, 0.515	0.30	-0.055	-0.469, 0.358	0.29	-0.048	-0.392, 0.296	0.29
	Non herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heterodera</i>	(Intercept)	-7.644	-11.468, -3.819		-7.904	-11.455, -4.354		-7.798	-11.206, -4.390		-7.860	-11.391, -5.672		-7.860	-11.391, -5.672	
	Tillage	0.231	-2.021, 2.483	0.21	0.203	-1.153, 1.559	0.24	0.069	-0.685, 0.823	0.21	-	-	-	-	-	-
	Herbicides	-0.089	-0.780, 0.602	0.24	-0.021	-0.261, 0.219	0.21	-0.015	-0.177, 0.147	0.21	-	-	-	-	-	-
	Non herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Other Telotylenchidae	(Intercept)	4.450	4.032, 4.868		4.448	4.029, 4.868		4.521	4.269, 4.767		4.473	4.023, 4.924		4.521	4.269, 4.767	
	Tillage	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Non herbicides	0.019	-0.047, 0.085	0.41	0.006	-0.021, 0.033	0.34	-	-	-	0.002	-0.014, 0.019	0.28	-	-	-
Non Phytoparasites	(Intercept)	6.892	6.657, 7.128		6.945	6.666, 7.224		6.888	6.595, 7.180		6.981	6.562, 7.400		6.984	6.560, 7.408	
	Tillage	-0.062	-0.262, 0.139	0.43	-0.060	-0.200, 0.080	0.56	-0.019	-0.095, 0.056	0.33	-0.036	-0.117, 0.045	0.58	-0.020	-0.079, 0.039	0.47
	Herbicides	-0.047	-0.081, -0.013	1.00	-0.027	-0.047, -0.006	1.00	-0.018	-0.035, -0.002	1.00	-0.022	-0.040, -0.003	1.00	-0.020	-0.038, -0.001	1.00
	Non herbicides	-	-	-	-	-	-	0.002	-0.008, 0.011	0.22	0.004	-0.009, 0.017	0.41	0.003	-0.009, 0.016	0.39

- indicates that variable were not present in the top 2AICc models

Annexe II : *Page proofs* de l'article 1

Impact of agricultural practices and environmental variables on plant-parasitic nematode communities in fields at a landscape scale

Nathan GARCIA^{1,2,*}, Laurent FOLCHER¹, Luc BIJU-DUVAL³, Agathe MAUPETIT⁴,
Benoit RICCI³ and Eric GRENIER²

¹ ANSES, Plant Health Laboratory – Nematology Unit, Domaine de la Motte au Vicomte - BP 35327 - 35653 Le Rheu Cédex - France

² IGEPP, Agrocampus-Ouest, INRA, Rennes 1 University, Domaine de la Motte au Vicomte - BP 35327 - 35653 Le Rheu Cédex - France

³ Agroecology, AgroSup Dijon, INRA, Bourgogne Franche-Comté University, 17 rue Sully - BP 86510 - 21065 Dijon Cédex France

⁴ Rennes 1 University, Bretagne-Loire University, CS 74205, 35042 Rennes Cédex, France

Received: 14 September 2017; revised: 20 November 2017

Accepted for publication: 24 November 2017; available online: ???

Summary – Agricultural practices shaping plant-parasitic nematode (PPN) assembly are still unclear, and this limits our understanding of the impact of anthropic disturbances on the resilience of PPN communities and the emergence of agronomic problems. Here the abundance and diversity of PPN in France's oilseed rape production area was determined by sampling 72 fields over two consecutive years. We identified and counted PPN taxa and collected anthropic and environmental variables for the past 5 years. PPN were assigned to seven genera and one family including PPN that have not been identified to genus level. Using multiple correspondence analyses, we selected the main variables and tested their effect on the abundance of each taxon with mixed generalised linear models. We emphasise that at the landscape scale investigated, crop rotations were no longer a major factor impacting the PPN communities. However, we observed that tillage and pesticides had a significant impact on several taxa.

Keywords – agriculture, community ecology, France, model averaging, multiple correspondence analysis, nematode abundance, oilseed rape.

Nematodes are ubiquitous soil fauna that can include plant-parasitic nematodes (PPN), bacterial or fungal feeders, or omnivores. Because of their trophic ecologies, nematodes play a role in nutrient recycling by feeding on plant tissue and microorganisms. PPN can have a significant impact on yields, leading to economic issues (Nicol *et al.*, 2011; Jones *et al.*, 2013). According to Decraemer & Hunt (2013), at least 4100 species of PPN have been described and the impact of many of them is still unknown.

Several studies have dealt with nematode communities but many of them focus on their role as bio-indicators of soil quality. Indeed, various indices, such as the maturity index and the plant-parasitic index (Bongers, 1990; Bongers & Ferris, 1999; see Yeates, 2003 for a nematode index review), have been created to characterise

nematode communities based on the relative proportion of various trophic groups. These indices make it possible to evaluate the impact of soil characteristics or management practices on nematode communities. For example, Ugarte *et al.* (2013) showed that community indices vary during the growing season for different types of agriculture (from conventional to organic), depending, among other things, on N availability and the presence/absence of tillage.

However, even though these indices highlight soil health and provide an overall description of nematode communities, they do not allow for a precise evaluation of the community structure or variations among communities of a single trophic group. The life cycle of PPN is highly susceptible to climatic and host variations. Thus, their communities are influenced by habitat heterogene-

* Corresponding author, e-mail: natgarcia.pro@gmail.com

ity and changes that influence their food sources or environment, including agricultural management practices (Freckman & Ettema, 1993; Villenave *et al.*, 2013). In agroecosystems, changes in PPN communities have received the most attention because of the economic impact of these parasites on crop plants (Gomes *et al.*, 2003; Palomares-Rius *et al.*, 2015; Pokharel *et al.*, 2015). Only a few studies have focused on the impact of environmental factors on the structure of PPN communities. Mateille *et al.* (2014) showed that PPN communities vary among coastal foredunes due to sand texture and mineral and carbonate concentrations. Similar results were found by Palomares-Rius *et al.* (2015), who showed that olive variety and soil texture were the main factors shaping the composition of PPN communities in olive orchards in Spain.

In agricultural studies, authors often examine a single crop or simple rotations involving a maximum of two or three crops (Li *et al.*, 2015; Palomares-Rius *et al.*, 2015). Similarly, authors often focus on the effect of a specific management practice, such as tillage, or on just a few soil parameters (Parmelee & Alston, 1986; Porazinska *et al.*, 1999; Zhang *et al.*, 2015) but rarely on the combination of several management practices and several environmental factors. The agricultural practices shaping the abundance and assembly of PPN are still unclear, and this limits our understanding of the impact of anthropic disturbances on the resilience of PPN communities and the emergence of agronomic problems. As PPN can survive in numerous small patches in the soil environment, spatial sampling is a major key for assessing PPN communities. However, results from spatial sampling alone neglect temporal effects. It is therefore valuable to consider these two types of sampling in order to provide an accurate view of the PPN community. It is worth noting that, as far as we know, only rare investigations have been conducted at the landscape scale (Schomaker & Been, 1999; King & Taberna, 2013) even though this scale is relevant since it can integrate high variability in terms of soil types and climates. Moreover, it is also the scale of human activity, which includes land use and agricultural practices.

In this study, we analysed the relationships between PPN communities and both the physico-chemical properties of the soil and agricultural practices. To this end, we studied an agroecosystem in the east of France composed of 72 fields representing 16 farmers for two successive years. For each of these fields, 5-year rotations, agricultural management practices (number and type of tillage, use of pesticides, use of herbicides, sowing date) and the

physico-chemical proprieties of the soil (soil texture, N, C, organic matter, pH) were collected, offering an opportunity to study the relative influence of soil properties and land management practices in shaping PPN communities at a landscape scale. The following questions have been addressed: are PPN heterogeneously distributed at this spatial scale? Were the PPN communities stable for two successive years? Which variables and land management practices characterise each plant-parasitic genus at this scale?

Materials and methods

SAMPLING AND CHARACTERISTICS OF THE STUDIED AREA

This study was conducted near Dijon, in eastern France (47°14'N, 5°03'E). This geographical area (approximately 1400 ha) is defined as a temperate region with warm summers (Peel *et al.*, 2007). Mean monthly temperatures and rainfall data were collected from October 2012 to September 2014.

Seventy-two fields, ranging from 0.46 ha to 28.65 ha and representing 16 different farms, were sampled in September 2013 and 2014 shortly after harvest time. For each field and each year since 2010, information about cultivation practices, including crop rotations from 2010 to 2014, the type and number of soil operations (deep or superficial tillage), and the type and number of applications of plant protection products (herbicides on the one hand and fungicides, insecticides and molluscicides grouped together under the category of non-herbicides on the other hand), were collected from farmers. No nematicide was used after 2010 in any of the fields. The physico-chemical properties of the soil, including pH, organic carbon, total nitrogen and soil texture, were obtained in September 2011 for each sampled field as described by Dequiedt *et al.* (2011).

Seven sample points were considered alongside the longest diagonal of each field. Two soil cores (depth of 30 cm using a manual auger (diam. 2.5 cm)) were taken at each of the seven points and separated into two plastic bags (the seven points were pooled into the two plastic bags), resulting, per field, in two bags, each containing about 1.5 kg of soil. One bag was used for cyst extraction and identification and the other bag was used for free-living PPN extraction and identification. The GPS coordinates were recorded at each point in 2013 in order to repeat the same sampling process in 2014.

NEMATODE EXTRACTION AND IDENTIFICATION

PPN communities were extracted from 400 g of soil, according to the EPPO bulletin (2013) protocol, using an Oostenbrink elutriator (MEKU) followed by centrifugal flotation. All PPN families and genera from each extract were identified and counted using a stereo microscope (60× magnification). Morphological identifications were achieved based on the expertise of the personnel of the National Reference Laboratory (NRL) and following Siddiqi (2000). In order to standardise the counts, individuals were counted after a dilution step (depending on the density of nematodes in the extracts) in 5 ml of the dilution.

Cyst nematode communities were extracted from 600 g of soil using two sieves fitted together (800 μm for the upper one and 250 μm for the lower one). Then cysts were manually isolated from the total extract obtained on the 250 μm sieve, identified based on the expertise of the NRL and counted using a stereo microscope. Cyst numbers were converted to juvenile numbers based on the mean egg cyst content observed for the extracted cysts.

STATISTICAL ANALYSIS

Statistical analyses were conducted with R software (R Core Team, 2016). Mean monthly temperatures from October 2012 to September 2013, and from October 2013 to September 2014, were compared using Student's *t*-test. Rainfall data for the same periods were compared with the Wilcoxon (non-parametric) test.

Student's *t*-test was also used to assess differences, between 2013 and 2014, in the abundance of each PPN taxon and the Shannon-Weaver diversity index (Shannon & Weaver, 1949).

In order to explain the distribution of the various genera observed regarding the anthropic and environmental variables considered for our study, we used the following statistical strategy. Firstly, we carried out Multiple Correspondence Analysis (MCA) to select the main contributing variables without *a priori* knowledge (Burnham & Anderson, 2002; Grueber *et al.*, 2011). Secondly, we used a model averaging approach (Burnham & Anderson, 2002; Grueber *et al.*, 2011) to assess the influence of the previously selected variables on the abundance of each PPN taxon.

The MCAs were performed using the FactoMineR package (Le *et al.*, 2008) (see Table 1 for the corresponding codes and Table S1 in the supplementary material for the detail of limits and values of each variable). We performed several MCAs for the PPN communities sam-

Table 1. Considered variables and corresponding codes used in the figures of this article and the supplementary material.

Code	Type	Description
Tillage/No tillage	Quantitative	Presence or absence of tillage for the period considered
SupW	Quantitative	Number of superficial tillages for the period considered
Herbi	Quantitative	Number of applications of herbicide products for the period considered
NHerbi	Quantitative	Number of applications of non-herbicide products (fungicides, insecticides or molluscicides) for the period considered
Silt	Quantitative	Percentage of silt in the soil, ranging from 39.1% to 85.8%
pH	Quantitative	pH ranging from 4.83 to 8.40
Surface	Quantitative	Field surface ranging from 0.46 ha to 28.65 ha
Crops	Qualitative	Crop rotation: mainly cereals (wheat and barley), mainly Brassicaceae (oilseed rape and mustard) or mainly other land uses

pled in 2013 and 2014. In order to assess whether past farming practices had an impact on the current abundance of PPN communities, we considered the agricultural practices of the sampling year and the sum of the different practices over previous growing periods (in 2013 and over the 2012-2013, 2011-2013 and 2010-2013 periods for the 2013 sampling; in 2014 and over the 2013-2014, 2012-2014, 2011-2014 and 2010-2014 periods for the 2014 sampling). PPN abundances were considered as supplementary variables and thus did not contribute to the construction of the factorial axis. Furthermore, only the modalities of variables whose absolute contributions were more than twice the mean absolute contribution were represented (Cibois, 1986, 1997). For the model averaging approach, we only used variables showing opposite modalities considering the two factorial axes in at least two different maps.

In accordance with the Grueber *et al.* (2011) appendix, we performed model averaging using Poisson Generalised Linear Mixed Model (GLMM) (Andersen *et al.*, 1997). We implemented field surface as random effect because the sampling protocol described previously was similar for all fields regardless of the surface. We use the corrected Akaike Information Criterion (AICc). We first

built a global model with the lme4 package (Bates *et al.*, 2015), implementing all the explanatory variables selected using MCA. We then performed model averaging with the MuMIn package (Barton, 2016) to rank all the sub-models. We only selected as the best models those having a $\Delta\text{AICc} < 2$, where ΔAICc is the difference between the AICc of each sub-model and the AICc of the first best model (Burnham & Anderson, 2002; Grueber *et al.*, 2011). The procedure estimated an average weight for each explanatory variable based on the number of appearances in the selected models. For the interpretation, we mainly focused on the 95% confidence interval (95% CI) of the estimates and the sum of weights (SW) of each explanatory variable, to highlight the major variables (Galipaud *et al.*, 2014). Variables with a confidence interval including zero were considered to have no effect (Grueber *et al.*, 2011).

Results

PLANT-PARASITIC NEMATODE COMMUNITIES

Among the 72 fields, all PPN genera found were morphologically identified and counted (Table 2): *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Heterodera*, *Macrotrophurus*, *Paratylenchus*, *Criconemoides* and *Trichodorus*. In addition, Telotylenchidae other than *Macrotrophurus* were counted but not identified to the genus level. The *Helicotylenchus* genus was the most abundant genus each year (mean per field: 248.60 ± 15.91 ind. (100 g wet soil)⁻¹ for 2013 and 202.06 ± 18.68 ind. (100 g wet soil)⁻¹ for 2014) (Table 2). On the other hand, *Trichodorus* was

the least abundant genus (1.38 ± 1.05 ind. (100 g wet soil)⁻¹ for 2013 and 0.71 ± 0.38 ind. (100 g wet soil)⁻¹ for 2014) (Table 2). *Helicotylenchus*, *Pratylenchus* and Telotylenchidae were clearly dominant (found in 100% of the fields in 2013 and in 100, 97 and 97%, respectively, of the fields in 2014; Table 2), whereas the others were identified in few fields and were usually less abundant.

A comparison of the Shannon-Weaver index values showed that the diversity of PPN communities changed significantly between 2013 and 2014 ($t = 2.63$, $df = 71$, $P = 0.010$) (Table 2). However, Student's t -test shows significant differences between 2013 and 2014 only for the abundances of *Helicotylenchus*, *Pratylenchus* and *Paratylenchus* ($t = 3.17$, $df = 71$ and $P = 0.002$; $t = 4.75$, $df = 71$ and $P < 10^{-4}$; $t = 3.17$, $df = 71$ and $P = 0.002$, respectively) (Table 2). There were no differences between the mean monthly temperatures and rainfalls (calculated over a year before the sampling dates) of the 2 sampling years ($t = -0.479$, $df = 11$, $P = 0.637$ and $T_w = 83$, $df = 11$, $P = 0.551$, respectively).

The significant differences between the 2013 and 2014 communities and the lack of climate differences between the 2 years suggest a strong impact of the previous year's practices on the PPN communities. This is why we analysed the communities from 2013 and 2014 separately for the rest of the study.

VARIABLE SELECTION

In order to assess the impact of anthropic and environmental variables on the PPN communities, we used MCA to select major variables without *a priori* knowledge to

Table 2. Abundance comparison of the plant-parasitic nematode communities found in 2013 and 2014.

	Mean $\pm$ standard error (ind. (100 g of wet soil) ⁻¹)		Mean abundance comparison 2013-2014			Prevalence (%)	
	2013	2014	<i>t</i>	df	<i>P</i> -value	2013	2014
<i>Helicotylenchus</i>	248.60 $\pm$ 15.91	202.06 $\pm$ 18.68	3.17	71	0.002**	100	100
<i>Pratylenchus</i>	93.40 $\pm$ 8.38	57.28 $\pm$ 5.37	4.75	71	<10 ⁻⁴ ***	100	97
<i>Heterodera</i>	20.20 $\pm$ 8.08	40.70 $\pm$ 17.67	-1.41	71	0.163	19	18
<i>Macrotrophurus</i>	6.58 $\pm$ 2.00	3.29 $\pm$ 1.22	1.59	71	0.117	35	23
<i>Paratylenchus</i>	72.37 $\pm$ 13.07	43.31 $\pm$ 7.30	3.17	71	0.002**	89	84
<i>Criconemoides</i>	7.44 $\pm$ 3.32	8.72 $\pm$ 5.09	-0.49	71	0.623	36	19
<i>Trichodorus</i>	1.38 $\pm$ 1.05	0.71 $\pm$ 0.38	0.89	71	0.379	15	6
Other Telotylenchidae	144.92 $\pm$ 15.12	138.01 $\pm$ 13.73	0.44	71	0.661	100	97
Shannon-Weaver Index	0.50 $\pm$ 0.01	0.47 $\pm$ 0.01	2.63	71	0.010*		

Significance: * $P < 0.05$; ** $P < 0.005$; *** $P < 0.001$.

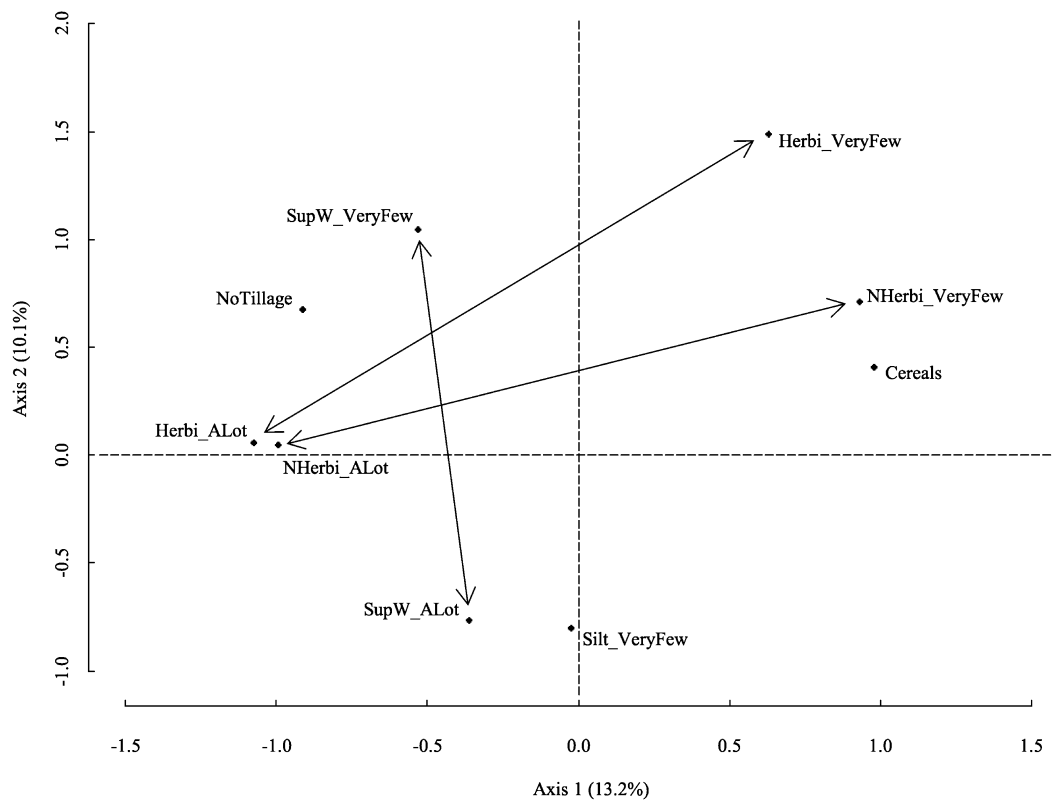


Fig. 1. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2012-2013 period using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). Arrows highlight opposite modalities from a same variable. The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 7.14. See also supplementary material Figure S2 for the visual display of the 2013 plant-parasitic nematode abundance as supplementary variables on this map.

test their influence in the models of the model averaging approach.

Seven variables were implemented in these analyses (Tillage, SupW, Herbi, NHerbi, Silt, pH, Crops) (Table 1) and as PPN abundances were considered as supplementary variables, they did not contribute to the construction of the axes. Depending on the time-period considered, agricultural practices and environmental variables accounted for 10.7-13.9% of the variability of the dataset on the first axis and for 9.5-12.1% on the second axis. On average, taking into account all the factorial maps, the first two axes absorbed about 22.5% of the variance.

The four factorial maps built for the PPN sampled in 2013 (Fig. 1, Figs S1-S4 in the supplementary material) showed opposite modalities for the following variables: Tillage (Figs S1, S4), SupW (Fig. 1, Fig. S3), Herbi and NHerbi (Fig. 1, Figs S1-S4). These four variables were therefore considered for testing in the model averaging approach. For the PPN sampled in 2014, except SupW,

the three same variables were considered based on the five factorial maps built (Fig. 2, Figs S5-S9): Tillage (Fig. 2, Figs S5-S9 in the supplementary material), Herbi and NHerbi (Fig. 2, Figs S5-S9).

MODEL SELECTION AND EFFECT OF ANTHROPIC VARIABLES ON THE ABUNDANCE OF PLANT-PARASITIC NEMATODES

GLMM were implemented with the previously selected variables and using field surface as random effect. Concerning the nematodes sampled in 2013, 16 first-order models, implemented for each taxon and year of a given cultivation practice with the four selected explanatory variables, were ranked. The SW and 95% CI were calculated for the explanatory variables present in the subset of models with a $\Delta AICc < 2$, but only the explanatory variables with an SW = 1 are represented in Table 3. Indeed, the majority of the 95% CIs included zero, indicat-

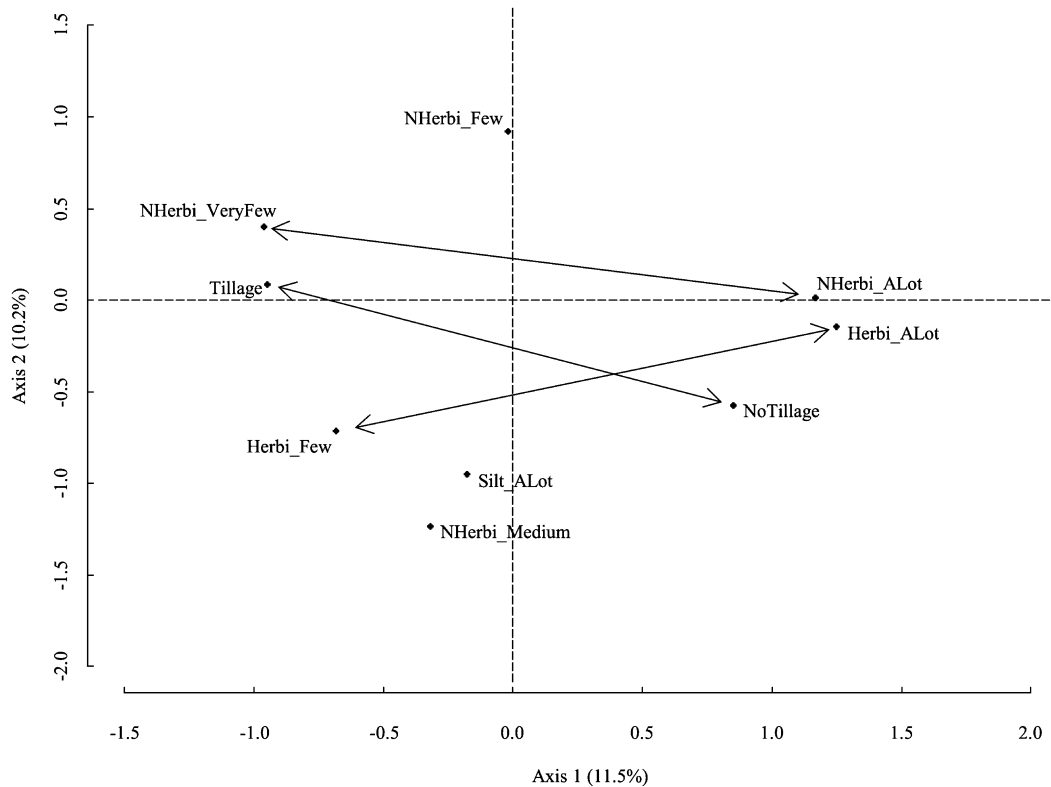


Fig. 2. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2013-2014 period using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). Arrows highlight opposite modalities from a same variable. The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.90. See also supplementary material Figure S6 for the visual display of 2014 plant-parasitic nematode abundance as supplementary variables on this map.

Table 3. Results of models selections for 2013 samplings.

Taxon	Estimate of the significant variables
<i>Pratylenchus</i> =	0.075 Non-herbicide ₂₀₁₃
	0.056 Non-herbicide ₂₀₁₂₋₂₀₁₃
	-0.273 Tillage ₂₀₁₁₋₂₀₁₃
	-0.188 Tillage ₂₀₁₀₋₂₀₁₃
<i>Macrotrophurus</i> =	-2.682 Tillage ₂₀₁₃
	-1.949 Tillage ₂₀₁₂₋₂₀₁₃
	-0.835 Tillage ₂₀₁₀₋₂₀₁₃
<i>Paratylenchus</i> =	0.559 Tillage ₂₀₁₁₋₂₀₁₃

Only the explicative variables with a sum of weights = 1 are presented in the equations preceded by the estimate value. See full results in Table S2 (supplementary material). Indices under each explicative variable indicate the year or period for which the explicative variable is significant.

ing that the effect of the explanatory variables was uncertain. However, each time the $SW = 1$, the 95% CI did not include zero, indicating that the explanatory variable could be considered as significant to explain the abundance of the taxon (for instance, for *Pratylenchus*, 95% CIs for NHerbi 2013 and 2012-2013 were, respectively, 0.007 to 0.143 and 0.014 to 0.102, and 95% CIs for Tillage 2011-2013 and 2010-2013 were, respectively, -0.476 to -0.070 and -0.339 to -0.037 (see full results in Table S2 in the supplementary material)).

In a few cases, explanatory variables had an $SW > 0.8$ (2013 Tillage for *Pratylenchus* ($SW = 0.84$) and 2011-2013 Tillage for *Macrotrophurus* ($SW = 0.82$)). This threshold is sometimes considered as a 'rule of thumb' to highlight the effect of an explanatory variable on a variable but Galipaud *et al.* (2014) demonstrated that this rule is not always accurate. Furthermore, the 95% CI included zero in all such cases (-1.027 to 0.153, -1.894 to 0.350 and -0.061 to 0.005, respectively).

Table 4. Results of models selections for 2014 samplings.

Taxon	Estimate of the significant variables
<i>Helicotylenchus</i> =	0.079 Herbicide ₂₀₁₄
<i>Paratylenchus</i> =	1.290 Tillage ₂₀₁₄ 1.020 Tillage ₂₀₁₃₋₂₀₁₄ + 0.068 Non-herbicide ₂₀₁₃₋₂₀₁₄ 0.683 Tillage ₂₀₁₂₋₂₀₁₄ + 0.058 Non-herbicide ₂₀₁₂₋₂₀₁₄ 0.478 Tillage ₂₀₁₁₋₂₀₁₄ 0.342 Tillage ₂₀₁₀₋₂₀₁₄

Only the explicative variables with a sum of weights = 1 are presented in the equations preceded by the estimate value. See full results in Table S3 (supplementary material). Indices under each explicative variable indicate the year or period for which the explicative variable is significant.

Concerning the nematodes sampled in 2014, for each taxon and year of a given cultivation practice, eight first-order models, implemented with the three selected explanatory variables, were ranked. The SW and 95% CI were calculated for the explanatory variables present in the subset of models with a $\Delta AICc < 2$, but only the explanatory variables with a SW = 1 are represented in Table 4. As for the results of 2013, the majority of the 95% CI included zero, indicating that the effect of the explanatory variables was uncertain. However, as for 2013, each time the SW = 1, the 95% CI did not include zero (for instance, for *Helicotylenchus*, the 95% CI for Herbi 2014 was 0.014 to 0.143 (see full results in Table S3 in the supplementary material)). Unlike the results for 2013, none of the explanatory variables had an SW > 0.8.

Discussion

Oilseed rape-cultivated areas have increased nearly five-fold in France over the last 40 years. Oilseed rape has high nitrogen needs and is now found frequently in field crop rotations in France, sometimes even in very short rotations. This study was the first nematode community analysis conducted in arable fields where oilseed rape was the main crop. It was also the first PPN community analysis conducted at a geographic scale that allowed for the simultaneous integration of the effects of different years, soil types, and land uses and agricultural practices. Our results showed significant spatial and temporal variations in PPN abundance at this newly investigated scale. Statistical analyses allowed us to highlight the impact of soil operations, and more precisely

tillage, as well as the use of plant protection products (*i.e.*, herbicides and non-herbicide products), but not of crop rotation or soil type, contrary to what we might have expected.

SAMPLING PROCESS AND COMPOSITION OF THE COMMUNITIES

The sampling protocol was the same over the 72 fields of the study and was conducted irrespective of the whole surface of each field. This may have led to some bias for an exhaustive description of the nematode biodiversity in the largest fields as rare genera may have not been sampled. We also chose to make composite samples made from a limited number of individual soil cores but still representing a total weight of soil of at least 1.5 kg, as can be found in other studies (Poeydebat *et al.*, 2017). This protocol was considered as the best trade-off between technical effort and accuracy for the community characterisation considering the number of fields investigated and our wish to survey the same sampling points to minimise inter-annual sampling bias. Furthermore, in regards to the damage on crops or pests management, rare species were considered as marginal.

The PPN communities in the investigated area contained eight taxa; this is quite similar to what is commonly found in other anthropic ecosystems (Freckman & Ettema, 1993; Zheng *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2015; Quist *et al.*, 2016) but lower than what has been found in natural ecosystems (Mateille *et al.*, 2014; Renčo *et al.*, 2015). As sampling was performed at the same period for two successive years, but not at different periods during the growing season, we cannot exclude the possibility that we missed some endoparasitic taxa that would have been in root remains or weed roots rather than in soil, or that the abundance of endoparasitic nematodes has been underestimated. However, this is unlikely since we sampled fields shortly after harvest time (*i.e.*, without crops or with very recent seeding) and also since we were able to identify *Pratylenchus* (a migratory endoparasitic nematode) and juveniles of *Heterodera* (a sedentary endoparasitic nematode).

Prevalence revealed that in our study PPN were not always distributed homogeneously throughout the landscape. Indeed, only three out of the eight taxa were found in more than 90% of the fields over the 2 years of sampling. This seems consistent with previous findings in the literature about nematodes living in patches (Goodell & Ferris, 1980), probably because of a low capacity for ac-

tive dispersion (Wallace, 1968) and passive dispersion due to agricultural management (Alenda *et al.*, 2014).

Even though the identified taxa were the same in 2013 and 2014, the Shannon-Weaver index and the abundance of several of these taxa showed significant variation between the 2 years of sampling. This confirms previous findings in the literature showing that PPN are organisms that respond quickly to changes in their environment (Bongers, 1990; Yeates & Bongers, 1999). As the 2 years of sampling were not significantly different in terms of monthly mean temperature and rainfall, it was interesting to investigate the impact of other environmental and anthropic variables, in order to ascertain the major variables in variation of PPN abundance.

VARIABLE SELECTION

The use of multiple correspondence analyses was for us a way of avoiding *a priori* selection of variables to implement in the models. Indeed, several publications implement variables based on strong ecological knowledge of the organisms they are dealing with (Grueber *et al.*, 2011; Carrara *et al.*, 2015; Lankinen *et al.*, 2016). Here we chose the MCA approach, which better suited our incomplete knowledge of the biology of some of the identified taxa and the wide biological diversity of the identified taxa. The MCA approach allowed us to choose the major variables that should be tested with the model averaging approach. Surprisingly, crop rotation was not retained on our factorial maps, even though it is a variable highlighted in several previous studies (Freckman & Etema, 1993; Ponge *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2015; Zhong *et al.*, 2016). In our case, the non-selection of this variable following MCA analysis may have been due to the area investigated in this study. Indeed, the Fenay region is geographically limited (about 1400 ha) and crop rotations were quite similar in all of the fields over at least the last 6 years' rotations: 65 out of 72 fields harboured only cereal/Brassicacea (oilseed rape or mustard) and the others had only one other crop for 1 year over the studied period. The absence of both crop rotation and environmental variables on the majority of the factorial maps proves that our decision to use MCA instead of *a priori* ecological knowledge was sound. In fact, after summarising all the factorial maps, it appeared that, at the landscape scale investigated, only anthropic practices such as soil operations and the use of pesticides impacted the PPN communities and required further investigation through the model averaging procedure.

EFFECTS OF SOIL OPERATIONS

Among the four variables selected by the MCA analysis and implemented in the model averaging approach (*i.e.*, Tillage, SupW, Herbi, NHerbi), the amount of superficial tillage was never selected as a major explanatory variable at the end of the model averaging procedures. It is possible that the impact of the other variables was stronger and hindered the potential effect of superficial tillage. Indeed, tillage may have a stronger impact on several PPN because it disturbs the ground on a deeper level than superficial tillage (Minton, 1986).

By contrast, tillage is a practice that was selected several times as a major variable impacting the abundance of PPN taxa. It seems obvious that tillage impacts both ectoparasites (*i.e.*, *Macrotrophurus*) and endoparasites because it occurs when there is no crop in place and thus when endoparasites are also present in the soil. In this study, we usually found that tillage had a negative impact but this cannot be generalised as we also found that it sometimes had a positive impact.

It had already been demonstrated that tillage has a strong impact on the soil food web (Hendrix *et al.*, 1986; Zhong *et al.*, 2016), which could affect some of the PPN taxa by modifying the availability of weed roots. Here we highlighted the negative impact on *Pratylenchus* and *Macrotrophurus*, in line with the findings of Smiley *et al.* (2013). In contrast with superficial tillage, tillage modifies the soil more deeply (Altieri, 1999; Franzluebbers, 2002), which could have a significant impact on their abundance (Rahman *et al.*, 2007).

However, it should be noted that tillage had a positive impact on *Paratylenchus* and this effect seemed to be consistent in both the 2013 and 2014 samplings (although it was stronger in the 2014 sampling). This result seems to conflict with the above hypothesis, but there are other examples in the literature reporting similar effects of tillage on PPN (Stirling *et al.*, 2011; Palomares-Rius *et al.*, 2015). It is possible that this genus is less susceptible to disturbance, perhaps because of its small size. Also, as tillage decreases the abundance of the other PPN taxa, it allows *Paratylenchus* to replace them and increase in the soil.

The impact of tillage can vary depending on many other parameters. For example, in our study we found that tillage had a negative impact on *Pratylenchus*, whereas McSorley & Gallaher (1993) found that tillage increased *Pratylenchus* abundance. These differences can be explained by a difference in soil properties, *i.e.*, mainly silt soils in our case, whilst it was mainly sand soils in the

study of McSorley & Gallaher (1993). Furthermore, the impact of interactions between variables has not been analysed here to avoid implementing too many terms in the models (Burnham & Anderson, 2002; Grueber *et al.*, 2011). Interactions have, however, sometimes proven to affect the abundances of PPN (Okada & Harada, 2007; Jibrin *et al.*, 2014) and it might be interesting to develop this hypothesis in future studies.

EFFECTS OF PESTICIDE USAGE

Since no nematicide was used in the sampled fields, pesticides were divided into two groups, herbicides and non-herbicides, and both were selected as major explanatory variables at the end of the model averaging approach for several nematode taxa.

Non-herbicide products had a positive impact on the abundance of only two PPN genera (*Pratylenchus* and *Paratylenchus*). Among these products, fungicides are used most often. These products can sometimes reduce PPN directly (Van der Putten & Van der Stoel, 1998). However, fungicides can also increase PPN (Rodriguez-Kabana & Curl, 1980), for example by stimulating hatching.

It is known that some fungi are natural enemies of nematodes and more precisely of PPN (Siddiqui & Mahmood, 1996; Kerry, 2000). Thus, it is possible that by eliminating enemies such as predators and parasites, fungicides have enabled PPN to increase in the soil.

Only the 2014 herbicide usage seemed to impact PPN abundance, even though the number of times herbicides were used was not significantly different in 2013 and 2014 (data not shown). It was the only variable that seemed positively to impact *Helicotylenchus* whilst herbicides usually have little or no effect on soil microorganisms directly (Bünemann *et al.*, 2006). The effect of herbicides on PPN has been poorly studied to our knowledge, making this variable an interesting avenue for future research. In this study, it was not possible to collect information about inter-season cover crops or weed communities. Thus, discussing the impact of herbicides would be speculative, as we do not know the potential host plants of the identified PPN and further investigations will need to be developed.

Conclusion

We showed that at the landscape scale, which was investigated in this study and which corresponds to the

scale of human activities where land use and agricultural practices are integrated, crop rotation was no longer the main factor impacting PPN communities as can be observed at field scale. By contrast, and in agreement with the literature, soil operations, and more precisely tillage, had a major impact on PPN. This was obviously because tillage modifies the interactions between soil organisms, as well as food availability and habitat. However, the effect (*i.e.*, positive or negative) can hardly be generalised, as we found both positive and negative impacts depending on the nematode taxon. It would be interesting to push forward these findings in order to develop hypotheses on the interactions between tillage and other variables such as soil properties and plant protection products.

Pesticides also seemed to play a key role in variations in PPN abundance in crops, but their effects here were unclear and the literature seems to lack information about their effects on PPN. Further investigations are therefore needed on this topic to develop the hypotheses expressed in this article.

This study was a first step towards understanding the impact of farming practices and environmental conditions on PPN communities found in crop fields. It was conducted in a limited area, which explains the homogeneous climatic and soil conditions as well as the similarity of the crop rotations among the fields. To push the analyses further, it is now necessary to compare these results with communities from other sampling operations, especially in other agricultural environments, including other crop rotations and other climatic conditions.

Acknowledgements

This work was funded by the Plant Health and Environment Department of INRA and is part of a Ph.D. project founded by the Brittany region and ANSES. The studies on the Fénay study area were coordinated by Sandrine Petit and Jean-Philippe Guillemin. We would like to thank Alain Buisson, Magali Esquibet, Didier Fouville, Catherine Porte, Elsa Rulliat and Corinne Sarniguet for their technical support during sampling, nematode extraction and identification. We would also like to thank Laura Royer who worked on the 2013 data during her internship. Lastly, we wish to thank the farmers who allowed us to conduct sampling in their fields.

References

- Alenda, C., Montarry, J. & Grenier, E. (2014). Human influence on the dispersal and genetic structure of French *Globodera tabacum* populations. *Infection, Genetics and Evolution* 27, 309-317. DOI: 10.1016/j.meegid.2014.07.027
- Altieri, M.A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 19-31. DOI: 10.1016/S0167-8809(99)00028-6
- Andersen, P.K., Borgan, O., Gill, R.D. & Keiding, N. (1997). *Statistical models based on counting processes*. Springer Series in Statistics. New York, USA, Springer.
- Barton, K. (2016). MuMIn: multi-model inference. R package version 1.15.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67, 1-48. DOI: 10.18637/jss.v067.i01
- Bongers, T. (1990). The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14-19. DOI: 10.1007/BF00324627
- Bongers, T. & Ferris, H. (1999). Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 224-228. DOI: 10.1016/S0169-5347(98)01583-3
- Bünemann, E.K., Schwenke, G.D. & Zwieten, L.V. (2006). Impact of agricultural inputs on soil organisms—a review. *Soil Research* 44, 379-406. DOI: 10.1071/SR05125
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. New York, USA, Springer.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J.H., Schondube, J.E., de Freitas, S.M. & Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 184, 117-126. DOI: 10.1016/j.biocon.2015.01.014
- Cibois, P. (1986). L'analyse des correspondances: l'indispensable retour aux données. *Histoire & Mesure* 1, 239-247. DOI: 10.3406/hism.1986.1540
- Cibois, P. (1997). Les pièges de l'analyse des correspondances. *Histoire & Mesure* 12, 299-320.
- Decraemer, W. & Hunt, D.J. (2013). Structure and classification. In: Perry, R.N. & Moens, M. (Eds). *Plant nematology*, 2nd edition. Wallingford, UK, CAB International, pp. 3-39. DOI: 10.1079/9781780641515.0000
- Dequiedt, S., Saby, N.P.A., Lelievre, M., Jolivet, C., Thioulouse, J., Toutain, B., Arrouays, D., Bispo, A., Lemanceau, P. & Ranjard, L. (2011). Biogeographical patterns of soil molecular microbial biomass as influenced by soil characteristics and management. *Global Ecology and Biogeography* 20, 641-652. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00628.x
- EPPO Bulletin (2013). PM 7/119 nematode extraction. *EPPO Bulletin* 43, 471-495. DOI: 10.1111/epp.12077
- Franzluebbers, A.J. (2002). Soil organic matter stratification ratio as an indicator of soil quality. *Soil and Tillage Research* 66, 95-106. DOI: 10.1016/S0167-1987(02)00018-1
- Freckman, D.W. & Ettema, C.H. (1993). Assessing nematode communities in agroecosystems of varying human intervention. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 45, 239-261. DOI: 10.1016/0167-8809(93)90074-Y
- Galipaud, M., Gillingham, M.A.F., David, M. & Dechaume-Moncharmont, F.-X. (2014). Ecologists overestimate the importance of predictor variables in model averaging: a plea for cautious interpretations. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 983-991. DOI: 10.1111/2041-210X.12251
- Gomes, G.S., Huang, S.P. & Cares, J.E. (2003). Nematode community, trophic structure and population fluctuation in soybean fields. *Fitopatologia Brasileira* 28, 258-266. DOI: 10.1590/S0100-41582003000300006
- Goodell, P. & Ferris, H. (1980). Plant-parasitic nematode distributions in an alfalfa field. *Journal of Nematology* 12, 136-141.
- Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J. & Jamieson, I.G. (2011). Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 699-711. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x
- Hendrix, P.F., Parmelee, R.W., Crossley, D.A., Coleman, D.C., Odum, E.P. & Groffman, P.M. (1986). Detritus food webs in conventional and no-tillage agroecosystems. *BioScience* 36, 374-380. DOI: 10.2307/1310259
- Jibrin, M.O., Lawal, H.M. & Chindo, P.S. (2014). Influence of cover crops and tillage systems on nematode populations in a maize-cover crop intercrop. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 47, 703-710. DOI: 10.1080/03235408.2013.819654
- Jones, J.T., Haegeman, A., Danchin, E.G.J., Gaur, H.S., Helder, J., Jones, M.G.K., Kikuchi, T., Manzanilla-López, R., Palomares-Rius, J.E., Wesemael, W.M.L. et al. (2013). Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology* 14, 946-961. DOI: 10.1111/mpp.12057
- Kerry, B.R. (2000). Rhizosphere interactions and the exploitation of microbial agents for the biological control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology* 38, 423-441.
- King, B.A. & Taberna, J.P. (2013). Site-specific management of *Meloidogyne chitwoodi* in Idaho potatoes using 1,3-dichloropropene; approach, experiences, and economics. *Journal of Nematology* 45, 202-213.
- Lankinen, A., Smith, H.G., Andersson, S. & Madjidian, J.A. (2016). Selection on pollen and pistil traits during pollen competition is affected by both sexual conflict and mixed mating in a self-compatible herb. *American Journal of Botany* 103, 541-552. DOI: 10.3732/ajb.1500148

- Le, S., Josse, J. & Husson, F. (2008). FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software* 25, 1-18. DOI: 10.18637/jss.v025.i01
- Li, X., Ding, C., Liu, J., Zhang, T. & Wang, X. (2015). Evident response of the soil nematode community to consecutive peanut monoculturing. *Agronomy Journal* 107, 195. DOI: 10.2134/agronj14.0257
- Mateille, T., Tavoillot, J., Martiny, B. & Fargette, M. (2014). Importance of soil characteristics for plant-parasitic nematode communities in European coastal foredunes. *European Journal of Soil Biology* 64, 53-60. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2014.08.002
- McSorley, R. & Gallaher, R.N. (1993). Effect of crop rotation and tillage on nematode densities in tropical corn. *Journal of Nematology* 25, 814-819.
- Minton, N.A. (1986). Impact of conservation tillage on nematode populations. *Journal of Nematology* 18, 135.
- Nicol, J.M., Turner, S.J., Coyne, D.L., den Nijs, L., Hockland, S. & Maafi, Z.T. (2011). Current nematode threats to world agriculture. In: Jones, J., Gheysen, G. & Fenoll, C. (Eds). *Genomics and molecular genetics of plant-nematode interactions*. Dordrecht, The Netherlands, Springer, pp. 21-43.
- Okada, H. & Harada, H. (2007). Effects of tillage and fertilizer on nematode communities in a Japanese soybean field. *Applied Soil Ecology* 35, 582-598. DOI: 10.1016/j.apsoil.2006.09.008
- Palomares-Rius, J.E., Castillo, P., Montes-Borrego, M., Navas-Cortés, J.A. & Landa, B.B. (2015). Soil properties and olive cultivar determine the structure and diversity of plant-parasitic nematode communities infesting olive orchards soils in southern Spain. *PLoS ONE* 10, e0116890. DOI: 10.1371/journal.pone.0116890
- Parmelee, R.W. & Alston, D.G. (1986). Nematode trophic structure in conventional and no-tillage agroecosystems. *Journal of Nematology* 18, 403-407.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* 4, 439-473.
- Poeydebat, C., Tixier, P., Chabrier, C., de Bellaire, L., Vargas, R., Daribo, M.-O. & Carval, D. (2017). Does plant richness alter multitrophic soil food web and promote plant-parasitic nematode regulation in banana agroecosystems? *Applied Soil Ecology* 117, 137-146. DOI: 10.1016/j.apsoil.2017.04.017
- Pokharel, R., Marahatta, S.P., Handoo, Z.A. & Chitwood, D.J. (2015). Nematode community structures in different deciduous tree fruits and grape in Colorado, USA and impact of organic peach and apple production practices. *European Journal of Soil Biology* 67, 59-68. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2015.02.003
- Ponge, J.-F., Pérès, G., Guernion, M., Ruiz-Camacho, N., Cortet, J., Pernin, C., Villenave, C., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Bispo, A. *et al.* (2013). The impact of agricultural practices on soil biota: a regional study. *Soil Biology and Biochemistry* 67, 271-284. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.08.026
- Porazinska, D.L., Duncan, L.W., McSorley, R. & Graham, J.H. (1999). Nematode communities as indicators of status and processes of a soil ecosystem influenced by agricultural management practices. *Applied Soil Ecology* 13, 69-86. DOI: 10.1016/S0929-1393(99)00018-9
- Quist, C.W., Schrama, M., de Haan, J.J., Smant, G., Bakker, J., van der Putten, W.H. & Helder, J. (2016). Organic farming practices result in compositional shifts in nematode communities that exceed crop-related changes. *Applied Soil Ecology* 98, 254-260. DOI: 10.1016/j.apsoil.2015.10.022
- R Core Team (2016). *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rahman, L., Chan, K.Y. & Heenan, D.P. (2007). Impact of tillage, stubble management and crop rotation on nematode populations in a long-term field experiment. *Soil and Tillage Research* 95, 110-119. DOI: 10.1016/j.still.2006.11.008
- Renčo, M., Čerevková, A., Homolová, Z. & Gömöryová, E. (2015). Long-term effects on soil nematode community structure in spruce forests of removing or not removing fallen trees after a windstorm. *Forest Ecology and Management* 356, 243-252. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.07.008
- Rodriguez-Kabana, R. & Curl, E.A. (1980). Nontarget effects of pesticides on soilborne pathogens and disease. *Annual Review of Phytopathology* 18, 311-332. DOI: 10.1146/annurev.py.18.090180.001523
- Schomaker, C.H. & Been, T.H. (1999). A model for infestation foci of potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Phytopathology* 89, 583-590. DOI: 10.1094/PHYTO.1999.89.7.583
- Shannon, C. & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of information*. Champaign, IL, USA, University of Illinois Press.
- Siddiqi, M.R. (2000). *Tylenchida parasites of plants and insects*, 2nd edition. Wallingford, UK, CAB International.
- Siddiqui, Z.A. & Mahmood, I. (1996). Biological control of plant-parasitic nematodes by fungi: a review. *Biore-source Technology* 58, 229-239. DOI: 10.1016/S0960-8524(96)00122-8
- Smiley, R.W., Machado, S., Gourlie, J.A., Pritchett, L.C., Yan, G. & Jacobsen, E.E. (2013). Effects of crop rotations and tillage on *Pratylenchus* spp. in the semiarid Pacific northwest United States. *Plant Disease* 97, 537-546.
- Stirling, G.R., Halpin, N.V., Bell, M.J. & Moody, P.W. (2011). Impact of tillage and residues from rotation crops on the nematode community in soil and surface mulch during the following sugarcane crop. *International Sugar Journal* 113, 56-64.
- Ugarte, C.M., Zaborski, E.R. & Wander, M.M. (2013). Nematode indicators as integrative measures of soil condition in

- organic cropping systems. *Soil Biology and Biochemistry* 64, 103-113. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.03.035
- Van der Putten, W.H. & Van der Stoep, C.D. (1998). Plant-parasitic nematodes and spatio-temporal variation in natural vegetation. *Applied Soil Ecology* 10, 253-262. DOI: 10.1016/S0929-1393(98)00124-3
- Villenave, C., Jimenez, A., Guernion, M., Pérès, G., Cluzea, D., Mateille, T., Martiny, B., Fargette, M. & Tavoillot, J. (2013). Nematodes for soil quality monitoring: results from the RMQS BioDiv programme. *Open Journal of Soil Science* 3, 30-45. DOI: 10.4236/ojss.2013.31005
- Wallace, H.R. (1968). The dynamics of nematode movement. *Annual Review of Phytopathology* 6, 91-114. DOI: 10.1146/annurev.py.06.090168.000515
- Yeates, G.W. (2003). Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils* 37, 199-210. DOI: 10.1007/s00374-003-0586-5
- Yeates, G.W. & Bongers, T. (1999). Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 113-135. DOI: 10.1016/S0167-8809(99)00033-X
- Zhang, Z., Zhang, X., Zhao, J., Zhang, X. & Liang, W. (2015). Tillage and rotation effects on community composition and metabolic footprints of soil nematodes in a black soil. *European Journal of Soil Biology* 66, 40-48. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2014.11.006
- Zheng, G.D., Shi, L.B., Wu, H.Y. & Peng, D.L. (2012). Nematode communities in continuous tomato-cropping field soil infested by root-knot nematodes. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B: Soil & Plant Science* 62, 216-223. DOI: 10.1080/09064710.2011.598545
- Zhong, S., Zeng, H. & Jin, Z. (2016). Response of soil nematode community composition and diversity to different crop rotations and tillage in the tropics. *Applied Soil Ecology* 107, 134-143. DOI: 10.1016/j.apsoil.2016.05.013

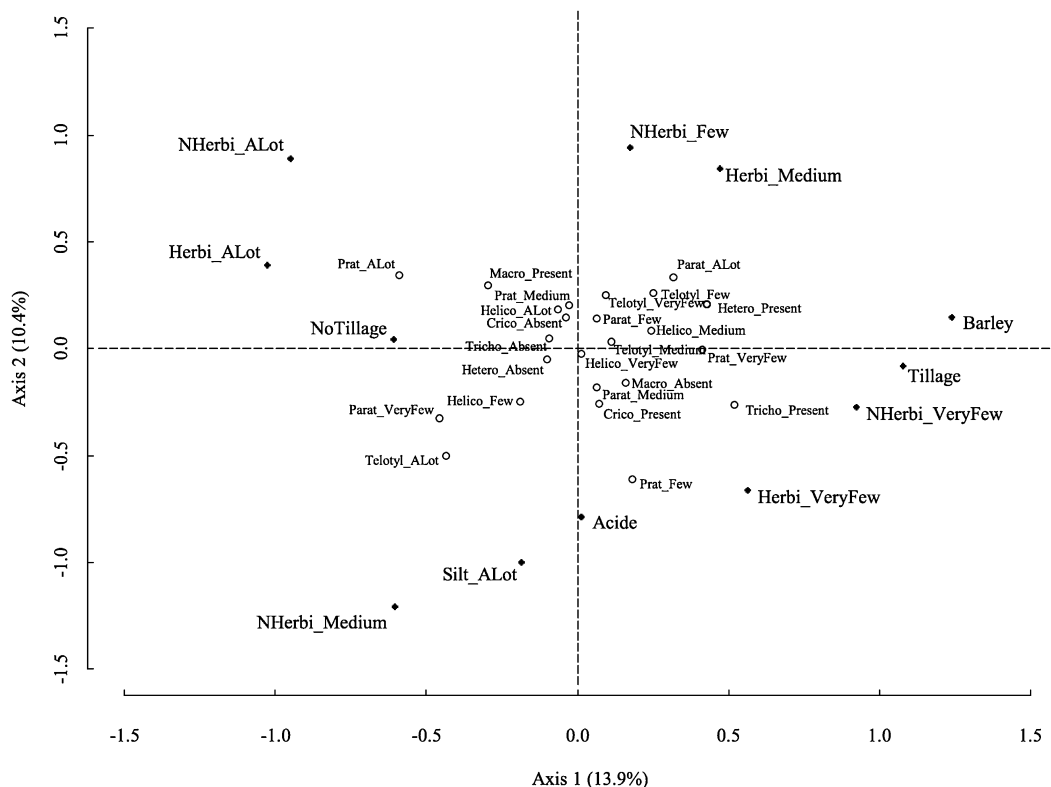


Fig. S1. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables from 2013 using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 7.14. The 2013 plant-parasitic nematode modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

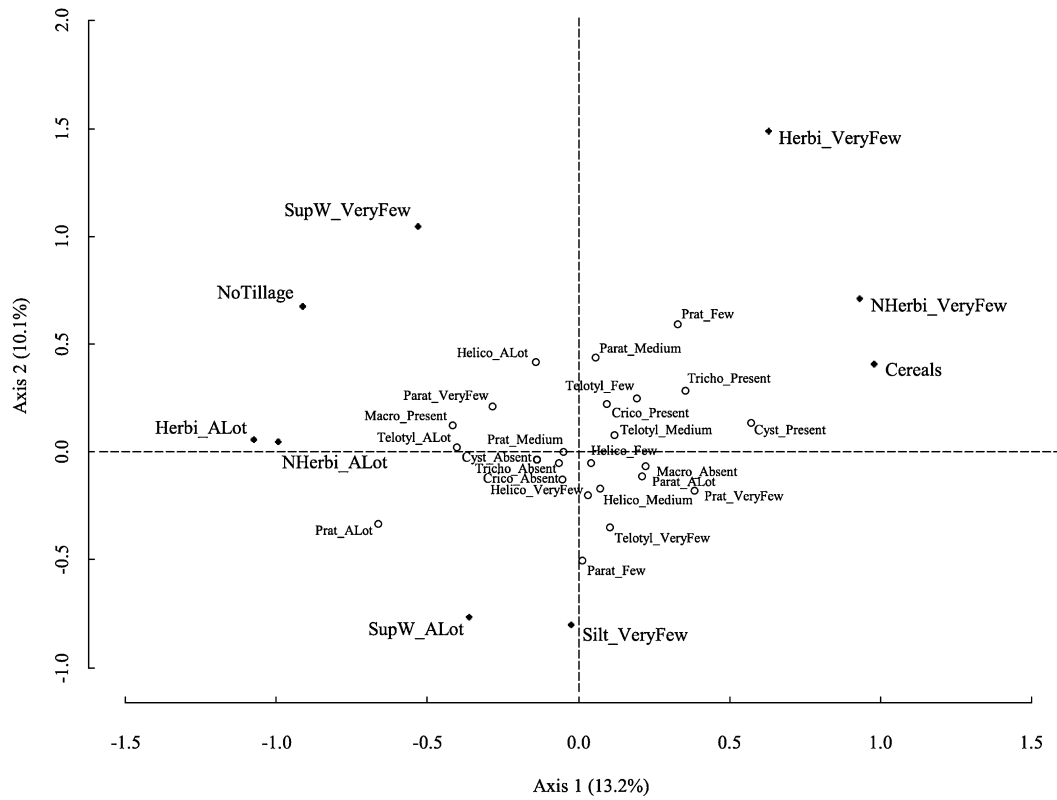


Fig. S2. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2012-2013 period using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 7.14. The 2013 plant-parasitic nematode modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

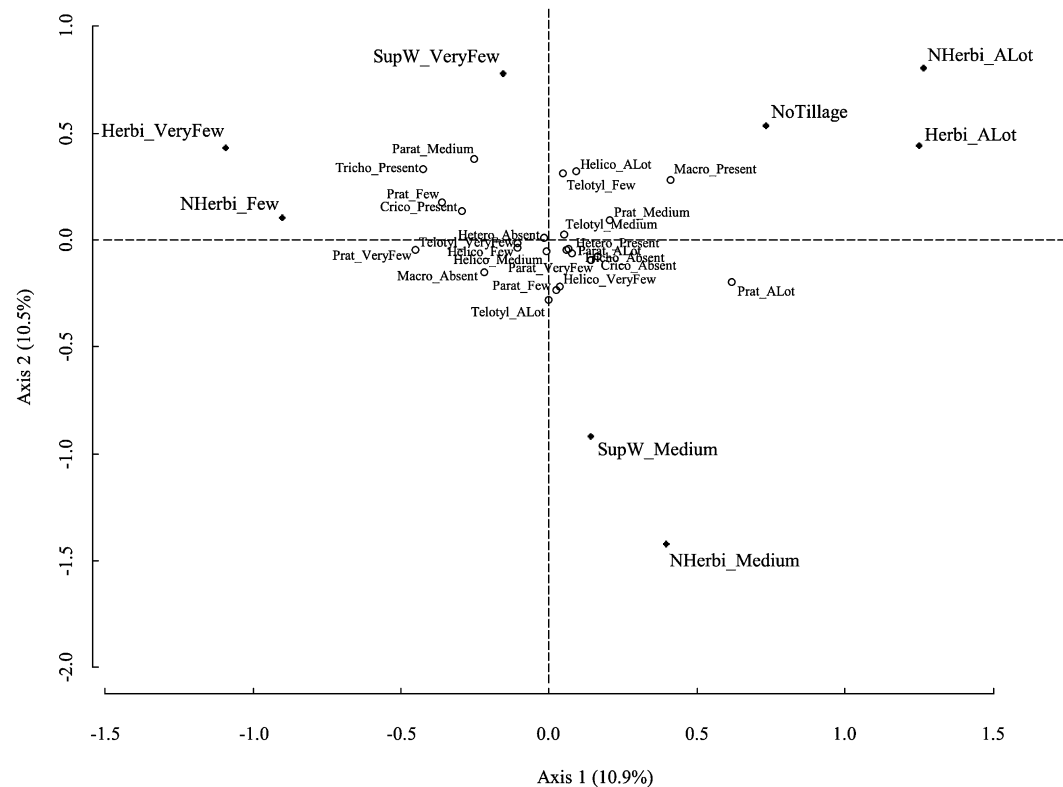


Fig. S3. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2011-2013 period using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.90. The 2013 plant-parasitic nematode modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

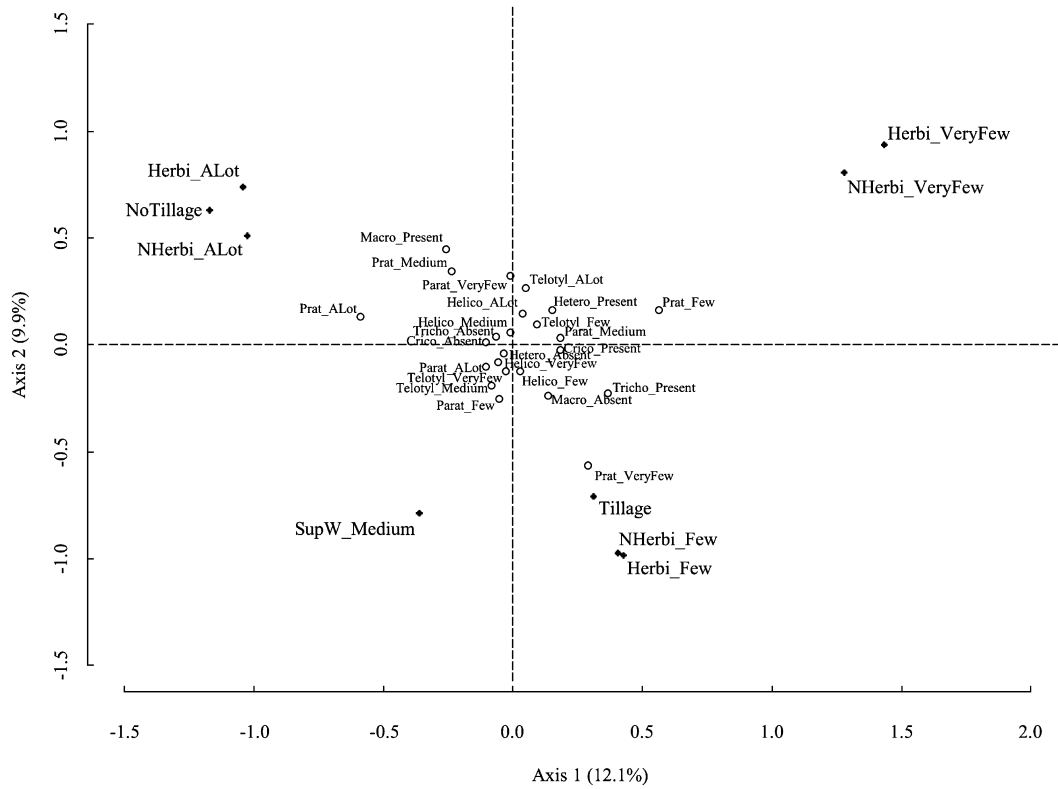


Fig. S4. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2010-2013 period using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.67. The 2013 plant-parasitic nematode modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

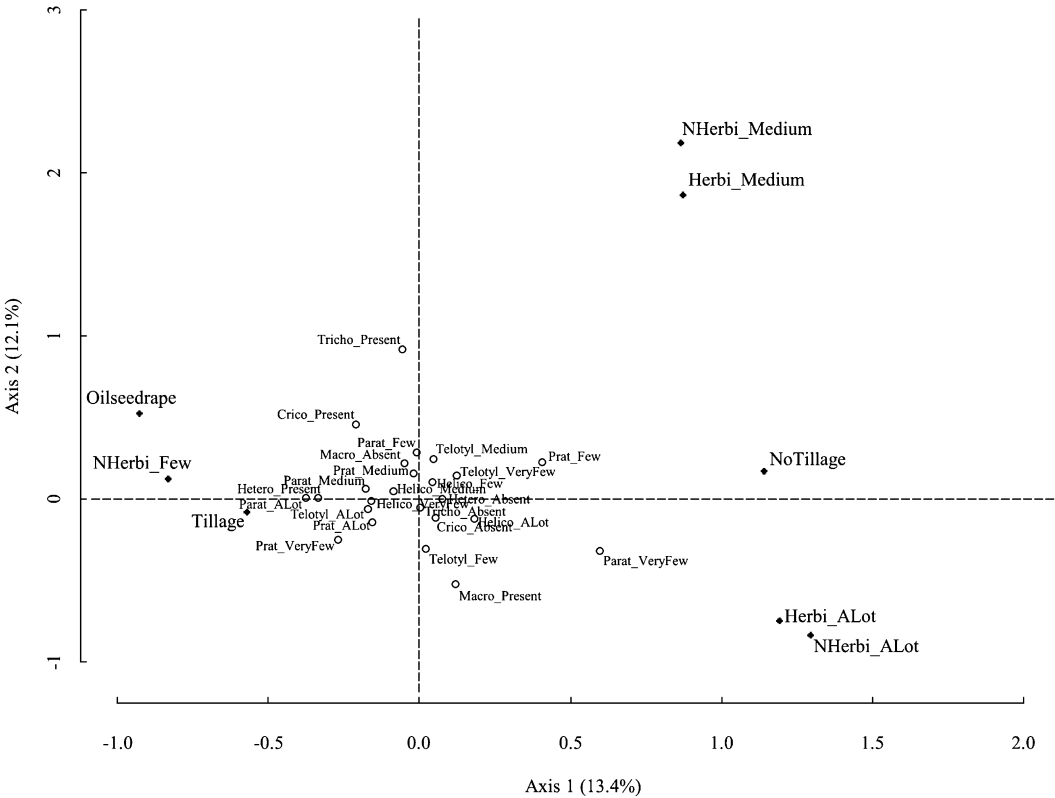


Fig. S5. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables from 2014 using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.67. The 2014 plant-parasitic nematode modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

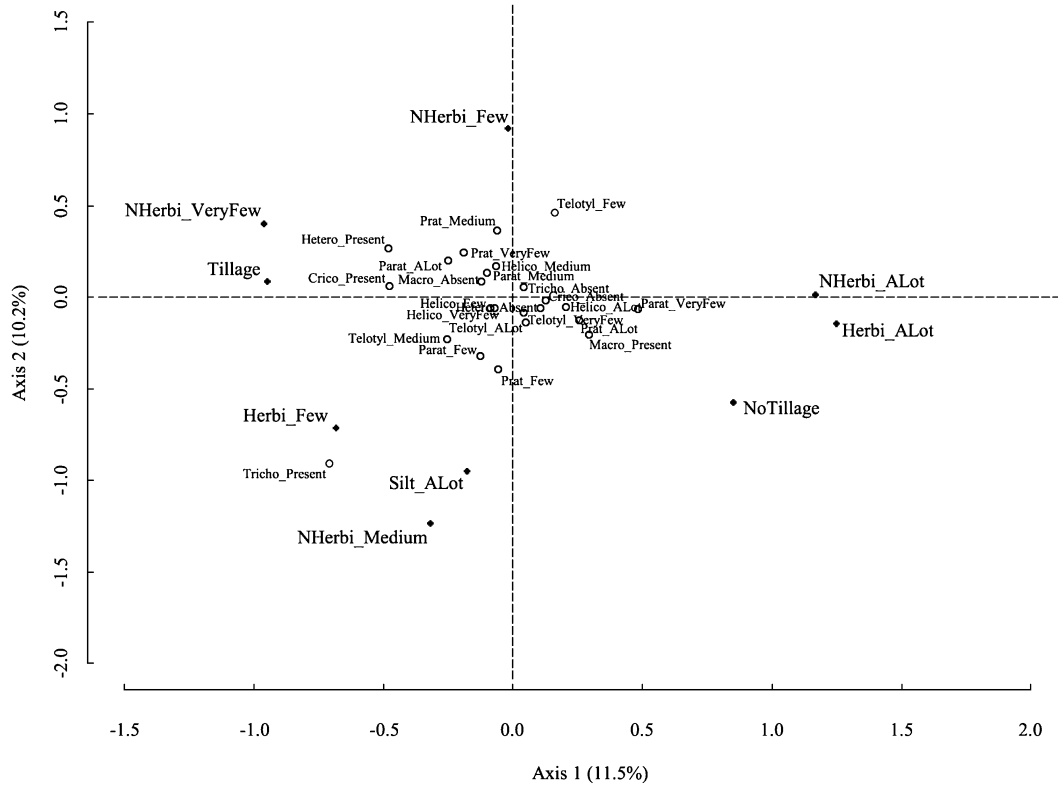


Fig. S6. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2013-2014 period using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.90. The 2014 plant-parasitic nematode modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

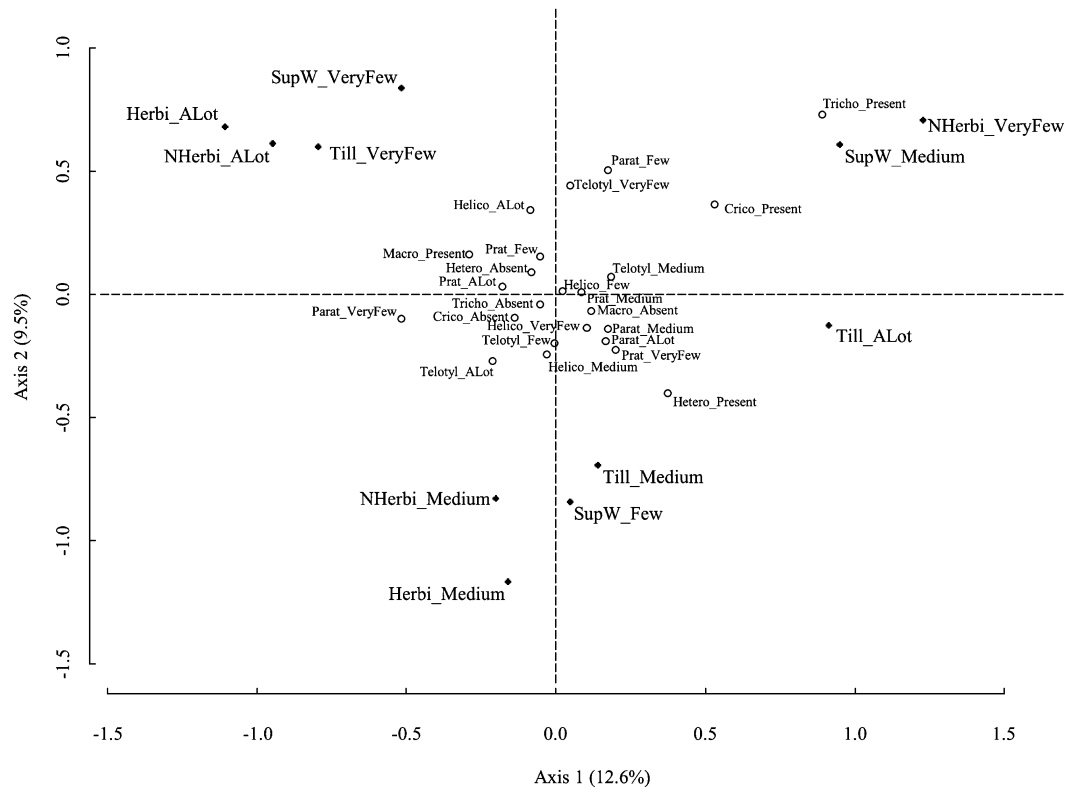


Fig. S7. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2012-2014 period using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.90. The 2014 plant-parasitic nematode modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

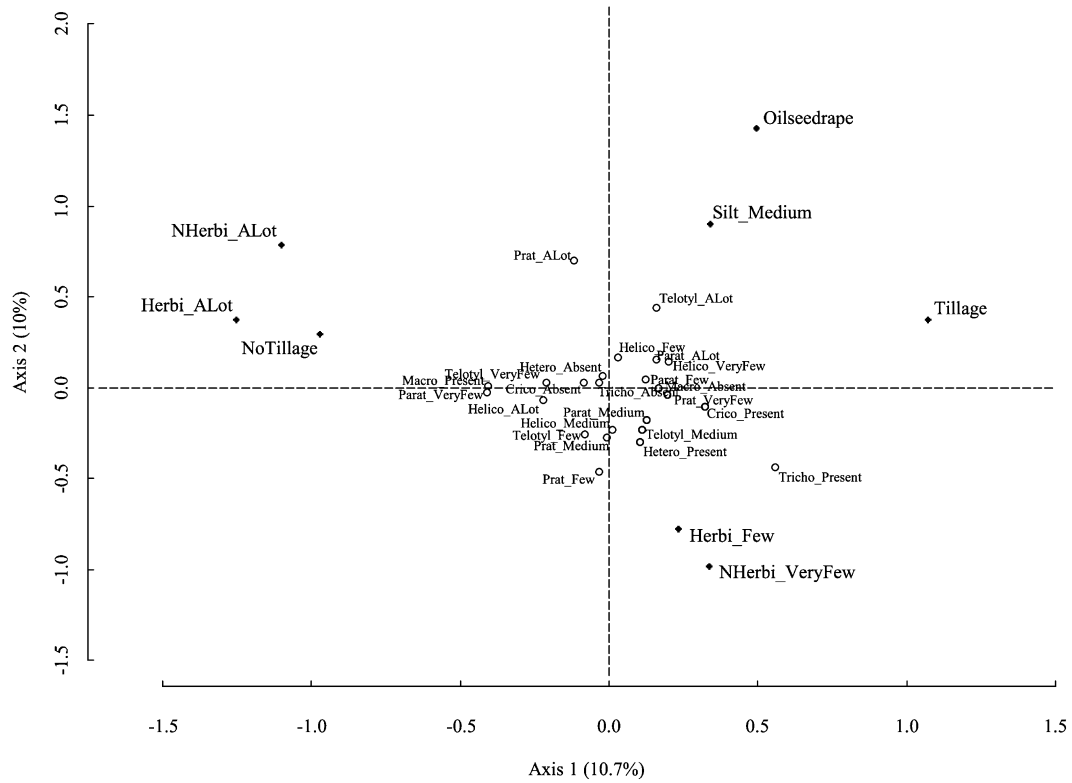


Fig. S8. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2011-2014 period using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.67. The 2014 plant-parasitic nematode modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

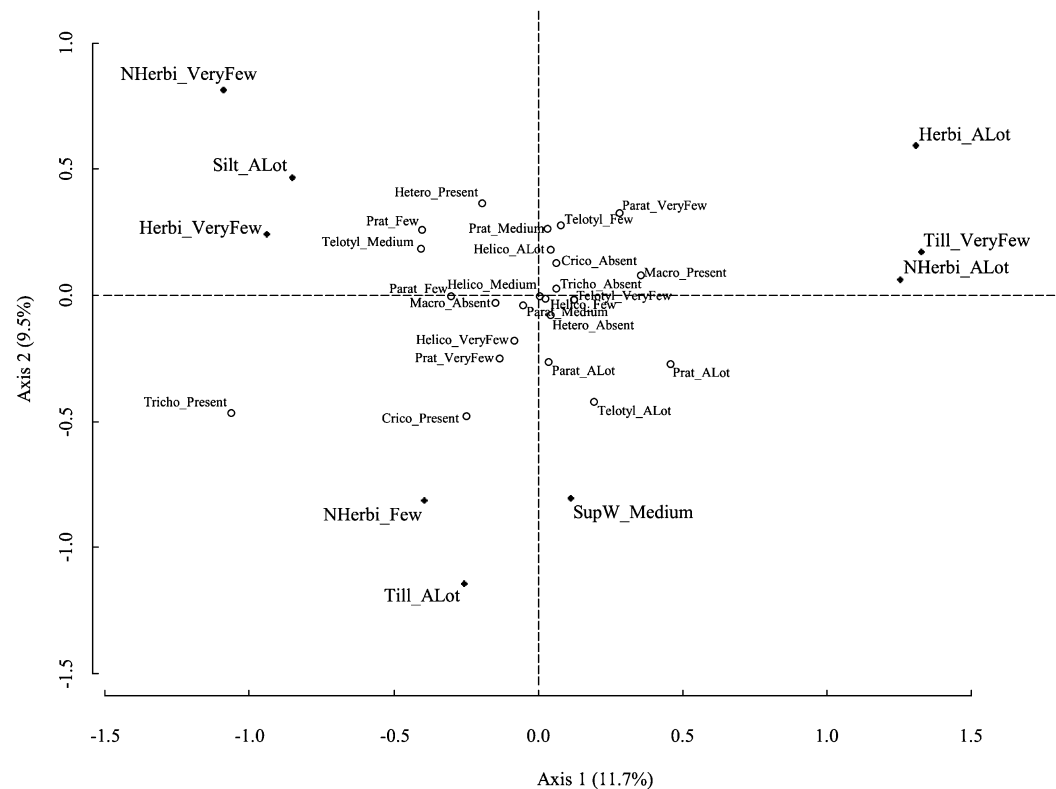


Fig. S9. Projection of the modalities of environmental and anthropic variables summed over the 2010-2014 period using MCA (see Table 1 for abbreviations and Table S1 for classes' limits and values). The absolute contribution threshold to show the modalities of variables was 6.67. The 2014 plant-parasitic nematode modalities of abundance were considered as supplementary variables within the analysis.

Table S1. Limits and values used to code each Multiple Correspondence Analysis variables among the year periods.

Code ¹	Year period	Limits and values
Tillage/No Tillage	2013	Tillage =1; NoTillage =0
	2012-2013	Tillage =1; NoTillage =0
	2011-2013	NoTillage =0; Few =1; Alot > 1
	2010-2013	NoTillage =0; Few =1; Medium =2; Alot >2
	2014	Tillage =1; NoTillage =0
	2013-2014	NoTillage =0; Few =1; Alot > 1
	2012-2014	Few =1; Medium =2; Alot >2
	2011-2014	NoTillage =0; Few <3; Medium <4; Alot >4
	2010-2014	NoTillage =0; Few <3; Medium <5; Alot >5
SupW	2013	VeryFew <2; Medium <3; Alot >3
	2012-2013	VeryFew <4; Few <5; Medium <6; Alot >6
	2011-2013	VeryFew <6; Few <8; Medium <9; Alot >9
	2010-2013	VeryFew <7; Few <10; Medium <11; Alot >11
	2014	VeryFew <2; Few <3; Medium <4; Alot >4
	2013-2014	VeryFew <3; Few <5; Medium <6; Alot >6
	2012-2014	VeryFew <6; Few <7; Medium <9; Alot >9
	2011-2014	VeryFew <7; Few <10; Medium <12; Alot >12
	2010-2014	VeryFew <9; Few <12; Medium <14; Alot >14
Herbi	2013	VeryFew <3; Few <4; Medium <6; Alot >6
	2012-2013	VeryFew <4; Few <6; Medium <10; Alot >10
	2011-2013	VeryFew <8; Few <10; Medium <13; Alot >13
	2010-2013	VeryFew <10; Few <13; Medium <17; Alot >17
	2014	VeryFew <3; Few <4; Medium <5; Alot >5
	2013-2014	VeryFew <5; Few <7; Medium <9; Alot >9
	2012-2014	VeryFew <7; Few <10; Medium <16; Alot >16
	2011-2014	VeryFew <10; Few <13; Medium <18; Alot >18
NHerbi	2010-2014	VeryFew <13; Few <17; Medium <23; Alot >23
	2013	VeryFew <5; Few <7; Medium <9; Alot >9

Table S1. (Continued.)

Code ¹	Year period	Limits and values
	2012-2013	VeryFew <8; Few <12; Medium <15; Alot >15
	2011-2013	VeryFew <13; Few <17; Medium <20; Alot >20
	2010-2013	VeryFew <17; Few <22; Medium <25; Alot >25
	2014	VeryFew <4; Few <5; Medium <6; Alot >6
	2013-2014	VeryFew <9; Few <11; Medium <15; Alot >15
	2012-2014	VeryFew <13; Few <16; Medium <20; Alot >20
	2011-2014	VeryFew <18; Few <21; Medium <27; Alot >27
	2010-2014	VeryFew <22; Few <26; Medium <31; Alot >31
	Silt	–
	pH	–
Crops	2013	VeryFew <49.58; Few <55.75; Medium <63.58; Alot >63.58
	2012-2013	Acid <7.157; Acid/Neutral <7.945; Neutral/Basic <8.148; Basic >8.148
	2011-2013	Wheat; Barley; Oilseed
	2010-2013	Brassicacea: at least 1 oilseed or mustard; Cereals: no oilseed or mustard
	2012-2014	Brassicacea: at least 1 oilseed or mustard; Cereals: no oilseed or mustard
	2011-2014	Brassicacea: at least 2 oilseed or mustard; Cereals <2 oilseed or mustard
	2010-2014	Brassicacea: at least 2 oilseed or mustard; Cereals <2 oilseed or mustard
	2013-2014	Brassicacea: at least 1 oilseed or mustard; Cereals: no oilseed or mustard

Limits were determined mainly based on quartiles of each variables when four classes were possible, or based on the presence/absence in order to obtain classes of variables as balanced as possible.

¹ For codes see Table 1.

Table S2. Results of model selections for 2013 samplings.

Variable	Cultural practices 2013				Cultural practices 2012-2013				Cultural practices 2011-2013				Cultural practices 2010-2013			
	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate	95% CI	SW	Estimate
<i>Helicotylenchus</i>																
(Intercept)	5.336	5.121, 5.550	0.20	5.374	5.074, 5.674	0.24	5.391	4.969, 5.812	0.14	5.427	5.046, 5.809	0.14	5.427	5.046, 5.809	0.14	5.427
Tillage	-0.026	-0.191, 0.140	0.20	-0.027	-0.151, 0.098	0.24	-0.007	-0.061, 0.047	0.14	-0.013	-0.075, 0.050	0.24	-0.013	-0.075, 0.050	0.24	-0.013
Superficial tillage	-	-	-	-0.004	-0.040, 0.031	0.15	-0.010	-0.056, 0.036	0.29	-0.007	-0.040, 0.027	0.24	-0.007	-0.040, 0.027	0.24	-0.007
Herbicides	0.005	-0.022, 0.033	0.24	0.002	-0.012, 0.017	0.18	0.003	-0.013, 0.020	0.28	0.001	-0.009, 0.011	0.15	0.001	-0.009, 0.011	0.15	0.001
Non-herbicides	0.001	-0.010, 0.012	0.15	0.001	-0.007, 0.008	0.13	0.001	-0.006, 0.008	0.12	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pratylenchus</i>																
(Intercept)	3.937	3.420, 4.454	0.15	3.668	3.140, 4.196	0.13	3.940	3.098, 4.781	0.12	3.992	3.102, 4.882	0.12	3.992	3.102, 4.882	0.12	3.992
Tillage	-0.437	-1.027, 0.153	0.84	-0.055	-0.276, 0.166	0.36	-0.273	-0.476, -0.070	1.00	-0.188	-0.339, 0.037	1.00	-0.188	-0.339, 0.037	1.00	-0.188
Superficial tillage	0.050	-0.129, 0.229	0.36	-	-	-	0.040	-0.058, 0.139	0.54	0.013	-0.041, 0.066	0.35	0.013	-0.041, 0.066	0.35	0.013
Herbicides	-0.060	-0.164, 0.044	0.71	-0.021	-0.081, 0.039	0.48	-0.037	-0.107, 0.033	0.66	-0.028	-0.096, 0.039	0.55	-0.028	-0.096, 0.039	0.55	-0.028
Non-herbicides	0.075	0.007, 0.143	1.00	0.056	0.014, 0.102	1.00	0.044	-0.002, 0.090	1.00	0.039	-0.003, 0.081	1.00	0.039	-0.003, 0.081	1.00	0.039
<i>Macrotrophurus</i>																
(Intercept)	-2.285	-5.024, 0.453	0.15	-2.095	-5.397, 1.208	0.16	-2.497	-6.635, 1.642	0.14	-1.367	-5.061, 2.327	0.14	-1.367	-5.061, 2.327	0.14	-1.367
Tillage	-2.682	-5.224, -0.139	1.00	-1.949	-3.381, -0.516	1.00	-0.772	-1.894, 0.350	0.82	-0.835	-1.580, -0.090	1.00	-0.835	-1.580, -0.090	1.00	-0.835
Superficial tillage	0.233	-0.663, 1.135	0.31	0.299	-0.346, 0.943	0.61	0.029	-0.203, 0.260	0.16	-	-	-	-	-	-	-
Herbicides	0.016	-0.140, 0.173	0.15	-	-	-	0.047	-0.117, 0.212	0.34	0.023	-0.107, 0.153	0.26	0.023	-0.107, 0.153	0.26	0.023
Non-herbicides	0.012	-0.094, 0.118	0.16	-	-	-	0.007	-0.060, 0.072	0.14	0.007	-0.059, 0.072	0.20	0.007	-0.059, 0.072	0.20	0.007
<i>Paratylenchus</i>																
(Intercept)	2.872	2.045, 3.700	0.12	2.280	0.695, 3.864	0.12	1.792	0.210, 3.373	0.14	2.371	0.382, 4.360	0.14	2.371	0.382, 4.360	0.14	2.371
Tillage	0.463	-0.602, 1.528	0.59	0.462	-0.289, 1.212	0.78	0.559	0.174, 0.944	1.00	0.216	-0.169, 0.601	0.73	0.216	-0.169, 0.601	0.73	0.216
Superficial tillage	0.017	-0.155, 0.189	0.12	-	-	-	-0.095	-0.292, 0.103	0.57	-0.030	-0.160, 0.101	0.27	-0.030	-0.160, 0.101	0.27	-0.030
Herbicides	0.007	-0.055, 0.069	0.14	0.014	-0.054, 0.082	0.21	0.043	-0.068, 0.154	0.50	0.006	-0.039, 0.052	0.11	0.006	-0.039, 0.052	0.11	0.006
Non-herbicides	0.004	-0.035, 0.043	0.13	0.024	-0.045, 0.095	0.38	0.040	-0.038, 0.117	0.60	0.023	-0.039, 0.085	0.49	0.023	-0.039, 0.085	0.49	0.023
<i>Criconemoides</i>																
(Intercept)	-2.024	-4.588, 0.541	0.42	-1.014	-4.278, 2.251	0.51	-1.707	-5.082, 1.668	0.29	-2.219	-5.215, 0.777	0.21	-2.219	-5.215, 0.777	0.21	-2.219
Tillage	0.768	-1.584, 3.120	0.42	0.605	-0.891, 2.100	0.51	0.106	-0.447, 0.660	0.29	0.063	-0.306, 0.433	0.21	0.063	-0.306, 0.433	0.21	0.063
Superficial tillage	-0.206	-1.039, 0.628	0.35	-0.425	-1.133, 0.282	0.77	-0.121	-0.533, 0.291	0.39	-0.036	-0.255, 0.184	0.21	-0.036	-0.255, 0.184	0.21	-0.036
Herbicides	-0.182	-0.656, 0.292	0.53	-	-	-	-0.008	-0.081, 0.065	0.14	-0.008	-0.082, 0.067	0.16	-0.008	-0.082, 0.067	0.16	-0.008
Non-herbicides	0.076	-0.199, 0.351	0.32	0.010	-0.063, 0.083	0.16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichodorus</i>																
(Intercept)	-5.925	-9.285, -2.565	0.19	-5.672	-8.758, -2.586	0.19	-5.938	-8.916, -2.960	0.27	-5.973	-8.997, -2.948	0.28	-5.973	-8.997, -2.948	0.28	-5.973
Tillage	0.197	-1.232, 1.626	0.19	-	-	-	0.067	-0.551, 0.686	0.27	0.071	-0.442, 0.585	0.28	0.071	-0.442, 0.585	0.28	0.071
Superficial tillage	0.081	-0.579, 0.742	0.19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Herbicides	-0.024	-0.266, 0.218	0.18	-0.020	-0.184, 0.143	0.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Non-herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heterodera</i>																
(Intercept)	-7.476	-10.903, -4.050	0.16	-7.486	-11.582, -3.390	0.16	-8.341	-13.547, -3.135	0.16	-7.738	-13.381, -2.094	0.16	-7.738	-13.381, -2.094	0.16	-7.738
Tillage	0.181	-1.419, 1.781	0.16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Superficial tillage	0.054	-0.625, 0.733	0.15	0.057	-0.427, 0.541	0.19	0.117	-0.489, 0.722	0.32	0.063	-0.359, 0.485	0.21	0.063	-0.359, 0.485	0.21	0.063
Herbicides	-0.022	-0.305, 0.260	0.15	-0.015	-0.187, 0.158	0.17	-	-	-	-0.011	-0.155, 0.132	0.17	-0.011	-0.155, 0.132	0.17	-0.011
Non-herbicides	-0.016	-0.196, 0.164	0.15	-0.014	-0.152, 0.123	0.18	-	-	-	-0.009	-0.107, 0.089	0.17	-0.009	-0.107, 0.089	0.17	-0.009
<i>Other Telotylenchidae</i>																
(Intercept)	4.633	4.286, 4.980	0.17	4.754	4.306, 5.201	0.17	4.832	4.223, 5.441	0.21	5.066	4.248, 5.884	0.15	5.066	4.248, 5.884	0.15	5.066
Tillage	-0.022	-0.222, 0.178	0.17	-0.059	-0.284, 0.165	0.36	-0.015	-0.112, 0.081	0.21	-0.006	-0.063, 0.052	0.15	-0.006	-0.063, 0.052	0.15	-0.006
Superficial tillage	-0.012	-0.102, 0.0081	0.17	-0.006	-0.055, 0.044	0.15	-0.024	-0.107, 0.058	0.38	-0.044	-0.124, 0.037	0.72	-0.044	-0.124, 0.037	0.72	-0.044
Herbicides	-	-	-	-0.004	-0.030, 0.021	0.27	-	-	-	-0.002	-0.017, 0.013	0.16	-0.002	-0.017, 0.013	0.16	-0.002
Non-herbicides	0.004	-0.019, 0.028	0.23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

- indicates that variable was not present in the top 2AICc models.

Table S3. Results of models selections for 2014 samplings.

Variable	Cultural practices 2014				Cultural practices 2013-2014				Cultural practices 2012-2014				Cultural practices 2011-2014				Cultural practices 2010-2014			
	Estimate	95% CI	SW		Estimate	95% CI	SW		Estimate	95% CI	SW		Estimate	95% CI	SW		Estimate	95% CI	SW	
<i>Helicotylenchus</i>	(Intercept)	4.644	4.231, 5.057		4.769	4.352, 5.185		4.721	4.258, 5.184		4.763	4.256, 5.270		4.744	4.171, 5.316					
	Tillage	0.061	-0.235, 0.357	0.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Herbicides	0.079	0.014, 0.143	1.00	0.020	-0.023, 0.062	0.60	0.011	-0.020, 0.042	0.50	0.011	-0.017, 0.040	0.49	0.009	-0.017, 0.036	0.43				
	Non-herbicides	0.004	-0.028, 0.036	0.21	0.007	-0.020, 0.035	0.39	0.009	-0.017, 0.035	0.50	0.004	-0.013, 0.020	0.23	0.004	-0.013, 0.020	0.27				
<i>Pratylenchus</i>	(Intercept)	3.658	3.157, 4.159		3.294	2.705, 3.883		3.323	2.692, 3.954		3.430	2.641, 4.219		3.452	2.649, 4.256					
	Tillage	-0.152	-0.639, 0.335	0.44	-	-	-	-	-	-	-	-0.126, 0.087	0.28	-0.015	-0.098, 0.067	0.21				
	Herbicides	-	-	-	-0.011	-0.056, 0.033	0.34	-0.005	-0.033, 0.023	0.23	-0.004	-0.028, 0.021	0.16	-0.004	-0.031, 0.022	0.17				
	Non-herbicides	0.012	-0.043, 0.067	0.33	0.035	-0.016, 0.086	0.81	0.021	-0.018, 0.060	0.71	0.014	-0.022, 0.049	0.55	0.011	-0.022, 0.044	0.47				
<i>Macrotrophurus</i>	(Intercept)	-4.518	-7.907, -1.129		-4.099	-7.282, -0.916		-3.810	-7.769, 0.084		-4.472	-7.979, -0.965		-4.418	-8.324, -0.512					
	Tillage	-0.128	-1.307, 1.052	0.17	-0.247	-1.252, 0.758	0.35	-0.238	-1.097, 0.621	0.40	-0.075	-0.506, 0.356	0.21	-0.096	-0.536, 0.343	0.25				
	Herbicides	0.020	-0.182, 0.223	0.17	0.125	-0.118, 0.368	0.62	0.084	-0.135, 0.304	0.56	0.055	-0.119, 0.229	0.43	0.057	-0.124, 0.239	0.43				
	Non-herbicides	-0.067	-0.426, 0.292	0.25	-0.038	-0.208, 0.131	0.27	-0.032	-0.176, 0.111	0.25	-0.010	-0.092, 0.072	0.14	-0.012	-0.098, 0.074	0.14				
<i>Paratylenchus</i>	(Intercept)	1.952	1.230, 2.675		0.978	-0.292, 2.184		0.738	-0.597, 2.009		0.709	-0.732, 2.151		1.134	-0.702, 2.970					
	Tillage	1.290	0.529, 2.052	1.00	1.020	0.526, 1.536	1.00	0.683	0.348, 1.031	1.00	0.478	0.224, 0.732	1.00	0.342	0.127, 0.557	1.00				
	Herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.017	-0.042, 0.076	0.44	-	-	-	-		
	Non-herbicides	0.010	-0.056, 0.076	0.29	0.068	0.004, 0.133	1.00	0.058	0.010, 0.106	1.00	0.039	-0.021, 0.098	0.78	0.030	-0.023, 0.083	0.69				
<i>Crictonemoides</i>	(Intercept)	-6.310	-9.217, -4.101		-6.389	-9.291, -4.205		-6.498	-9.171, -3.824		-6.493	-9.166, -3.820		-6.541	-9.278, -3.804					
	Tillage	-	-	-	-	-	-	0.075	-0.595, 0.745	0.27	0.053	-0.447, 0.553	0.27	0.064	-0.387, 0.515	0.29				
	Herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Non-herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trichodorus</i>	(Intercept)	-9.029	-18.384, -5.802		-8.441	-14.423, -2.459		-8.250	-14.571, -1.929		-8.348	-14.644, -2.052		-8.282	-14.773, -1.791					
	Tillage	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Herbicides	-	-	-	-0.096	-0.867, 0.675	0.29	-0.086	-0.687, 0.515	0.30	-0.055	-0.469, 0.358	0.29	-0.048	-0.392, 0.296	0.29				
	Non-herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Heterodera</i>	(Intercept)	-7.644	-11.468, -3.819		-7.904	-11.455, -4.354		-7.798	-11.206, -4.390		-7.860	-11.391, -5.672		-7.860	-11.391, -5.672					
	Tillage	0.231	-2.021, 2.483	0.21	0.203	-1.153, 1.559	0.24	0.069	-0.685, 0.823	0.21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Herbicides	-0.089	-0.780, 0.602	0.24	-0.021	-0.261, 0.219	0.21	-0.015	-0.177, 0.147	0.21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Non-herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Other Telotylenchidae	(Intercept)	4.450	4.032, 4.868		4.448	4.029, 4.868		4.521	4.269, 4.767		4.473	4.023, 4.924		4.521	4.269, 4.767					
	Tillage	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Herbicides	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Non-herbicides	0.019	-0.047, 0.085	0.41	0.006	-0.021, 0.033	0.34	-	-	-	0.002	-0.014, 0.019	0.28	-	-	-	-	-	-	

- indicates that variable were not present in the top 2AICc models.

Annexe III : *Supplementary material* associé à l'article 2

Table S4

Limits and values used to code each MCA variables among the year periods. Limits were determine mainly based on quartiles of each variables when four classes were possible, or based on the presence/absence in order to obtain classes of variables as balanced as possible. Soil variables (Soil, C/N, pH) were the same over the two year of sampling

Variable	Sampling year	Year period	Limits and values
Tillage	2015	n	NoTill = 0 ; Till = 1
		n-1	NoTill = 0 ; FewTill = 1 ; ALotTill = 2
		n-2	NoTill = 0 ; FewTill = 1 ; ALotTill ≥ 2
		n-3	NoTill = 0 ; VeryFewTill = 1 ; FewTill <4 ; ALotTill = 4
		n-4	NoTill = 0 ; VeryFewTill <3 ; FewTill <5 ; ALotTill = 5
		n-5	NoTill = 0 ; VeryFewTill <3 ; FewTill <5 ; ALotTill ≥ 5
	2016	n	NoTill = 0 ; Till = 1
		n-1	NoTillage = 0 ; Few = 1 ; Alot >1
		n-2	NoTill = 0 ; VeryFewTill = 1 ; FewTill = 2 ; ALotTill = 3
		n-3	NoTill = 0 ; VeryFewTill = 1 ; FewTill = 2 ; ALotTill ≥ 3
		n-4	VeryFewTill <2 ; FewTill = 2 ; Medium = 3 ; ALotTill ≥ 4
		n-5	VeryFewTill <2 ; FewTill = 2 ; Medium <5 ; ALotTill ≥ 5
SupW	2015	n	VeryFew <2 ; Medium <4 ; Alot ≥ 4
		n-1	VeryFew <3 ; Few <4 ; Medium <6 ; Alot ≥ 6
		n-2	VeryFew <5 ; Few <7 ; Medium <9 ; Alot ≥ 9
		n-3	VeryFew <5 ; Few <8 ; Medium <11 ; Alot ≥ 11
		n-4	VeryFew <6 ; Few <10 ; Medium <14 ; Alot ≥ 14
		n-5	VeryFew <8 ; Few <12 ; Medium <15 ; Alot ≥ 15
	2016	n	VeryFew <1 ; Few <2 ; Medium <3 ; Alot ≥ 3
		n-1	VeryFew <4 ; Few <5 ; Medium <6 ; Alot ≥ 6
		n-2	VeryFew <5 ; Few <6 ; Medium <9 ; Alot ≥ 9
		n-3	VeryFew <5 ; Few <9 ; Medium <12 ; Alot ≥ 12
		n-4	VeryFew <6 ; Few <11 ; Medium <13 ; Alot ≥ 13
		n-5	VeryFew <8 ; Few <13 ; Medium <17 ; Alot ≥ 17
Herbi	2015	n	VeryFew <1 ; Few <2 ; Medium <3 ; Alot ≥ 3
		n-1	VeryFew <2 ; Few <3 ; Medium <4 ; Alot ≥ 4
		n-2	VeryFew <2 ; Few <5 ; Medium <6 ; Alot ≥ 6
		n-3	VeryFew <3 ; Few <5 ; Medium <7 ; Alot ≥ 7
		n-4	VeryFew <4 ; Few <7 ; Medium <9 ; Alot ≥ 9
		n-5	VeryFew <4 ; Few <8 ; Medium <11 ; Alot ≥ 11
	2016	n	NoHerbi = 0 ; Herbi ≥ 1
		n-1	VeryFew <1 ; Few <3 ; Medium <4 ; Alot ≥ 4
		n-2	VeryFew <2 ; Few <4 ; Medium <5 ; Alot ≥ 5
		n-3	VeryFew <3 ; Few <5 ; Medium <7 ; Alot ≥ 7
		n-4	VeryFew <3 ; Few <6 ; Medium <8 ; Alot ≥ 8
		n-5	VeryFew <4 ; Few <8 ; Medium <10 ; Alot ≥ 10
NHerbi	2015	n	VeryFew <1 ; Few <2 ; Medium <3 ; Alot ≥ 3
		n-1	VeryFew <3 ; Few <5 ; Medium <9 ; Alot ≥ 9
		n-2	VeryFew <3 ; Few <9 ; Medium <15 ; Alot ≥ 15
		n-3	VeryFew <3 ; Few <12 ; Medium <17 ; Alot ≥ 17
		n-4	VeryFew <4 ; Few <14 ; Medium <20 ; Alot ≥ 20
		n-5	VeryFew <5 ; Few <18 ; Medium <23 ; Alot ≥ 23
	2016	n	VeryFew <1 ; Few <2 ; Medium <3 ; Alot ≥ 3
		n-1	VeryFew <3 ; Few <5 ; Medium <9 ; Alot ≥ 9
		n-2	VeryFew <5 ; Few <8 ; Medium <12 ; Alot ≥ 12
		n-3	VeryFew <5 ; Few <12 ; Medium <17 ; Alot ≥ 17
		n-4	VeryFew <5 ; Few <14 ; Medium <20 ; Alot ≥ 20
		n-5	VeryFew <6 ; Few <17 ; Medium <24 ; Alot ≥ 24
		n-6	VeryFew <7 ; Few <20 ; Medium <26 ; Alot ≥ 26

Table S4 (*continued*)

Variable	Sampling year	Year period	Limits and values
Soil			SiCSa ; SiSaC ; SaSiC
C/N			VeryLow <8.508 ; Low <9.370 ; Medium <9.980 ; High <9.980
pH			VeryLow <6.92 ; Low <7.19 ; Medium <7.74 ; High <7.74
Crops rotation	2015	n	Potato ; Carrot ; Beet ; Other
		n-1	Cereal: at least 1 <i>Poacea</i> ; Other
		n-2	Cereal: at least 2 <i>Poacea</i> ; Other
		n-3	Cereal: at least 2 <i>Poacea</i> ; Other
		n-4	Cereal: at least 3 <i>Poacea</i> ; Other
		n-5	Cereal: at least 3 <i>Poacea</i> ; Other
	2016	n	Cereal: at least 1 <i>Poacea</i> ; Other
		n-1	Cereal: at least 1 <i>Poacea</i> ; Other
		n-2	Cereal: at least 2 <i>Poacea</i> ; Other
		n-3	Cereal: at least 2 <i>Poacea</i> ; Other
		n-4	Cereal: at least 3 <i>Poacea</i> ; Other
		n-5	Cereal: at least 3 <i>Poacea</i> ; Other
		n-6	Cereal: at least 4 <i>Poacea</i> ; Other

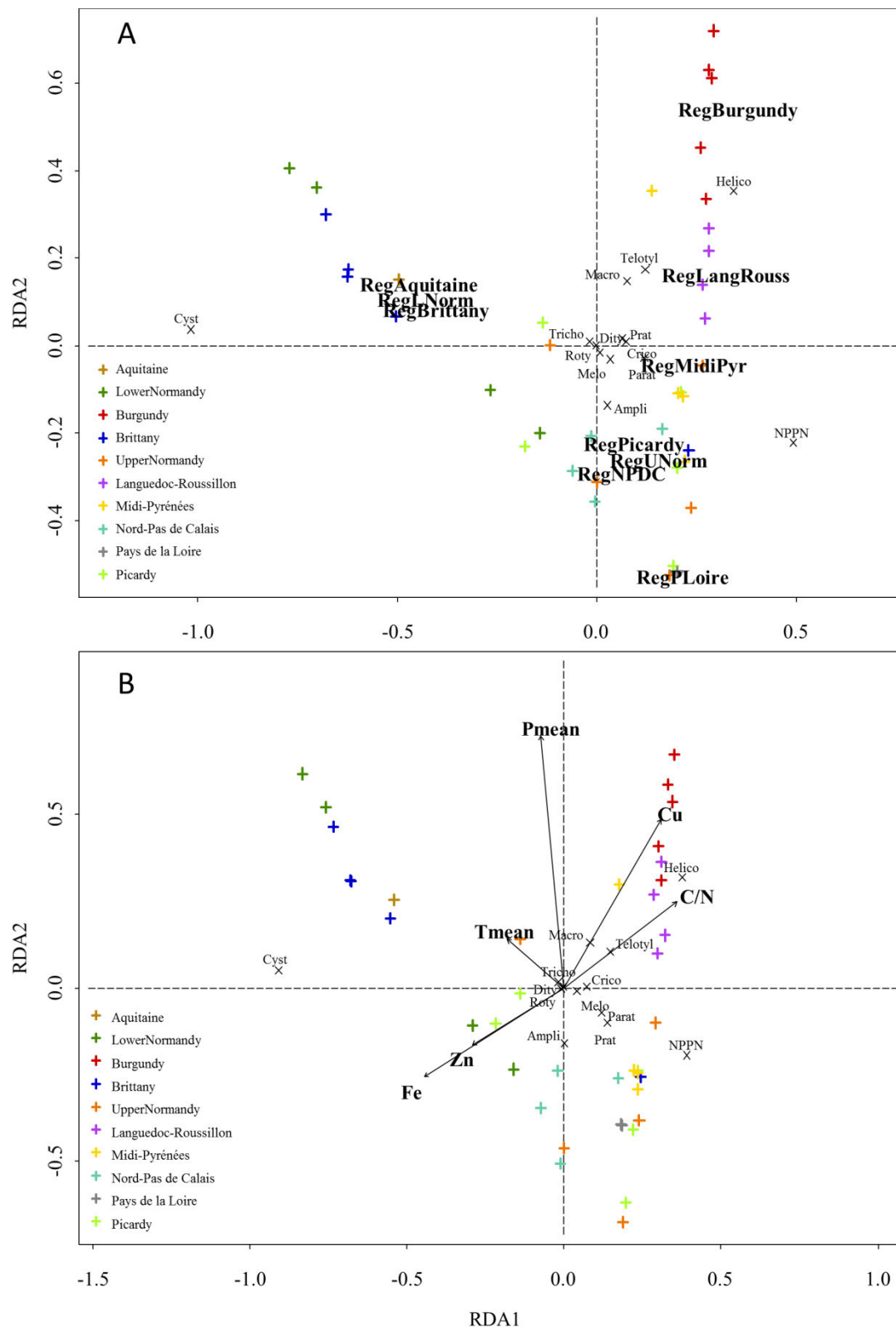


Fig. S10: Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the years n-1 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=39 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 51.41% of the variability. B) The variable “Region” was removed from the analysis. The retained variables explain 41.46% of the variability.

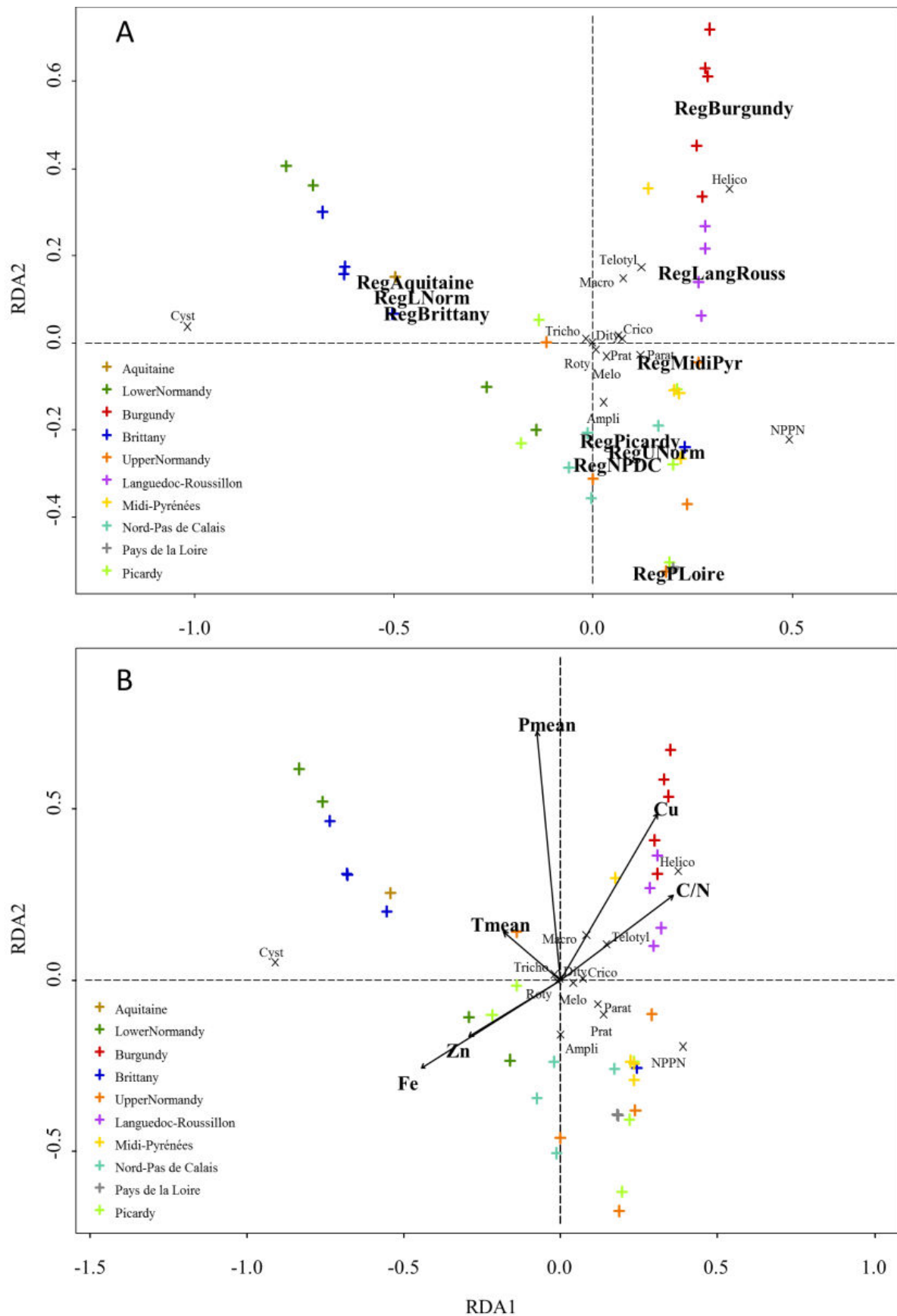


Fig. S11: Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the years n-2 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=39 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 51.41% of the variability. B) The variable "Region" was removed from the analysis. The retained variables explain 41.46% of the variability.

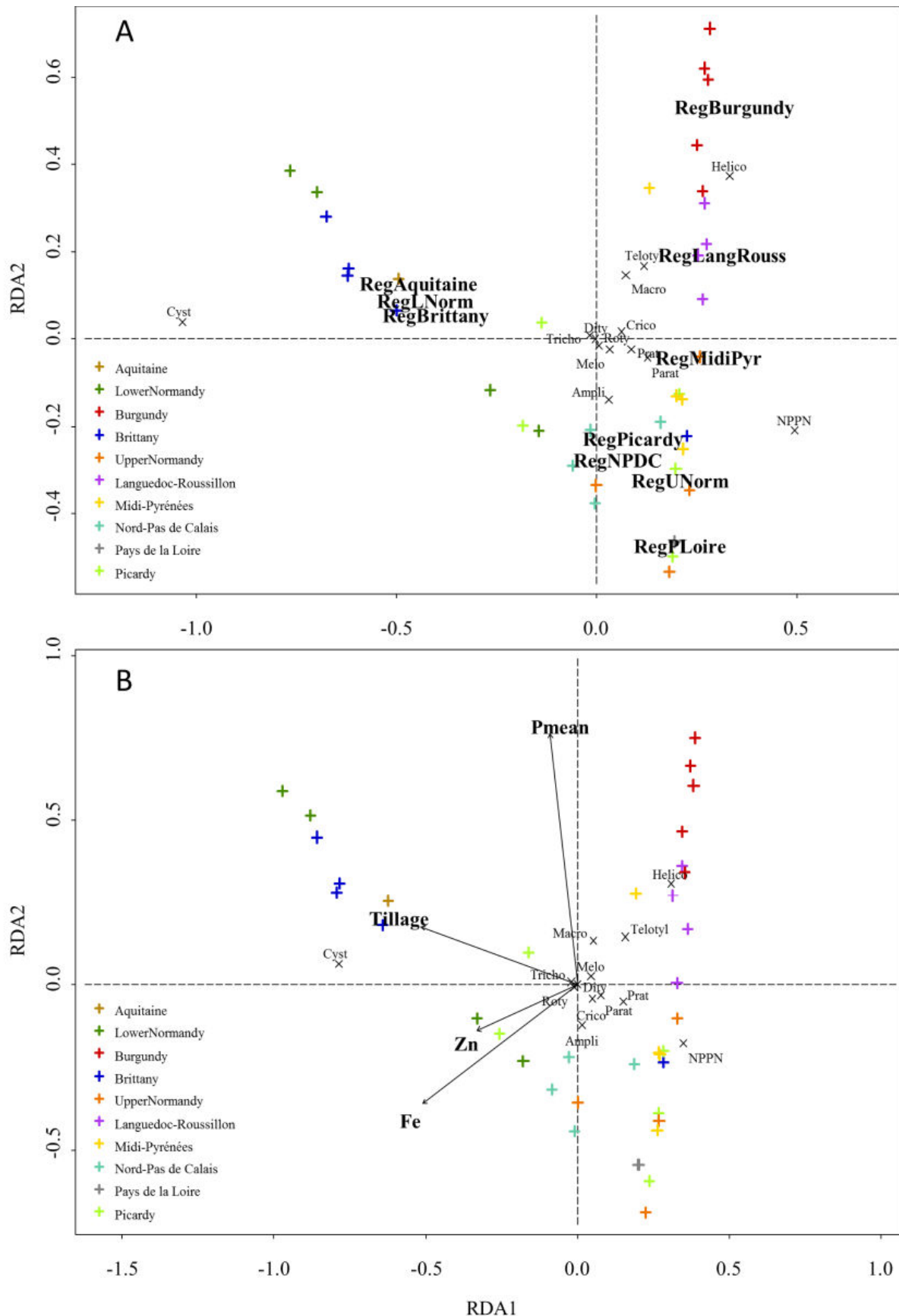


Fig. S12: Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the years n-3 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=38 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 51.53% of the variability. B) The variable "Region" was removed from the analysis. The retained variables explain 30.16% of the variability.

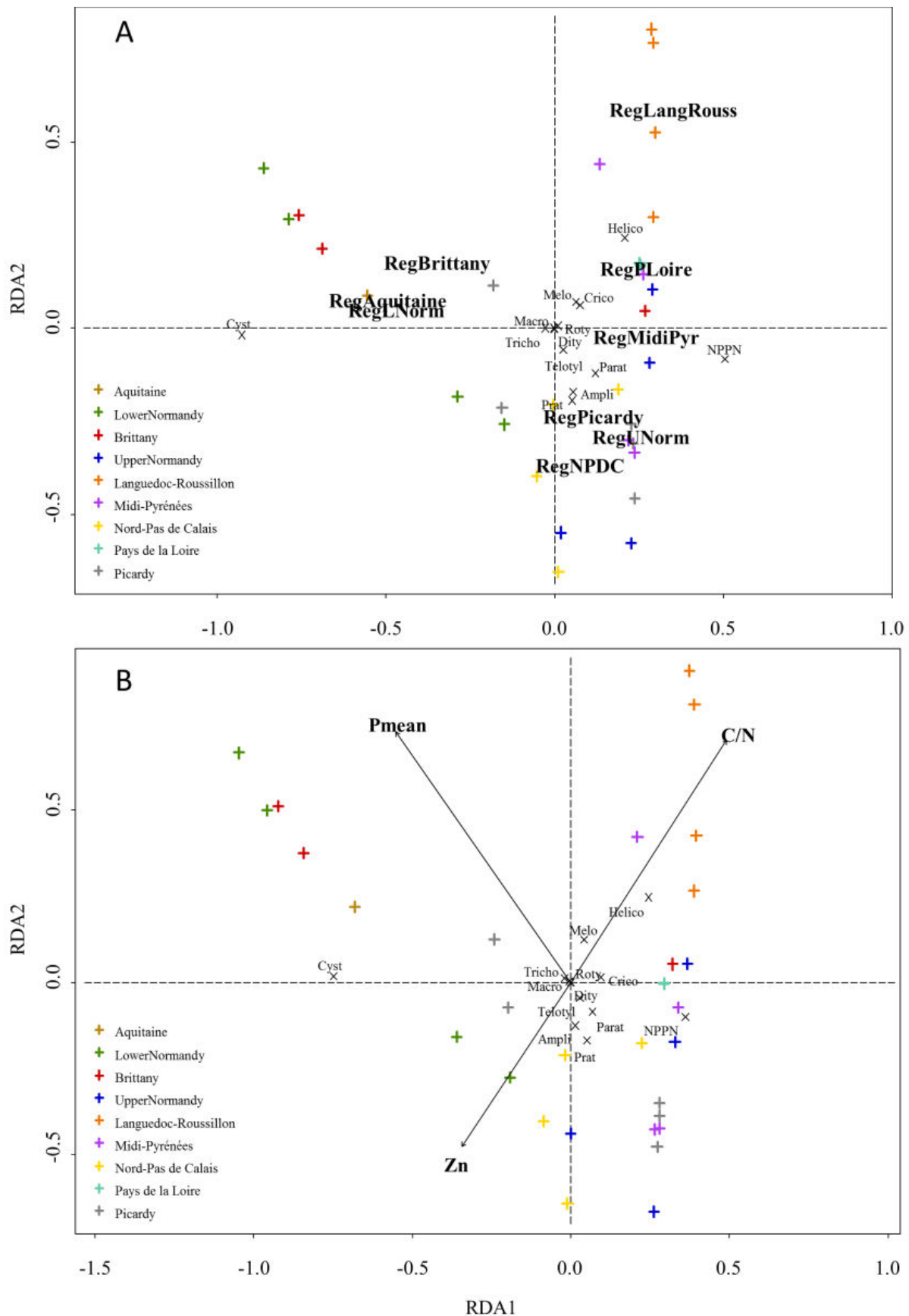


Fig. S13: Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the years n-4 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=31 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 42.87% of the variability. B) The variable “Region” was removed from the analysis. The retained variables explain 26.99% of the variability.

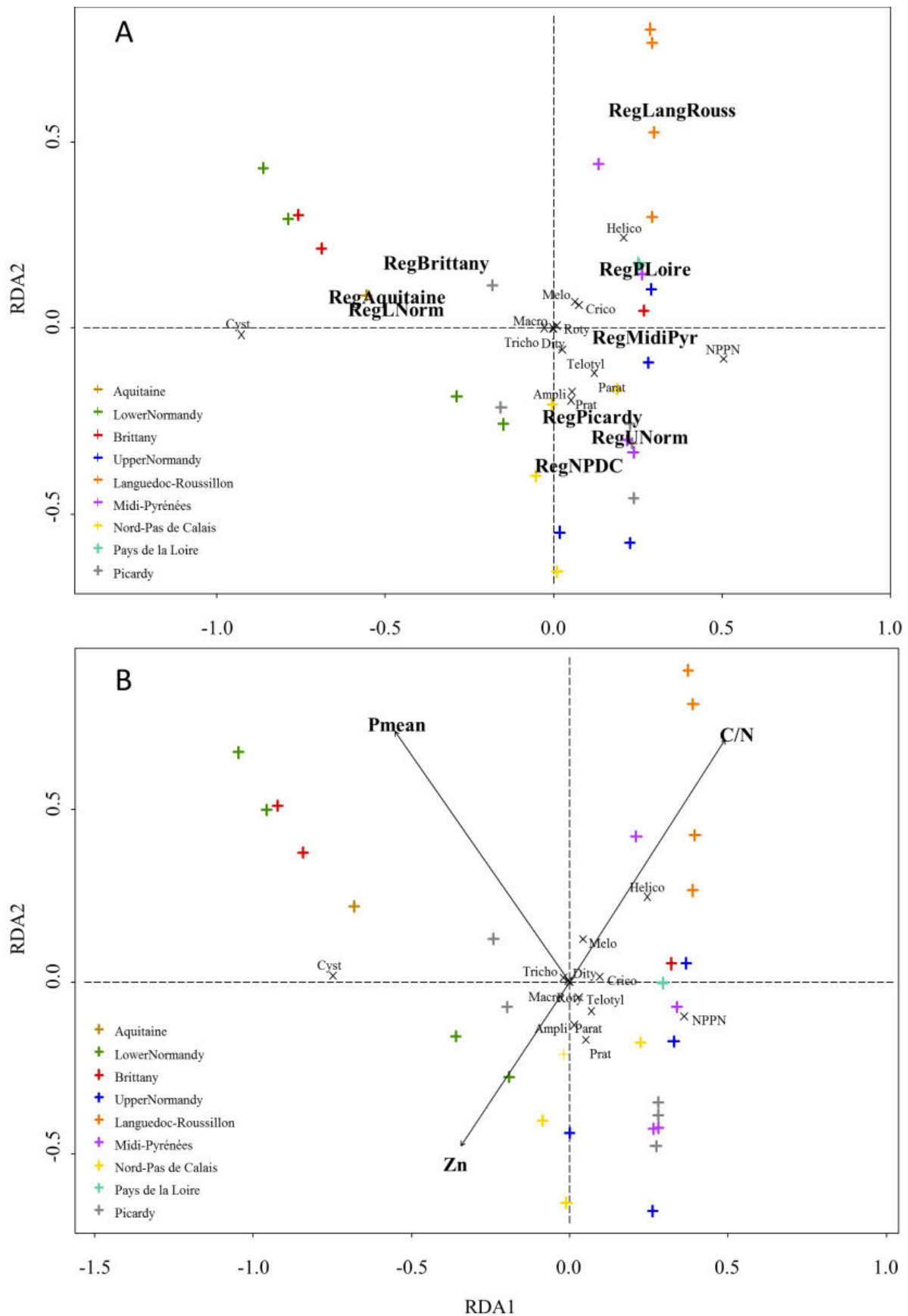


Fig. S14: Tb-RDA for the 2015 samplings with variables of the years n-5 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=31 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 42.87% of the variability. B) The variable “Region” was removed from the analysis. The retained variables explain 26.99% of the variability.

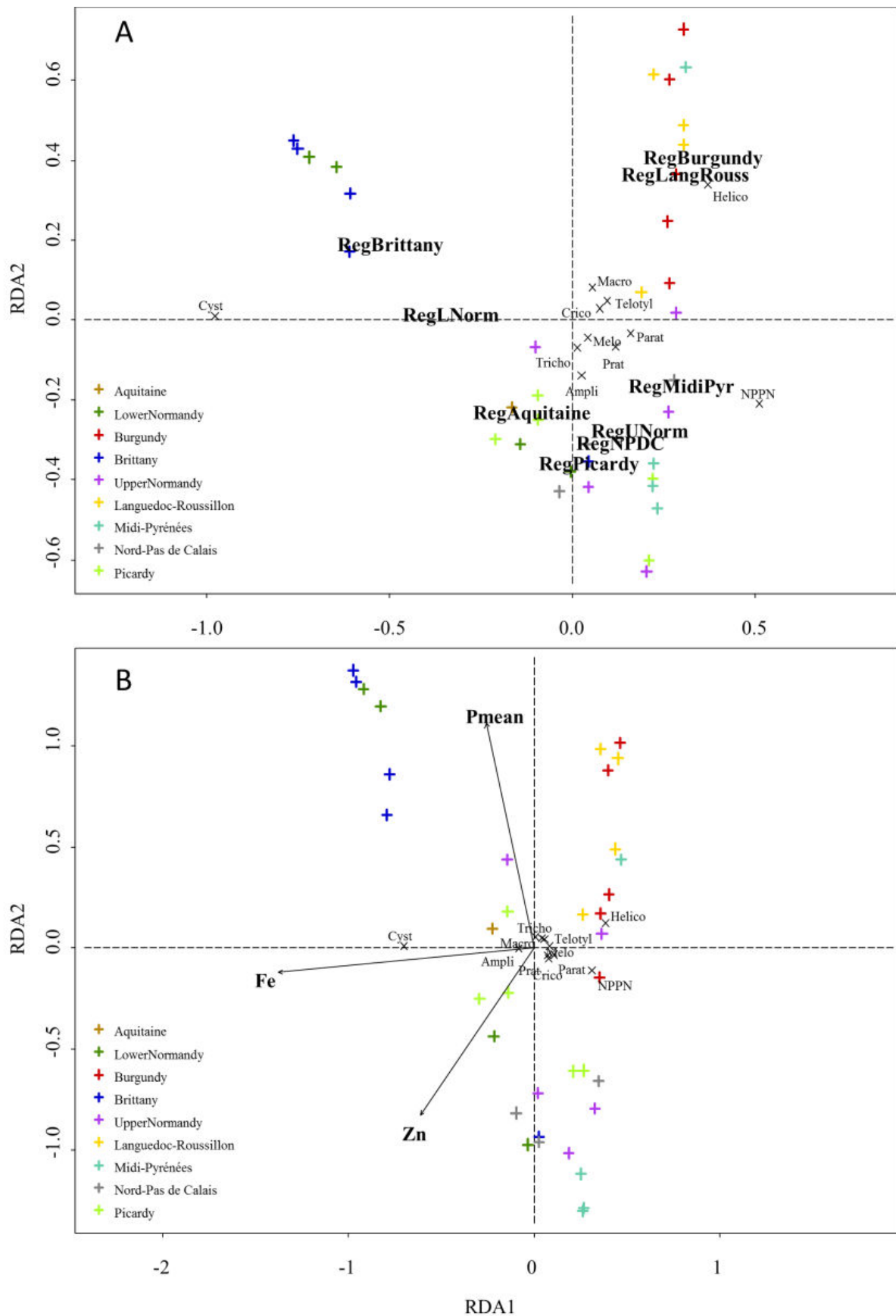


Fig. S15: Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-1 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=36 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 51.28% of the variability. B) The variable “Region” was removed from the analysis. The retained variables explain 20.85% of the variability.

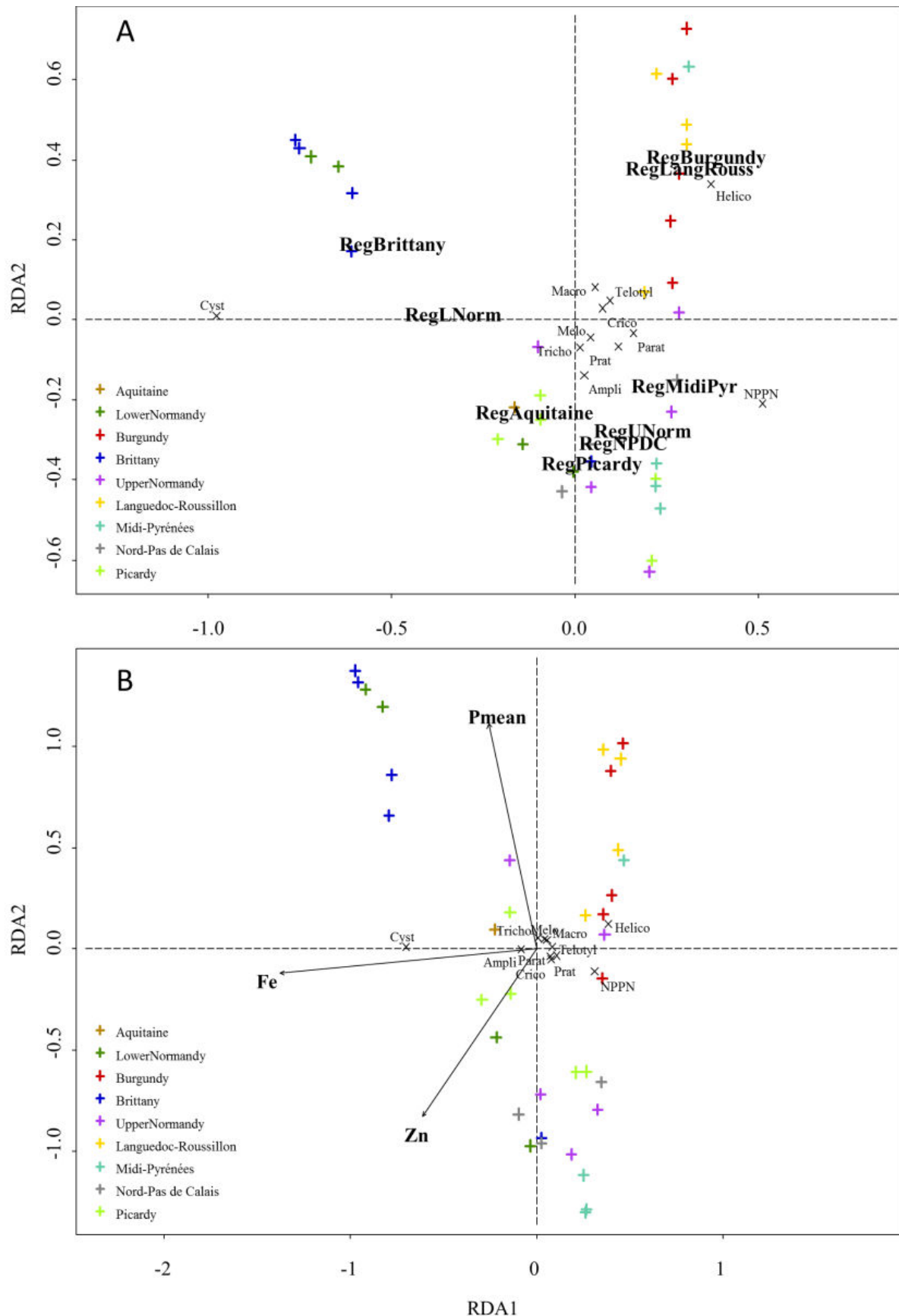


Fig. S16: Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-2 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=36 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 51.28% of the variability. B) The variable “Region” was removed from the analysis. The retained variables explain 20.85% of the variability.

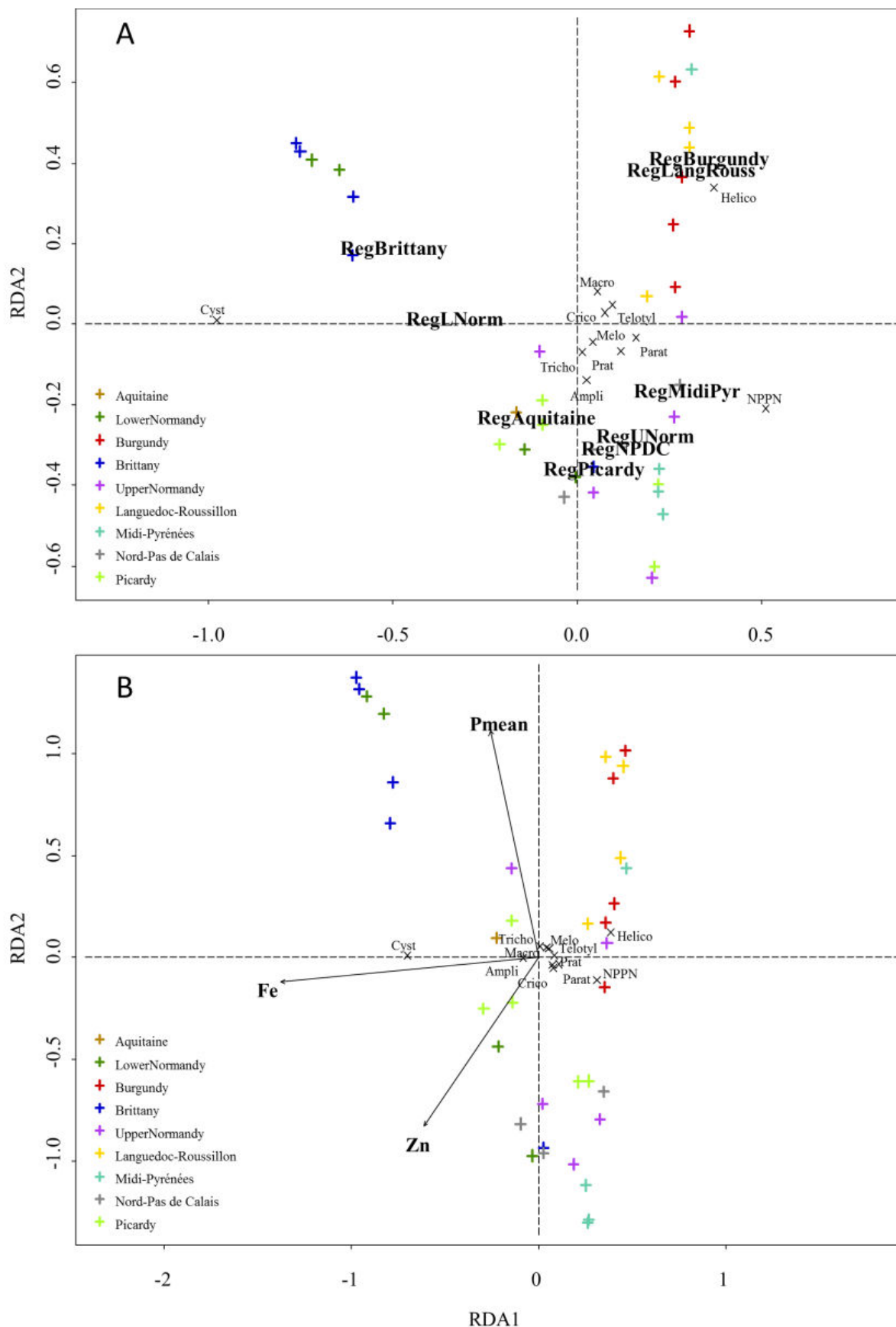


Fig. S17: Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-3 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=36 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 51.28% of the variability. B) The variable “Region” was removed from the analysis. The retained variables explain 20.85% of the variability.

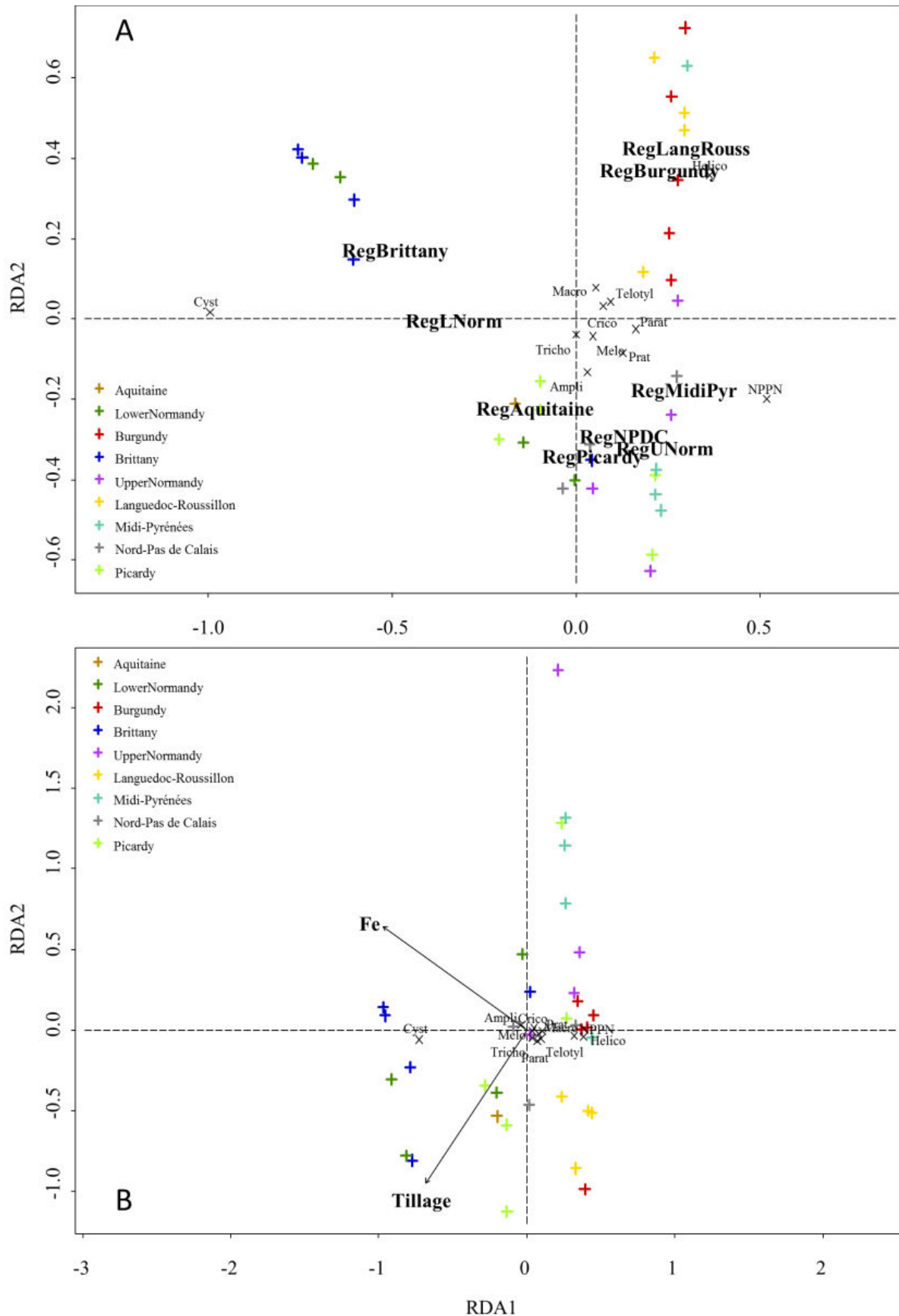


Fig. S18: Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-4 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=35 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 53.22% of the variability. B) The variable “Region” was removed from the analysis. The retained variables explain 22.86% of the variability.

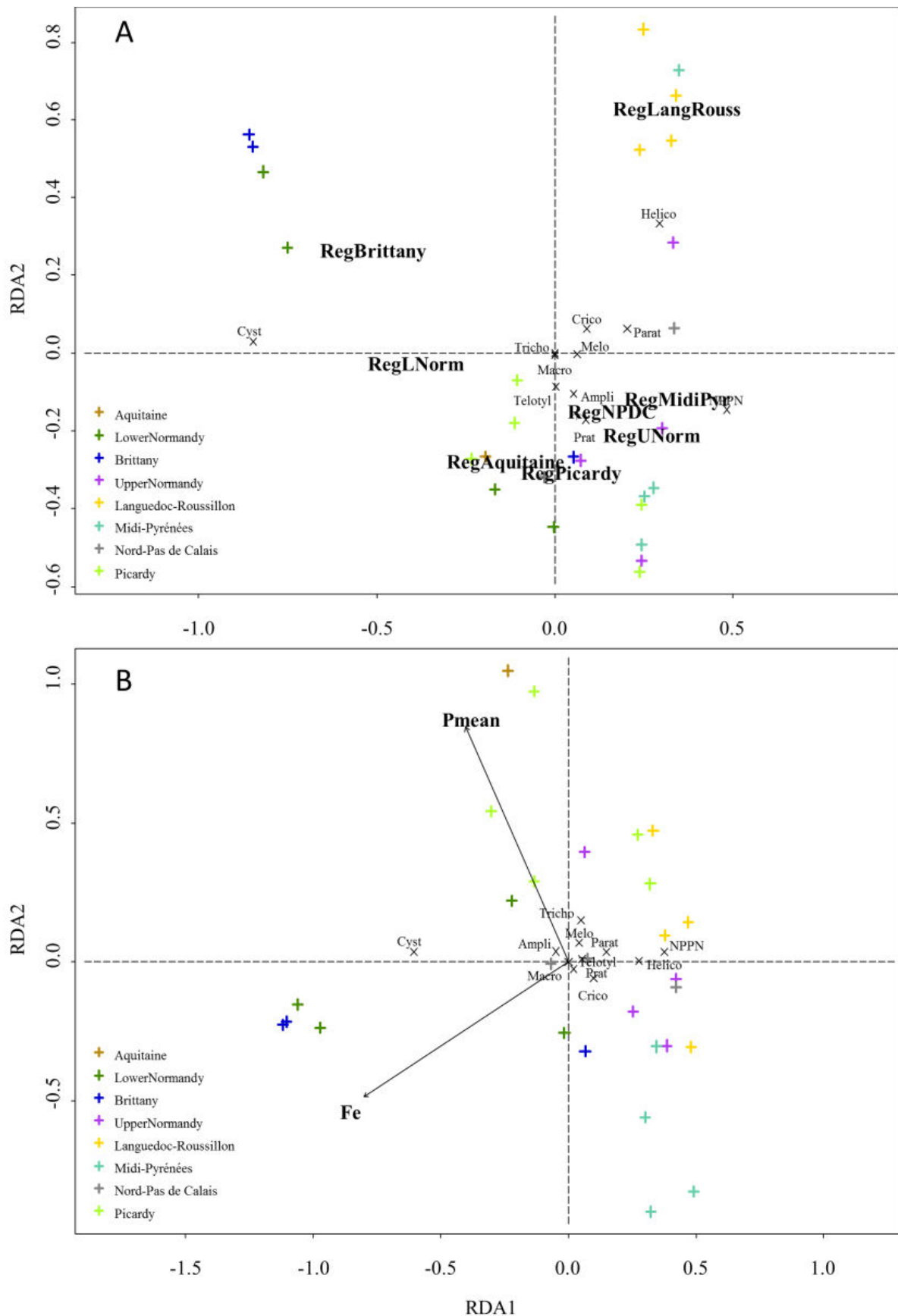


Fig. S19: Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-5 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=28 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 42.86% of the variability. B) The variable “Region” was removed from the analysis. The retained variables explain 19.30% of the variability.

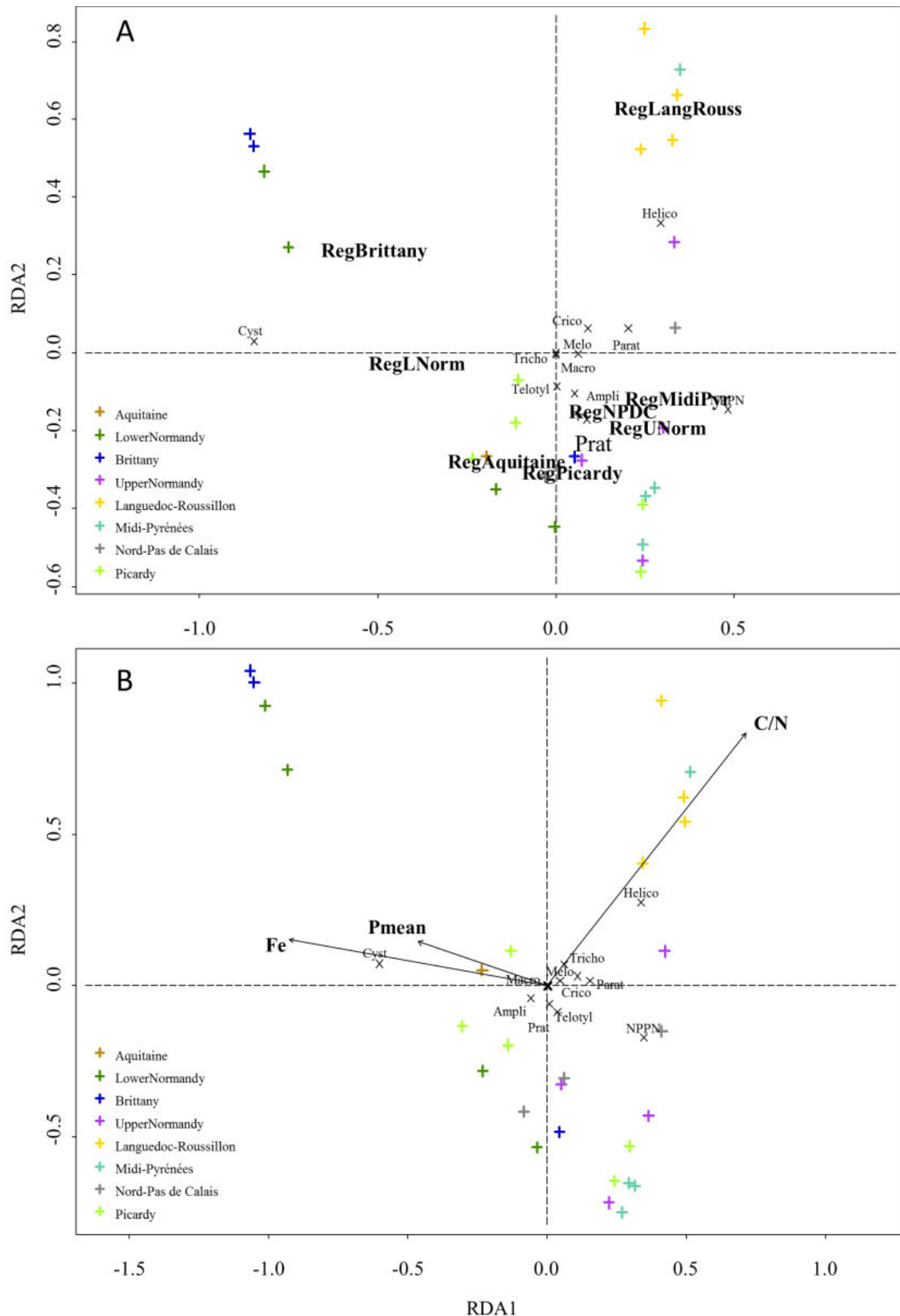


Fig. S20: Tb-RDA for the 2016 samplings with variables of the years n-6 (see Table 7 for abbreviation meanings). Black crosses represent nematode taxa and colored plus indicate regions of the samplings. N=28 fields. Species matrix was transformed with Hellinger transformation. A) Only the geographical regions were retained as significant variable, when all the variables were implemented in the analysis, explaining 42.86% of the variability. B) The variable “Region” was removed from the analysis. The retained variables explain 22.32% of the variability.

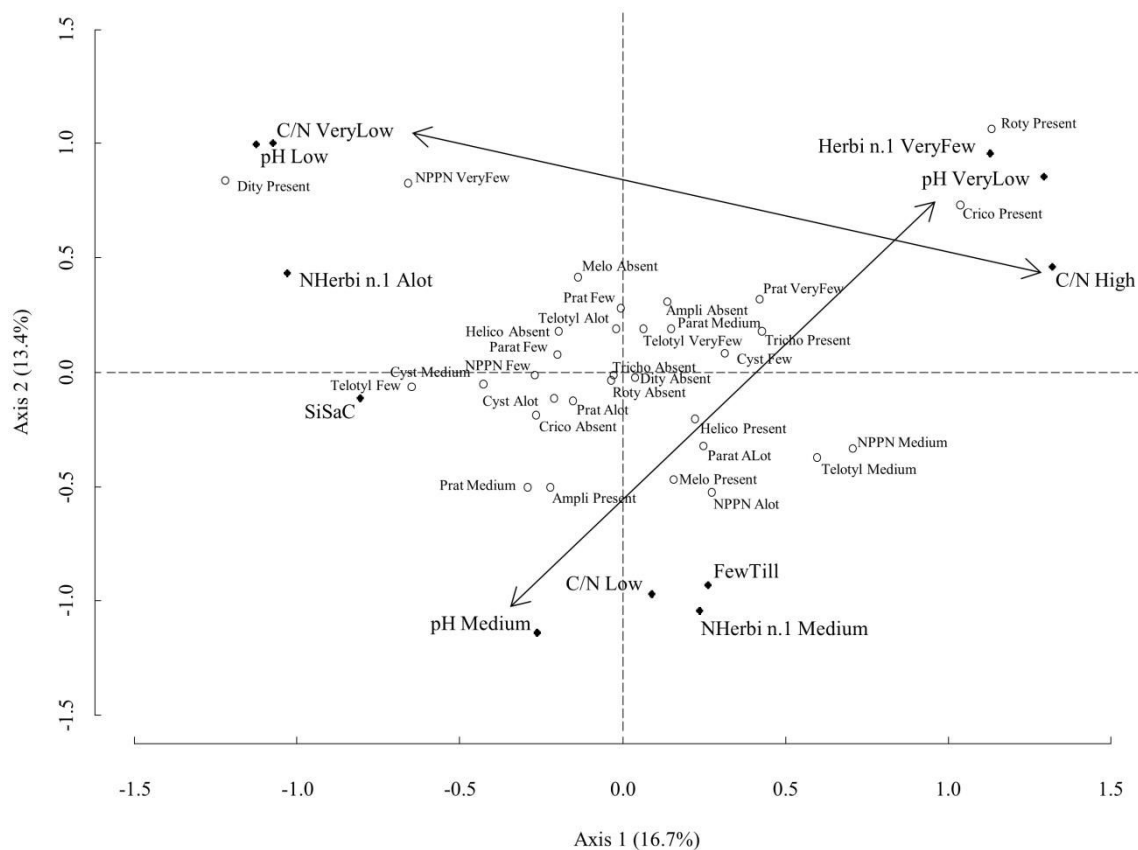


Fig. S21: MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n-1 (see Table 7. for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

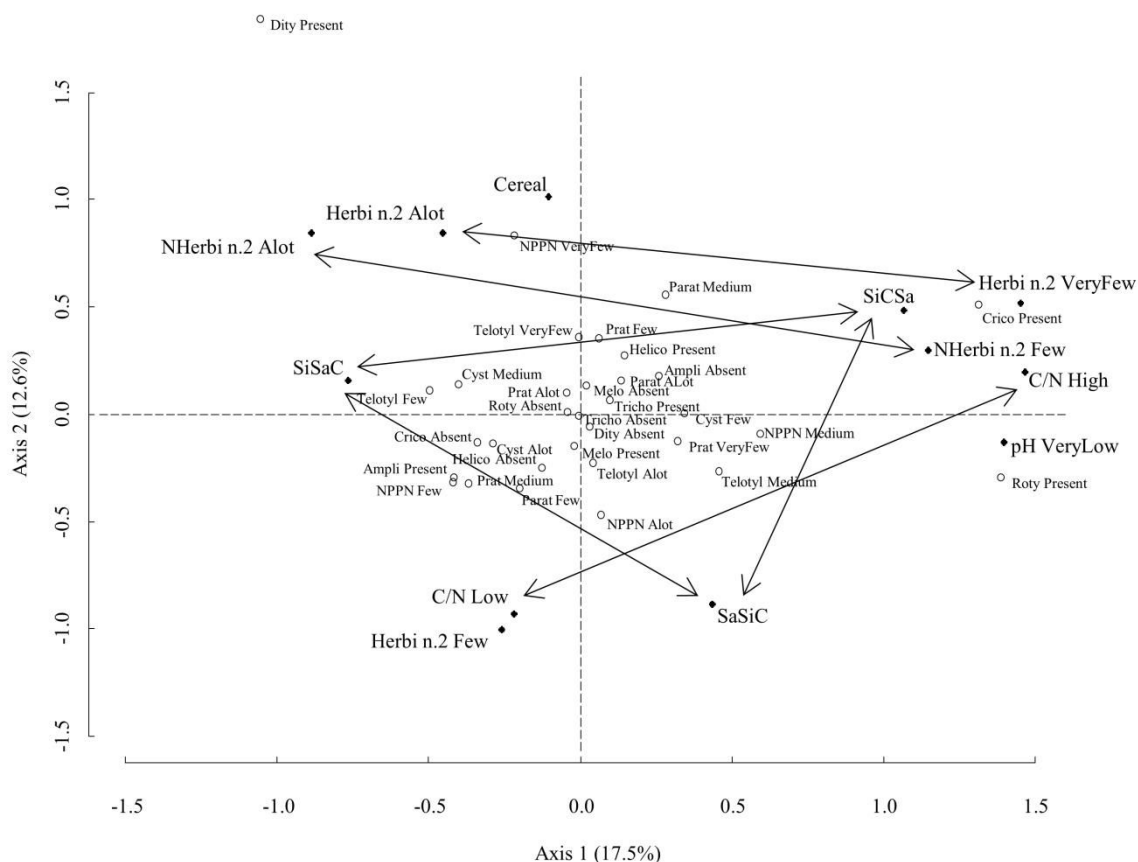


Fig. S22: MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n-2 (see Table 7. for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

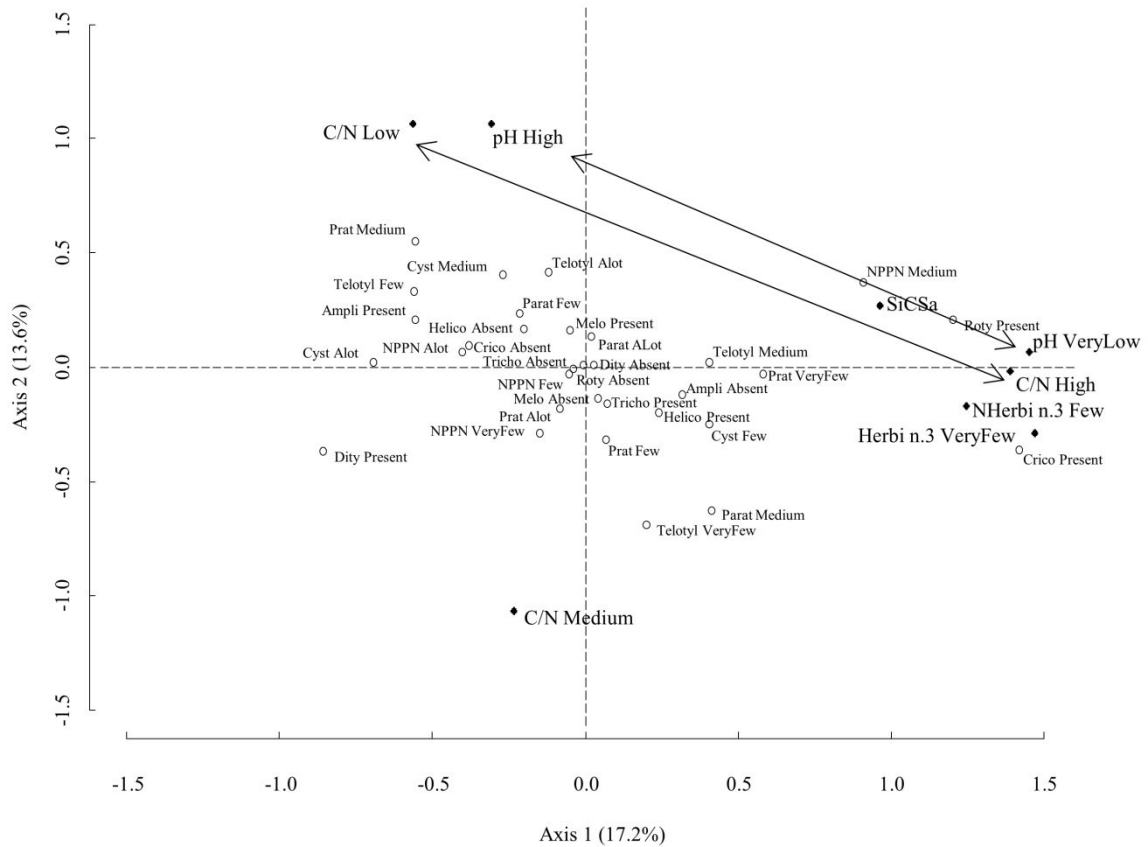


Fig. S23: MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n-3 (see Table 7 for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

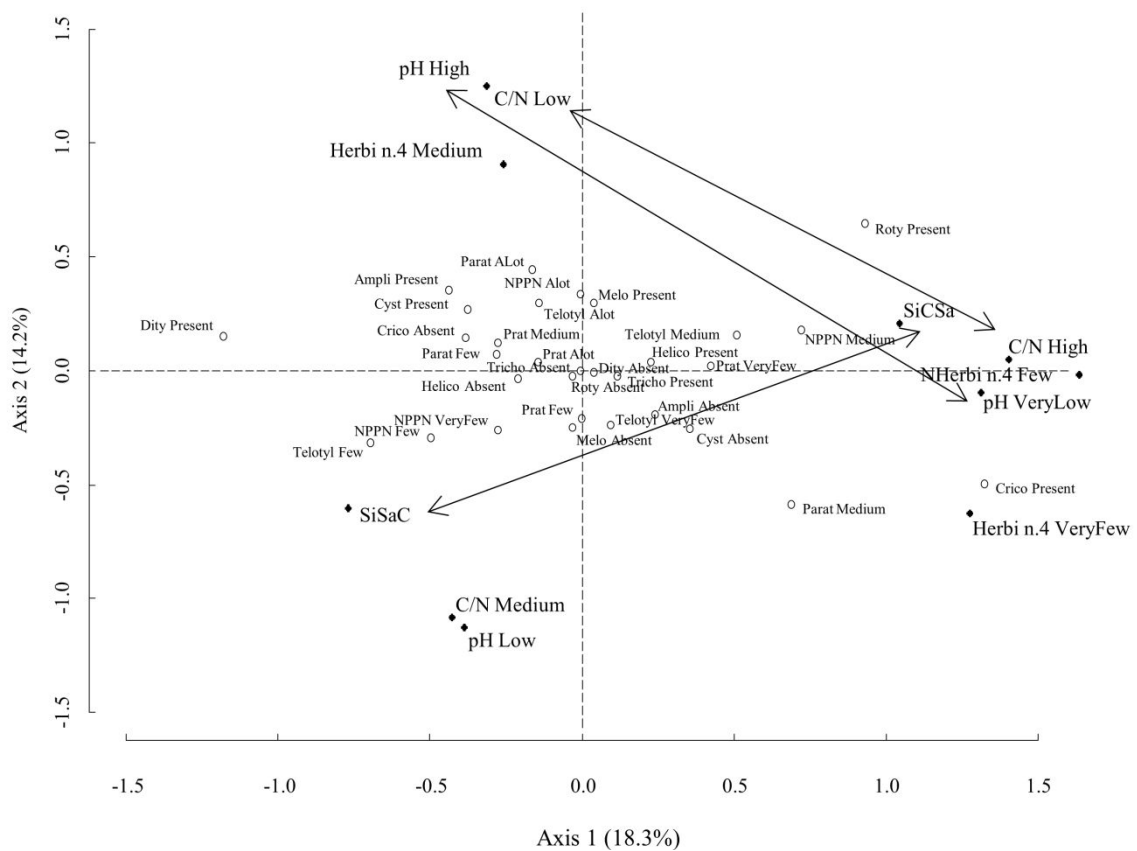


Fig. S24: MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n-4 (see Table 7. for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

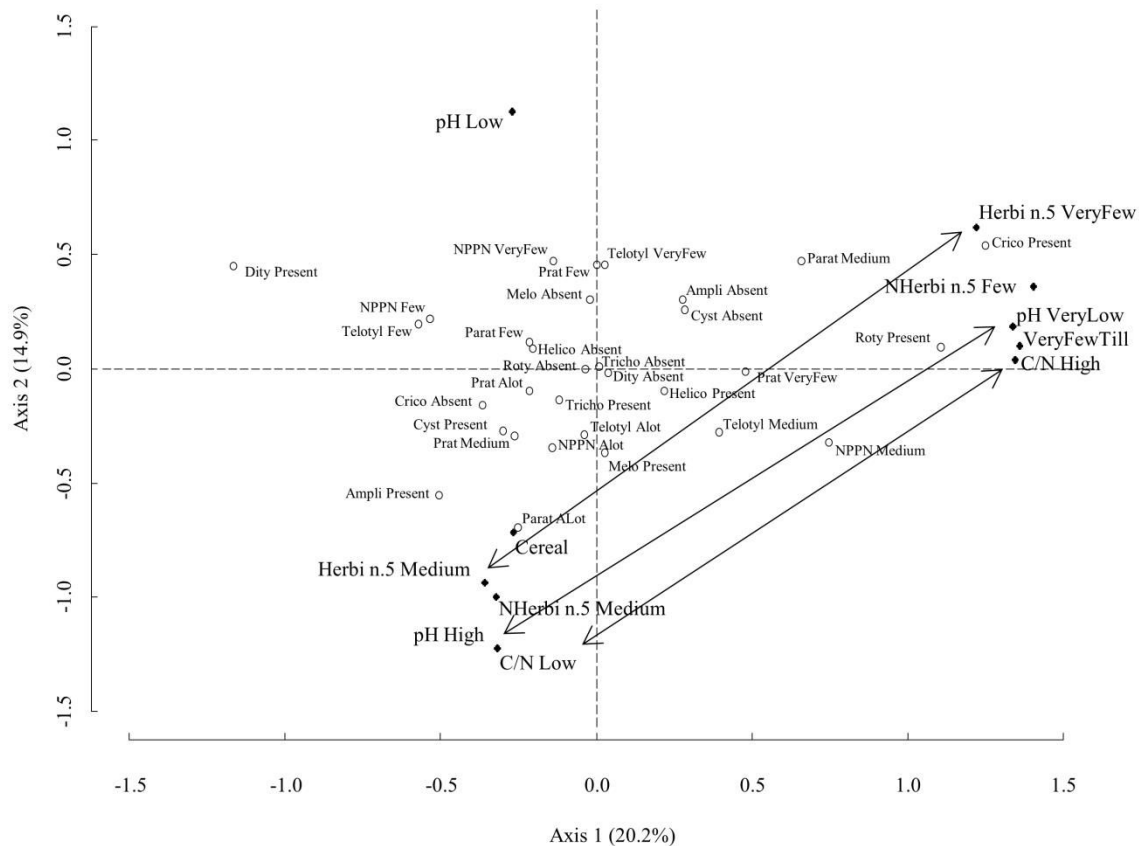


Fig. S25: MCA factorial map for the 2015 samplings with variables of the year n-5 (see Table 7. for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

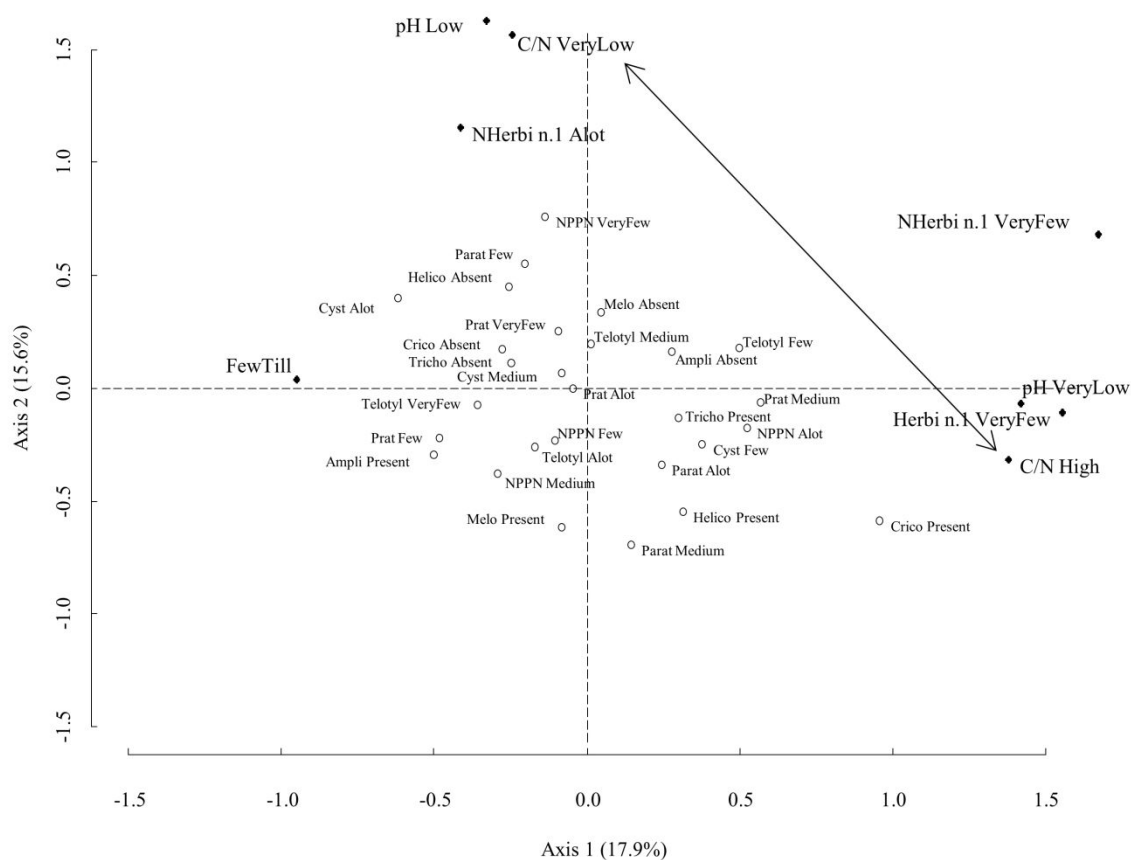


Fig. S26: MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-1 (see Table 7 for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

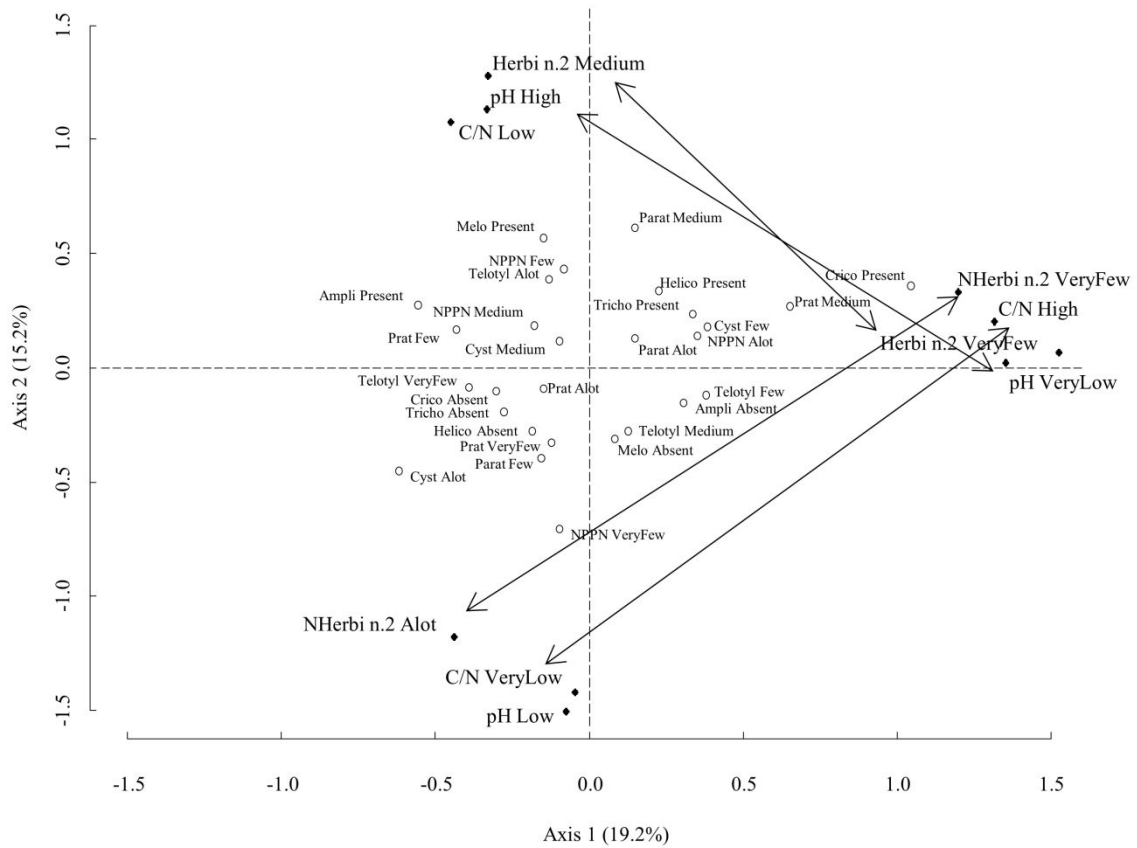


Fig. S27: MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-2 (see Table 7 for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

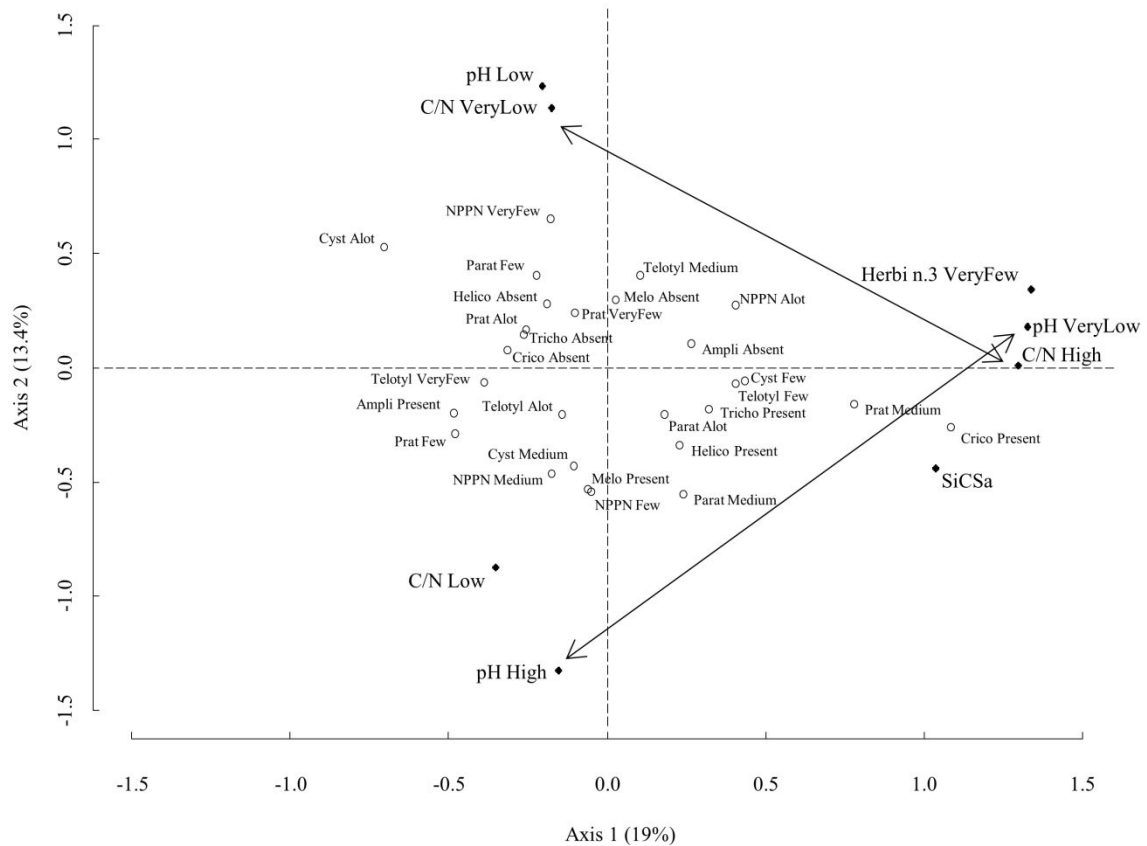


Fig. S28: MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-3 (see Table 7 for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

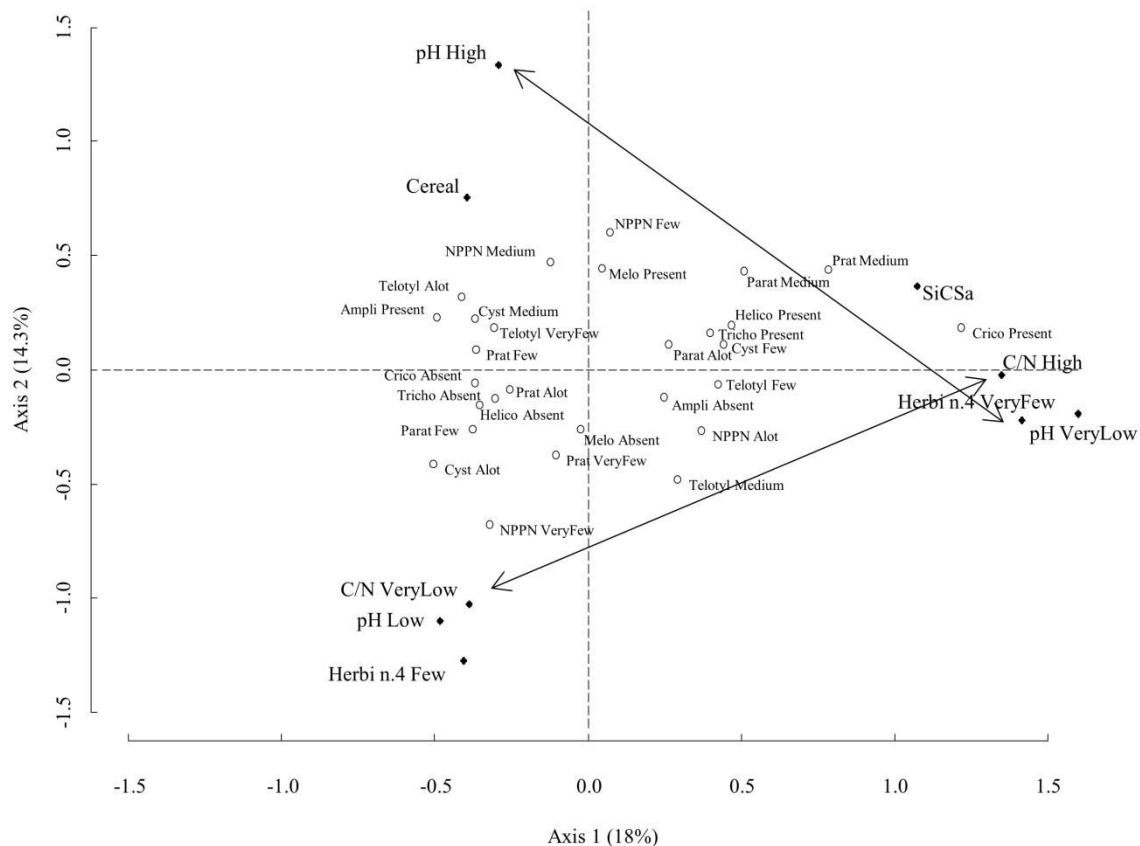


Fig. S31: MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-4 (see Table 7 for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

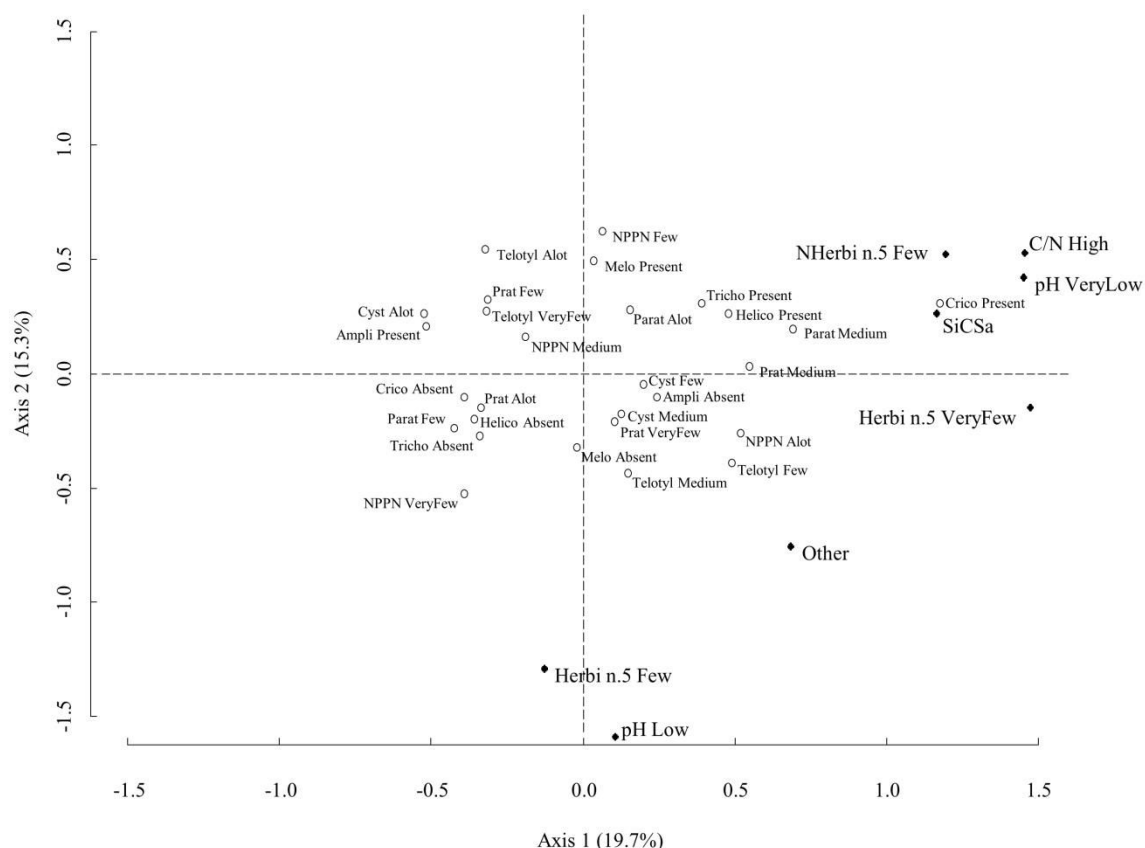


Fig. S29: MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-5 (see Table 7 for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

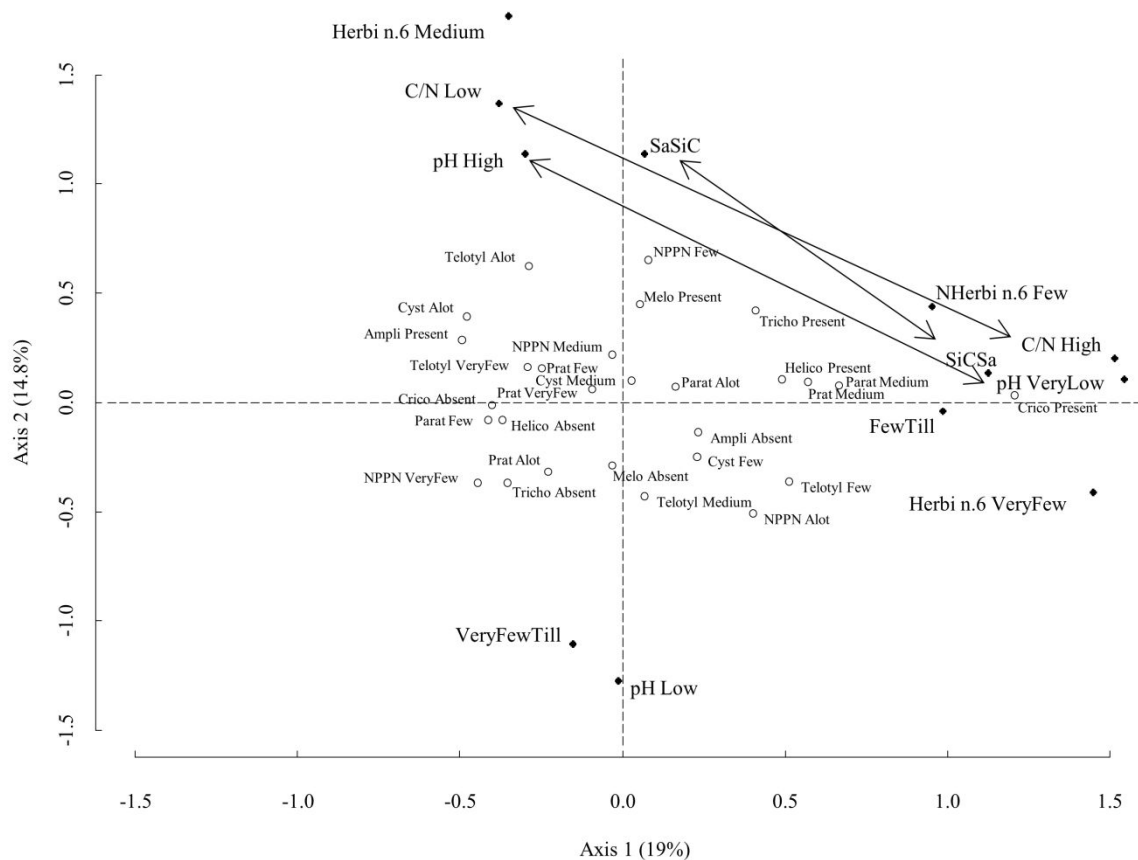


Fig. S30: MCA factorial map for the 2016 samplings with variables of the year n-6 (see Table 7 for abbreviation meanings and Table S4 for modalities or classes limits). PPN (light circles) are considered as supplementary variables and only the most contributive modalities of variable (black dots) are represented to improve the readability. Arrows highlight opposite modalities from a same variable

Table S5

Detailed results of the model selections on the different taxonomical groups sampled in 2015 over the year periods considered. SW was calculated only when several sub-models were retained in the selection process with a $\Delta AICc < 2$

	Variable	Cultural practices n			Cultural practices n-1			Cultural practices n-2			Cultural practices n-3			Cultural practices n-4			Cultural practices n-5		
		Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi
Non Phytoparasites	(Intercept)	6.620	5.650, 7.594		6.701	5.789, 7.615		6.699	5.745, 7.653		6.658	5.926, 7.392		6.519	5.924, 7.114		6.523	6.085, 6.961	
	C/N	-2.486	-3.371, -1.671		-	-		-2.682	-3.872, -1.491	1.000	-1.727	-2.490, -1.025		-2.326	-3.862, -0.790	1.000	-0.776	-2.304, 0.751	0.600
	pH	3.414	3.003, 3.842		4.531	3.951, 5.162		3.456	2.838, 4.075	1.000	3.050	2.623, 3.485		0.751	-1.167, 2.669	0.530	1.203	-0.620, 3.026	0.750
	Silt	-4.314	-5.898, -2.825		-4.460	-5.942, -3.073		-3.840	-5.728, -1.951	1.000	-2.016	-3.502, -0.563		-0.174	-1.116, 0.769	0.180	-0.145	-0.878, 0.588	0.190
	Herbicides	-0.242	-0.394, -0.091		1.787	1.206, 2.413		-1.384	-3.950, 1.181	0.660	-3.291	-4.624, -2.049		-3.327	-4.160, -2.495	1.000	-2.607	-3.135, -2.079	1.000
Helicotylenchus	(Intercept)	-0.952	-2.764, 0.859		-0.547	-2.201, 1.106		-0.547	-2.201, 1.106		-0.689	-2.381, 1.003		-0.435	-2.018, 1.148		-0.435	-2.018, 1.148	
	C/N	4.882	1.835, 7.928	1.000	4.670	1.774, 7.565	1.000	4.670	1.774, 7.565	1.000	4.936	1.872, 8.000	1.000	5.204	1.859, 8.550	1.000	5.204	1.859, 8.550	1.000
	pH	0.736	-2.361, 3.832	0.250	0.601	-2.218, 3.421	0.220	0.601	-2.218, 3.421	0.220	0.823	-2.379, 4.025	0.290	1.348	-2.551, 5.246	0.470	1.348	-2.551, 5.246	0.470
	Silt	1.335	-1.857, 4.525	0.510	1.436	-1.795, 4.666	0.550	1.436	-1.795, 4.666	0.550	1.025	-1.861, 3.910	0.430	0.977	-1.865, 3.819	0.460	0.977	-1.865, 3.819	0.460
	Herbicides	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
Pratylenchus	(Intercept)	2.702	0.905, 4.498		2.935	1.785, 4.084		2.889	1.681, 4.097		3.116	1.885, 4.267		3.099	2.050, 4.064		3.167	2.310, 4.024	
	C/N	-10.691	-13.754, -7.629	1.000	-1.820	-5.268, 1.637	0.620	-7.348	-9.542, -5.154	1.000	-6.400	-8.327, -4.667		-2.886	-5.416, -0.575		-0.807	-3.018, 1.405	0.480
	pH	-0.103	-0.759, 0.553	0.210	2.158	0.656, 3.660	1.000	-	-		-	-		3.135	0.432, 6.108		3.742	1.245, 6.238	1.000
	Silt	-0.370	-2.214, 1.473	0.250	-1.906	-4.782, 0.970	0.780	-0.755	-2.866, 1.356	0.460	-	-		-	-		-	-	
	Herbicides	-2.341	-3.533, -1.149	1.000	3.869	1.232, 6.507	1.000	-1.846	-4.650, 0.958	0.750	-3.193	-5.02, -1.504		-3.921	-5.643, -2.440		-3.443	-4.611	1.000
Amplimerlinius	(Intercept)	-2.046	-4.578, 0.487		-1.565	-3.799, 0.670		-1.552	-3.774, 0.669		-1.863	-4.299, 0.574		-2.232	-4.991, 0.527		-2.227	-4.969, 0.515	
	C/N	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
	pH	4.761	0.471, 9.050	1.000	4.691	0.703, 8.679	1.000	4.666	0.663, 8.669	1.000	5.002	0.700, 9.305	1.000	5.160	0.269, 10.051	1.000	5.161	0.278, 10.044	1.000
	Silt	1.823	-2.237, 3.325	0.300	0.553	-2.179, 3.285	0.300	0.431	-2.022, 2.884	0.230	-	-		-	-		-	-	
	Herbicides	-	-		-	-		0.303	-1.544, 2.150	0.220	0.515	-1.820, 2.851	0.320	1.018	-2.290, 4.326	0.410	1.106	-2.325, 4.537	0.430
Telotylenchidae	(Intercept)	2.516	0.445, 4.436		2.635	0.295, 4.828		2.526	0.301, 4.572		2.519	0.641, 4.398		2.346	0.735, 4.016		2.520	1.414, 3.625	
	C/N	-	-		-	-		-8.817	-13.361, -4.273	1.000	-7.493	-11.056, -3.930	1.000	-6.767	-11.297, -2.238	1.000	-3.033	-7.699, 1.633	0.760
	pH	7.907	5.901, 10.495		8.227	6.092, 10.996		4.921	2.970, 6.871	1.000	3.928	2.283, 5.574	1.000	1.766	-2.968, 6.499	0.490	2.847	-1.986, 7.679	0.690
	Silt	-7.586	-11.648, -4.290		-8.532	-13.184, -4.824		-6.396	-11.075, -1.717	1.000	-0.975	-4.328, 2.378	0.370	-	-		-	-	
	Herbicides	5.723	3.524, 8.646		6.213	3.723, 9.482		-3.030	-8.989, 2.929	0.640	-8.628	-12.659, -4.598	1.000	-8.302	-11.450, -5.155	1.000	-6.849	-8.869, -4.830	1.000
Paratylenchus	(Intercept)	-0.043	-1.587, 1.002		0.129	-1.470, 1.189		0.129	-1.470, 1.189		0.337	-0.861, 1.535		0.382	-0.840, 1.604		0.382	-0.840, 1.604	
	C/N	3.701	1.417, 6.808		3.599	1.237, 6.890		3.599	1.237, 6.890		2.851	0.005, 5.697	1.000	1.334	-1.355, 4.023	0.680	1.334	-1.355, 4.023	0.680
	pH	3.119	0.532, 6.528		3.050	0.409, 6.669		3.080	0.409, 6.669		2.022	-1.514, 5.558	0.720	0.385	-1.789, 2.558	0.210	0.385	-1.789, 2.558	0.210
	Silt	4.094	1.507, 7.168		4.199	1.538, 7.414		4.199	1.538, 7.414		4.484	1.769, 7.120	1.000	5.007	2.162, 7.852	1.000	5.007	2.162, 7.852	1.000
	Herbicides	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
Criconemoides	(Intercept)	-10.654	-18.172, -3.137		-10.508	-18.234, -2.783		-10.030	-19.468, -0.591		-9.888	-19.097, -0.678		-9.321	-18.276, -0.366		-8.483	-16.969, 0.003	
	C/N	-	-		1.375	-3.835, 6.584	0.310	11.674	-2.670, 26.017	0.830	12.112	-1.845, 26.070	0.850	11.751	-0.964, 24.466	0.870	12.283	2.787, 21.776	1.000
	pH	-	-		4.286	-7.161, 15.733	0.570	-2.649	-19.451, 14.154	0.310	-2.287	-17.934, 13.360	0.260	-2.497	-16.119, 11.126	0.130	-	-	
	Silt	0.537	-2.208, 3.281	0.300	-0.374	-5.783, 4.725	0.250	4.887	-8.490, 18.265	0.530	4.126	-8.803, 17.055	0.440	4.110	-8.880, 17.101	0.480	1.466	-5.933, 8.864	0.220
	Herbicides	-23.854	-39.900, -7.808	1.000	-22.581	-40.188, -4.974	1.000	-	-		0.604	-2.747, 3.954	0.180	1.350	-3.460, 6.160	0.380	2.224	-2.729, 7.176	0.570

- indicate that the variable were not present in the $\Delta AICc < 2$ sub-model and thus was not retain in the selection process

Table S5 (continued)

	Variable	Cultural practices n			Cultural practices n-1			Cultural practices n-2			Cultural practices n-3			Cultural practices n-4			Cultural practices n-5		
		Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi
<i>Trichodorus</i>	(Intercept)	-8.877	-15.844, -1.909		-8.743	-15.724, -1.761		-8.743	-15.724, -1.761		-8.693	-15.676, -1.710		-8.588	-15.555, -1.622		-8.588	-15.555, -1.622	
	C/N	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
	pH	-0.693	-5.670, 4.283	0.220	-0.686	-5.793, 4.421	0.220	-0.686	-5.793, 4.421	0.220	-0.683	-5.839, 4.472	0.220	-0.667	-5.859, 4.525	0.210	-0.667	-5.859, 4.525	0.210
	Silt	-0.652	-4.717, 3.413	0.230	-0.654	-4.841, 3.532	0.230	-0.654	-4.841, 3.532	0.230	-0.650	-4.859, 3.559	0.220	-0.652	-4.951, 3.647	0.220	-0.652	-4.951, 3.647	0.220
	Herbicides	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
<i>Heterodera</i>	(Intercept)	-1.816	-5.735, 2.103		-0.178	-3.520, 3.124		-0.198	-3.520, 3.124		-0.615	-4.286, 3.055		0.010	-		0.104	-	
	C/N	1.619	-3.965, 7.203	0.310	-	-		-	-		-	-		-6.183	-		-6.183	-	
	pH	12.413	10.134, 14.691	1.000	6.501	5.947, 7.055	1.000	6.501	5.947, 7.055	1.000	6.588	5.997, 7.179	1.000	-	-		-	-	
	Silt	-7.600	-13.190, -2.011	1.000	-0.719	-4.193, 2.755	0.310	-0.719	-4.193, 2.755	0.310	-0.824	-4.613, 2.966	0.320	-	-		-	-	
	Herbicides	8.783	6.265, 11.301	1.000	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
<i>Meloidogyne</i>	(Intercept)	-0.431	-1.836, 0.975		-0.385	-1.744, 0.973		-0.330	-1.640, 0.979		-0.496	-1.884, 0.893		-0.644	-2.151, 0.862		-0.644	-2.151, 0.862	
	C/N	4.545	1.230, 7.859	1.000	5.518	1.644, 9.393	1.000	5.177	1.723, 8.630	1.000	5.350	1.895, 8.805	1.000	5.462	1.955, 8.969	1.000	5.462	1.955, 8.969	1.000
	pH	4.917	1.107, 8.726	1.000	5.467	1.425, 9.509	1.000	5.227	1.425, 9.029	1.000	5.650	1.609, 9.692	1.000	5.960	1.630, 10.289	1.000	5.960	1.630, 10.289	1.000
	Silt	-0.435	-2.394, 1.524	0.280	-0.780	-3.254, 1.695	0.420	-0.828	-3.336, 1.680	0.440	-1.076	-3.907, 1.754	0.500	-1.015	-3.906, 1.875	0.470	-1.015	-3.906, 1.875	0.470
	Herbicides	0.314	-1.328, 1.956	0.240	1.212	-1.640, 4.064	0.560	0.872	-1.545, 3.288	0.470	0.452	-1.988, 2.292	0.330	-	-		-	-	
<i>Ditylenchus</i>	(Intercept)	-7.380	-23.037, -3.307		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
	C/N	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
	pH	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
	Silt	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
	Herbicides	1.870	0.638, 3.503		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	

- indicate that the variable were not present in the ΔAICc<2 sub-model and thus was not retain in the selection process

Table S6

Detailed results of the model selections on the different taxonomical groups sampled in 2016 over the year periods considered. SW was calculated only when several sub-models were retained in the selection process with a ΔAICc <2

	Variable	Cultural practices n			Cultural practices n-1			Cultural practices n-2			Cultural practices n-3			Cultural practices n-4			Cultural practices n-5			Cultural practices n-6		
		Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi	Estimate	95% CI	Σwi
Non Phytoparasites	(Intercept)	13.112	1.771, 24.453		8.449	5.365, 11.873		8.781	5.223, 12.685		17.448	14.922, 19.974		19.260	17.244, 21.303		9.612	-1.717, 20.741		3.757	-10.216, 17.730	
	C/N	-0.614	-0.743, -0.486	1.000	-0.288	-0.487, -0.111		-0.335	-0.547, -0.144		-0.644	-0.723, -0.565	1.000	-0.438	-0.517, -0.367		-0.248	-0.356, -0.119	1.000	-0.099	-0.255, 0.058	0.710
	pH	0.142	1.377, 1.661	0.400	-	-		-	-		-0.092	-0.369, 0.184	0.440	-0.674	-0.932, -0.409		0.364	-1.063, 1.790	0.330	0.854	-0.899, 2.607	0.600
	Herbicides	-0.175	-1.065, 0.714	0.450	0.551	0.264, 0.818		0.482	0.177, 0.768		-0.460	-0.764, -0.156	1.000	-0.395	-0.532, -0.269		-0.316	-0.395, -0.236	1.000	-2.13	-0.859, -0.168	1.000
<i>Helicotylenchus</i>	(Intercept)	-13.340	-37.680, 11.000		-14.721	-40.792, 11.350		-14.721	-40.792, 11.350		-14.721	-40.792, 11.350		-15.652	-42.201, 10.898		-7.196	-14.526, -2.853		-7.196	-14.526, -2.853	
	C/N	0.553	0.190, 0.915	1.000	0.559	0.187, 0.930	1.000	0.559	0.187, 0.930	1.000	0.559	0.187, 0.930	1.000	0.583	0.203, 0.964	1.000	0.520	0.257, 0.953		0.520	0.257, 0.953	
	pH	0.894	-2.108, 3.900	0.390	1.097	-2.097, 4.291	0.480	1.097	-2.097, 4.291	0.480	1.091	-2.097, 4.291	0.480	1.142	-2.119, 4.404	0.480	-	-		-	-	
	Herbicides	0.166	-0.931, 1.263	0.190	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
<i>Pratylenchus</i>	(Intercept)	10.332	-2.577, 23.241		32.780	26.334, 40.138		32.780	23.278, 41.729		32.800	26.334, 40.138		33.023	25.875, 40.171		5.919	3.003, 8.835		6.058	3.839, 8.510	
	C/N	-0.342	-0.555, -0.129	1.000	-0.516	-0.727, -0.337		-0.516	-0.794, -0.248		-0.516	-0.727, -0.337		-0.513	-0.711, -0.316	1.000	-0.207	-0.390, -0.024	1.000	-0.189	-0.368, -0.038	
	pH	-0.353	-2.102, 1.397	0.280	-3.414	-4.386, -2.524		-3.414	-4.402, -2.436		-3.414	-4.386, -2.524		-3.379	-4.336, -2.422	1.000	-	-		-	-	
	Herbicides	-1.783	-2.847, -0.719	1.000	-	-		-	-		-	-		-0.041	-0.221, 0.138	0.310	-0.096	-0.288, 0.0954	0.640	-0.122	-0.237, -0.018	
<i>Amplimerlinius</i>	(Intercept)	-13.053	-43.881, 17.776		-13.004	-45.088, 19.080		-13.004	-45.088, 19.080		-11.789	-41.900, 18.322		-11.671	-40.977, 17.635		-10.014	-36.377, 16.348		-10.967	-37.847, 15.913	
	C/N	-0.069	-0.510, 0.371	0.180	-0.095	-0.603, 0.412	0.250	-0.095	-0.603, 0.412	0.250	-0.081	-0.553, 0.391	0.210	1.091	-2.967, 5.148	0.180	-0.034	-0.390, 0.323	0.140	-	-	
	pH	1.449	-2.771, 5.970	0.430	1.513	-2.799, 5.824	0.420	1.513	-2.799, 5.824	0.420	1.281	-2.828, 5.389	0.360	-0.057	-0.535, 0.421	0.300	0.687	-3.073, 4.447	0.200	0.141	-3.170, 4.695	
	Herbicides	0.482	-1.749, 2.713	0.270	-	-		-	-		0.053	-0.271, 0.376	0.150	0.055	-0.256, 0.366	0.190	0.127	-0.292, 0.545	0.340	0.762	-0.251, 0.533	
Telotylenchidae	(Intercept)	-5.389	-23.883, 13.106		-17.056	-30.135, -3.977		-12.314	-20.958, -3.670		-8.076	-13.727, -2.825		-6.834	-12.118, -1.851		10.643	8.387, 13.362		9.165	7.418, 11.254	
	C/N	-0.496	-0.818, -0.175	1.000	-0.242	-0.665, 0.181	0.700	-0.410	-0.724, -0.096	1.000	-0.443	-0.711, -0.198		-0.305	-0.489, -0.156		-0.378	-0.551, -0.242		-0.287	-0.429, -0.171	
	pH	1.997	-0.556, 4.549	0.730	3.076	1.872, 4.281	1.000	2.818	1.733, 3.902	1.000	2.709	1.727, 3.706		2.376	1.625, 3.185		-	-		-	-	
	Herbicides	0.424	-0.971, 1.819	0.270	0.420	-0.351, 1.190	0.680	0.285	-0.301, 0.489	0.330	-0.496	-0.900, -0.202		-0.482	-0.722, -0.293		-0.360	-0.519, -0.231		-0.262	-0.359, -0.179	
<i>Paratylenchus</i>	(Intercept)	-36.955	-61.790, -12.119		-35.078	-62.160, -16.836		-35.078	-62.160, -16.836		-35.078	-62.160, -16.836		-37.244	-61.398, -13.090		-12.762	-49.858, 24.333		-14.561	-57.683, 28.561	
	C/N	0.440	0.171, 0.709	1.000	0.431	0.187, 0.720		0.431	0.187, 0.720		0.431	0.187, 0.720		0.434	0.169, 0.720	1.000	0.140	-0.254, 0.533	0.450	0.129	-0.298, 0.555	0.330
	pH	4.610	1.431, 7.790	1.000	4.339	2.069, 7.692		4.339	2.069, 7.692		4.339	2.069, 7.692		4.652	1.578, 7.726	1.000	1.779	-2.966, 6.524	0.490	4.016	-3.384, 7.647	0.530
	Herbicides	-0.242	-1.566, 1.082	0.270	-	-		-	-		-	-		-0.059	-0.328, 0.209	0.310	-0.131	-0.480, 0.218	0.530	-0.243	-0.511, 0.088	0.870
<i>Criconemoides</i>	(Intercept)	-9.735	-17.205, -5.376		-9.735	-17.205, -5.376		-9.735	-17.206, -5.376		-9.021	-15.772, -2.270		-9.605	-17.079, -5.237		-21.388	-16.905, -5.025		-9.409	-16.905, -5.025	
	C/N	0.465	0.210, 0.822		0.465	0.210, 0.822		0.465	0.210, 0.822		0.440	0.117, 0.762	1.000	0.461	0.208, 0.817		0.541	0.204, 0.810		0.454	0.204, 0.810	
	pH	-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-	
	Herbicides	-	-		-	-		-	-		-0.081	-0.581, 0.419	0.270	-	-		-	-		-	-	
<i>Trichodorus</i>	(Intercept)	2.872	-2.914, 10.154		-3.344	-18.492, 11.804		2.872	-2.914, 10.154		17.560	5.280, 32.957		-9.159	-55.323, 37.440		-9.303	-38.233, 19.627		-1.301	-22.085, 19.484	
	C/N	-1.204	-2.107, -0.592		-0.663	-1.960, 0.634	0.550	-1.204	-2.107, 0.592		-1.012	-1.813, -0.411		-0.220	-0.738, 0.298	0.500	-0.068	-0.363, 0.227	0.240	-0.024	-0.190, 0.142	0.180
	pH	-	-		-	-		-	-		-	-		2.569	-3.430, 8.568	0.500	2.209	-1.691, 6.110	0.550	0.797	-2.165, 3.760	0.330
	Herbicides	-	-		0.800	-1.103, 2.702	0.450	-	-		-2.160	-4.392, -0.530		-1.699	-2.665, -0.732	1.000	-1.097	-1.505, -0.690	1.000	-0.704	-1.081, -0.328	1.000
<i>Heterodera</i>	(Intercept)	1.828	-1.117, 4.773		-40.847	-45.597, -36.098		-40.847	-45.597, -36.098		-40.847	-45.597, -36.098		-41.204	-46.196, -36.212		1.936	-2.592, 6.464		2.127	-2.732, 6.987	
	C/N	-	-		0.057	-0.235, 0.349	0.290	0.057	-0.235, 0.349	0.290	0.057	-0.235, 0.349	0.290	0.055	-0.245, 0.355	0.280	-0.061	-0.349, 0.227	0.260	-0.064	-0.359, 0.230	0.280
	pH	2.089	-4.005, 8.184	0.440	5.826	5.004, 6.648	1.000	5.826	5.004, 6.648	1.000	5.826	5.004, 6.648	1.000	5.833	4.992, 6.673	1.000	-	-		-	-	
	Herbicides	3.208	-0.736, 7.152	0.780	-	-		-	-		-	-		-	-		0.066	-0.140, 0.272	0.280	0.041	-0.176, 0.258	0.240
<i>Meloidogyne</i>	(Intercept)	-0.014	-5.798, 7.426		-9.725	-19.776, -3.519		-10.635	-22.556, -3.462		-0.014	-5.798, 7.426		-15.520	-74.015, 42.976		-46.209	-114.338, -10.086		-34.518	-103.069, 34.034	
	C/N	-0.892	-1.921, -0.163		-	-		-	-		-0.892	-1.921, -0.163		-0.556	-1.563, 0.452	0.700	-	-		0.097	-0.286, 1.176	0.220
	pH	-	-		-	-		-	-		-	-		0.204	-5.470, 9.552	0.300	6.198	1.108, 15.549		4.397	-2.611, 14.817	0.720
	Herbicides	-	-		1.335	0.417, 2.849		1.236	0.364, 2.763		-	-		-0.359	-1.336, 0.617	0.580	-0.576	-1.361, -0.137		-0.443	-0.811, -0.075	1.000

- indicate that the variable were not present in the ΔAICc<2 sub-model and thus was not retain in the selection process

Annexe IV : *Supplementary material* associé à l'article 3

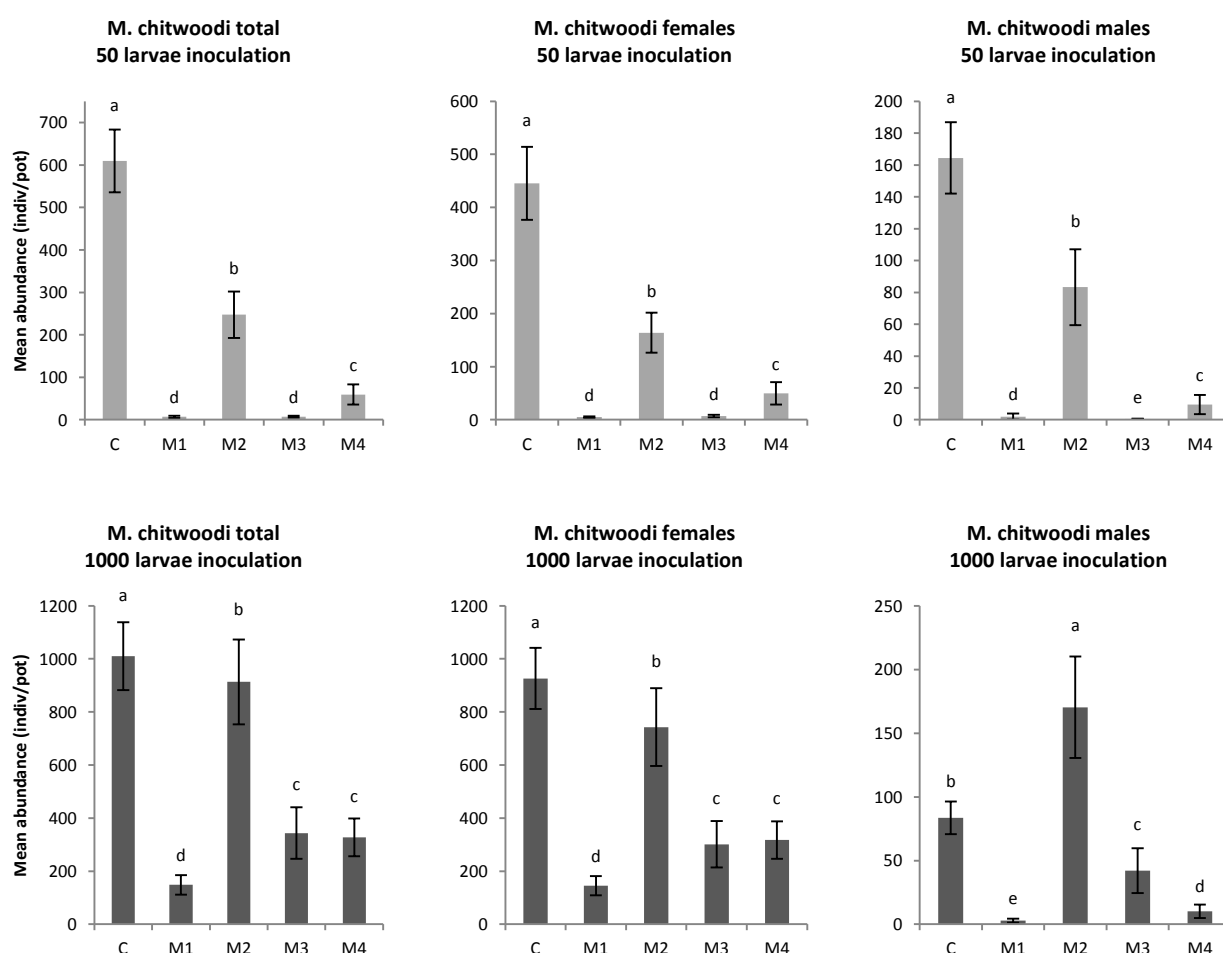


Fig. S32: Mean final abundance (number of individuals per pot) of *M. chitwoodi* total adults, only females or only males, among the different modalities. Light grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 50 J2 and dark grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 1000 J2. C corresponds to C2 (control where *M. chitwoodi* larvae were inoculated alone) (see Table 1). Error bars indicate standard error. Different letters indicate significant differences between modalities according to multiple comparison tests using the estimated marginal means method. Scale varies between graphs.

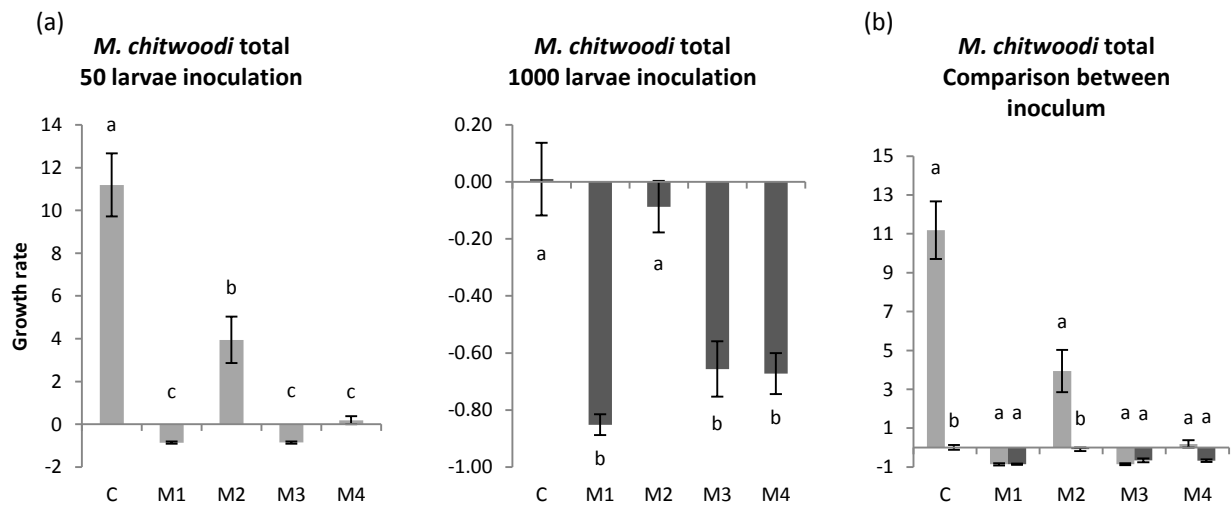


Fig. S33: (a) Growth rate of *M. chitwoodi* among the different modalities. (b) Comparison of *M. chitwoodi* growth rate between the inoculation treatments among each modality. Light grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 50 J2 and dark grey indicate pots where *M. chitwoodi* larvae inoculum was 1000 J2. C corresponds to C2 (control where *M. chitwoodi* larvae were inoculated alone) (see Table 1). Error bars indicate standard error. Different letters indicate significant differences between modalities (a) or between inoculation treatments among the modalities (b) according to multiple comparison tests using the estimated marginal means method. Scale varies between graphs.

RÉSUMÉ

Analyse exploratoire des variables structurant la capacité des communautés de nématodes phytoparasites à limiter l'implantation du nématode de quarantaine *Meloidogyne chitwoodi*

Les nématodes phytoparasites (NPP) sont des vers ronds microscopiques que l'on retrouve en communautés dans les sols agricoles. Les NPP les plus communs n'occasionnent pas de dégâts sur les cultures. Cependant *M. chitwoodi*, un NPP réglementé à l'échelle européenne, peut engendrer d'importantes baisses de rendement. Pour caractériser le risque de son implantation, nous nous sommes intéressés aux communautés indigènes en France afin d'identifier celles capables de le limiter suite à une introduction. Nous avons, dans un premier temps, décrit les communautés de NPP à l'échelle d'un paysage agricole, puis à l'échelle de neuf régions françaises. Ces investigations ont montré des communautés peu différenciées en termes de richesse spécifique mais variables en termes d'abondance. Si les variables environnementales expliquent le mieux la structure de ces communautés de NPP à une large échelle géographique, certaines pratiques culturales (labour, application de produits phytosanitaires) influencent fortement les communautés à l'échelle locale. Dans un second volet, nous avons étudié le potentiel de différentes communautés à limiter le développement de *M. chitwoodi* notamment par la compétition. Il semble que les communautés possédant les plus hauts niveaux d'abondance globale, indépendamment des taxa présents, permettent de diminuer la multiplication de *M. chitwoodi*. Cette thèse apporte donc des éléments de compréhension sur le fonctionnement des communautés de NPP dans les agrosystèmes français et leur potentiel à limiter le l'établissement de *M. chitwoodi* pour pouvoir prédire le risque d'implantation.

Mots-clés : écologie des communautés, nématodes phytoparasites, prévention du risque, agrosystèmes, compétition

ABSTRACT

Exploratory analyses of the variables structuring the capacity of the plant-parasitic nematode communities to restrict the implantation of the quarantine nematode Meloidogyne chitwoodi

Plant-parasitic nematodes (PPN) are microscopic worms that occur in communities in almost every agricultural soils. Commonly found PPN are usually harmless for the plants. However, *M. chitwoodi*, a PPN highly regulated in EU can induce important yield losses. In order to improve risk assessment of *M. chitwoodi* implantation, we studied French native PPN communities to identify those that can limit its establishment shortly after an introduction. We firstly described PPN communities in various agrosystems, at a landscape scale and then in nine French regions. Despite the quite homogeneous species richness observed across the fields sampled, we highlighted strong PPN taxa abundance variations. Environmental variables seemed to mainly drive the PPN communities structure at a large geographic scale but cultural practices (tillage and pesticides uses) seemed to explain the communities variation at the local scale. Secondly, we studied the capacity of different PPN communities to limit *M. chitwoodi* development through competition. It appeared that PPN communities with high global abundance, regardless of the taxa present, are able to decrease *M. chitwoodi* multiplication. The results of this PhD thesis bring some elements about the structure and functioning of PPN communities in French fields and their ability to reduce the *M. chitwoodi* establishment in order to predict its implantation risk.

Keywords: community ecology, plant-parasitic nematodes, risk assessment, agrosystems, competition



AGROCAMPUS OUEST • Institut supérieur des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
65 rue de Saint-Brieuc – CS84215 – F-35042 Rennes Cedex
Tél. : 02 23 48 50 00
www.agrocampus-ouest.fr

