Innovations Agronomiques 62 (2017), 71-85

Potentiels de régulation biotique par allélopathie et biofumigation ; services et dis-services produits par les cultures intermédiaires multiservices de crucifères

Couëdel A.[1], Seassau C.[1], Wirth J.[2], Alletto L.[1,3]

[1] AGIR, Université de Toulouse, INRA, INPT, INP-Purpan, F-31321 Castanet-Tolosan

[2] Agroscope de Changins, Route de Duillier 50, CH-1260, Nyon 1

[3] Chambre Régionale d'Agriculture Occitanie, BP 22107, F-31321 Castanet-Tolosan

Correspondance : antoine.couedel@inra.fr

Résumé

Les cultures intermédiaires de crucifères présentent un fort potentiel de gestion des bioagresseurs (champignons, bactéries, nématodes, adventices, …) via la production de métabolites secondaires à effet biocide, les glucosinolates. Ces effets allélopathiques peuvent avoir lieu lors de la période de culture mais ils sont accentués lors de la destruction des couverts lorsqu'une grande quantité de glucosinolates est dégradée dans le sol (principe de biofumigation). Au-delà des services de régulation des bioagresseurs ces molécules peuvent engendrer des effets négatifs sur les champignons et bactéries antagonistes, ce qui correspond à des dis-services qu'il convient de prendre en compte en fonction des problématiques du système de culture considéré. Une forte variabilité d'efficacité des processus allélopathiques est parfois observée entre les études et s'explique par l'influence non négligeable de l'environnement et de la conduite de culture sur la production de glucosinolates et sur leur devenir dans le sol. De plus d'autres facteurs inhérents à l'utilisation de cultures intermédiaires sont impliqués dans la gestion des bioagresseurs comme notamment l'incorporation de matière organique et les effets hôte/non hôte des couverts. Les causes du contrôle des bioagresseurs (allélopathique ou non) restent à déterminer pour de nombreux patho-systèmes dans le but d'adapter en conséquence le choix des espèces de couverts et les pratiques culturales.

Mots-clés: Biocontrôle, Glucosinolates, Engrais vert, Brassicacées, Pathogènes, Antagonistes

Abstract: Potential of biotic control by allelopathy and biofumigation ; services and disservices produced by multi-services crucifers cover crops

Crucifers cover crops have a strong potential for pathogen control (fungi, bacterias, nematodes, weeds, …) thanks to the production of secondary metabolites called glucosinolates. These allelopathic effects can occur during the crop growing period and can be increased at cover crop termination when a large quantity of glucosinolates is degraded into the soil (biofumigation principle). Beyond their pathogen control services these molecules could engender negative effects on beneficials fungi and bacterias. It corresponds to disservices that have to be taken into account according to the specificities of the considered agroecosystem. A high variability of allelopathic effects efficiency is sometimes observed among different studies and can be explained by the influence of both environment and agronomic practices on the glucosinolate production and fate in the soil. Furthermore other factors inherent of the cover crop use as organic matter incorporation, or host/non-host cover crops effects are involved on pest management. Causes of pathogen control (allelopathy or not) are still to be determine for numerous pathosystems in order to consequently adapt species choices and agronomic practices.

Keywords: Biocontrol, Glucosinolates, Green manure, Brassicacea, Pathogens, Beneficials

Introduction

Les cultures intermédiaires sont un des leviers agronomiques évoqués dans l'optique de développer des stratégies alternatives à l'usage des produits phytosanitaires (Justes et al., 2012). En effet, au-delà des services de recyclage des éléments minéraux et de protection du sol, les différentes familles de couverts végétaux peuvent assurer des services de gestion des bioagresseurs des cultures, notamment via la production de métabolites secondaires engendrant des phénomènes d'allélopathie (Farooq et al., 2011). L'effet biocide peut avoir lieu lors de la période de culture par la libération en continue des métabolites ou être accentué lors de la destruction des couverts par libération et dégradation d'une grande quantité de composés biocides, c'est le principe de biofumigation (Matthiessen et Kirkegaard, 2006). Les couverts de crucifères sont souvent évoqués dans cette optique du fait de leur production de sucres soufrés, les glucosinolates (GSL), qui une fois dégradés produisent des composés volatils à effet biocide sur une grande diversité d'organismes vivants (Van Dam et al., 2009). De nombreuses études en conditions contrôlées montrent des effets des produits de dégradation des GSL sur les organismes vivants (Brown et Morra, 1997) mais qui ne sont parfois pas démontrés au champ (Motisi et al., 2010). De plus l'effet biocide de ces molécules peut également engendrer des dis-services en impactant les communautés antagonistes et les auxiliaires de cultures, ces effets ont été moins étudiés dans la littérature mais méritent d'être pris en considération dans le but d'éviter des effets néfastes sur la santé et la productivité des cultures de rente. L'objectif de cet article est de proposer une synthèse bibliographique i) des principaux effets allélopathiques liés à la biofumigation par des couverts de crucifères sur les bioagresseurs des cultures et ii) des éventuels dis-services produits par l'implantation de couverts de Brassicacées. Dans le but d'illustrer la complexité de production et le devenir de métabolites secondaires dans le sol, la première partie abordera le cas particulier de la production de GSL par les crucifères. Une seconde partie abordera les effets des couverts de crucifères respectivement sur les communautés fongiques, bactériennes, sur les nématodes et sur les adventices. Enfin, une dernière partie abordera les effets des cultures intermédiaires non liés à la production de GSL qui peuvent parfois engendrer des confusions d'effets.

1. Production de glucosinolates, devenir dans le sol et biofumigation

1.1 Biofumigation, diversité des glucosinolates et de leurs produits de dégradation

L'allélopathie a été définie par Rice en 1984 par « tout effet direct ou indirect, positif ou négatif, d'une plante sur une autre à travers la production de composés chimiques libérés dans l'environnement ». Le principe de biofumigation a lui été introduit par Kirkegaard en 1993 et correspond à la suppression des pathogènes du sol par des composés biocides produits par les plantes principalement sous forme de métabolites secondaires. Les isothiocyanates (ITC) font partis des composés les plus biocides, ils sont fortement volatils et proviennent de la biodégradation de couverts végétaux contenants des glucosinolates (GSL). Les GSL sont des métabolites secondaires glucidiques soufrés principalement produits par les plantes de l'ordre des Capparales dont font partie les crucifères (Brassicacea). A ce jour 132 glucosinolates provenant de 8 acides aminés ont été identifiés (Agerbirk et Olsen, 2012), ils diffèrent par la nature de leur chaine latérale R. Celle-ci peut-être linéaire, cyclique ou hétérocyclique formant ainsi respectivement des GSL de types aliphatiques, aromatiques ou indoles.

Lors du processus de biofumigation les GSL présents dans les vacuoles des cellules végétales rentrent en contact avec l'enzyme myrosinase pour former des composés biocides (Figure 1). Parmi ces composés, les ITC ont un effet biocide général plus important que les nitriles ou que les thiocyanates (Van Dam et al., 2009). En fonction de la classe de GSL dont proviennent les produits de dégradation, leur degré de toxicité général sera différent. Les ITC aliphatiques sont les plus volatils et sont peu adsorbables par la matière organique du sol, leur potentiel biocide sur les organismes vivants du sol est élevé. Les ITC aromatiques ont une toxicité de contact plus élevée que les ITC aliphatiques mais du

fait de leurs structures ils sont, moins volatils. Les ITC indoles sont instables et se décomposent rapidement formant des ions thiocyanates toxiques (Fahey et al., 2001).

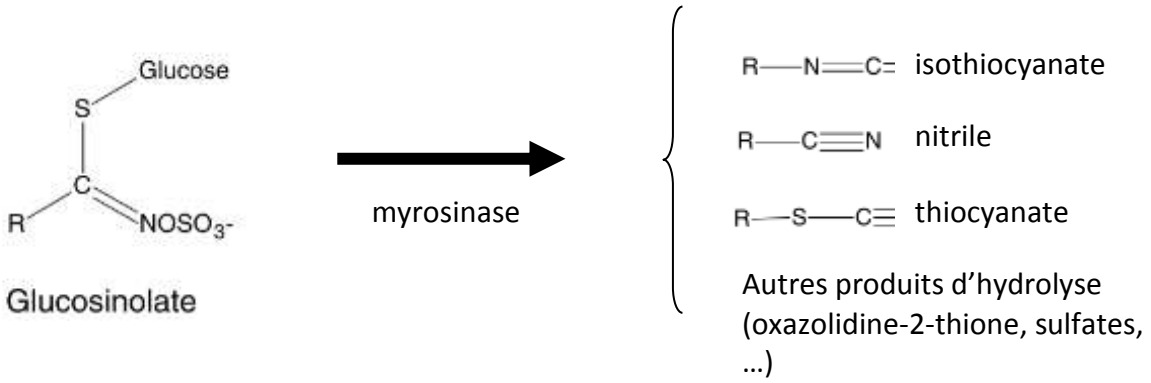

Figure 1: Hydrolyse et principaux produits de dégradation des glucosinolates

1.2 Une production de glucosinolates déterminée par des interactions génotype x environnement x conduite

Le **génotype** est le facteur principal de la diversité de production des GSL. Les types et teneurs de GSL sont différents d'une espèce de crucifère à l'autre (Tableau 1). Les types de GSL sont peu différents entre les variétés d'une même espèce (Kirkegaard et Sarwar, 1998) mais leurs teneurs peuvent varier considérablement (Kabouw et al., 2010 ; Zhu et al., 2013). Pour une même plante, les types et teneurs en GSL diffèrent également entre parties aériennes et racinaires (Van Dam et al., 2009). Contrairement aux parties aériennes, les racines ont généralement des teneurs plus faibles mais présentent une plus grande diversité de GSL.

L'influence de l'**environnement** sur la production de GSL se caractérise à la fois par des facteurs biotiques et abiotiques (Björkman et al., 2011). Les stress hydriques, azotés et soufrés notamment engendrent une diminution des teneurs en GSL dans les tissus de la plante (Falk et al., 2007). Par réaction de défense de la plante, une forte pression de pathogènes engendre des teneurs plus élevées en GSL et myrosinase (Björkman et al., 2011).

La **conduite de culture** des couverts de Brassicacées (date de semis et de destruction) va également influencer la quantité de GSL incorporé dans le sol suite à la destruction des couverts. En effet, la production de GSL diffère en fonction du stade phénologique de la culture, le maximum de production de GSL ayant lieu lors de la floraison (lorsque la plante est potentiellement la plus sensible aux stress biotiques) et décline ensuite lors de la maturité (Sarwar et al., 1998).

Tableau 1 : Principaux glucosinolates produits par des cultures intermédaires de moutarde blanche (Mbl) (*Sinapis alba*), moutarde brune (Mbr) (*Brassica juncea*), moutarde éthiopienne (Met) (*Brassica carinata)*, navet (*Brassica rapa)*, navette (*Brassica rapa)*, roquette (*Eruca sativa)*, colza (*Brassica napus)* et radis fourrager (Rf) (*Raphanus sativus)* (données issues du projet CASDAR CRUCIAL, C-2013-05).

Classe du GSL	Nom du GSL	Produits de dégradation*	GSL présents dans parties aériennes	GSL présent dans parties racinaires
Aliphatique	Sinigrine	ITC	Mbr, Met	Mbr, Met
	Glucoérucine	ITC	Mbl, roquette	Roquette
	Glucoraphanine	ITC	roquette	/
	Gluconapine	ITC	roquette	/
	Progoitrine	OT	navette	navet, navette
	Glucobrassicanapine	ITC	navette	navet, navette
	Gluconapoleiferine	OT	navette	navet, navette
	Glucoalyssine	ITC	navette	navet, navette
Aromatiques	Sinalbine	SCN^-	Mbl	Mbl
	Gluconasturtiine	ITC	Mbl	Colza, Mbl, Mbr, Met, navet, navette
	Glucotropaéoline	ITC	Mbl	Mbl
Indole	4hydroxyglucobrassicine	SCN^-	navet, navette	navet, navette
	Glucobrassicine	SCN^-	colza, Mbr, Met, Rf	navet, navette
	4methoxyglucobrassicin	SCN^-	navet, navette, Rf	navet, navette
	Neoglucobrassicine	SCN^-	colza, Met, navet, navette	navet, navette
	Indole 16.3 inconnu	SCN^-	Rf	Rf

* ITC = isothiocyanate, OT = oxazolidine-2-thione, SCN^-= ion thiocyanate

1.3 Devenir des glucosinolates dans le sol

Exsudés dans la rhizosphère lors de la période de culture ou libérés dans le sol lors de la destruction des couverts, les produits de dégradation des glucosinolates sont soumis à de nombreuses interactions (Gimsing et Kirkegaard, 2009 ; Schreiner et al., 2011). Les conditions environnementales (type de sol, température et pH du sol) et de conduite (profondeur d'enfouissement, type de broyage, …) influencent la proportion de molécules biocides susceptibles d'atteindre leur organisme cible. Plus les sols ont des teneurs élevées en matière organique plus l'**adsorption** des composés biocides est élevée réduisant ainsi leurs effets biocides (Gimsing et Kirkegaard, 2009). Les ITC peuvent également être dégradés **par les bactéries du sol** formant ainsi des composés secondaires moins toxiques (Gimsing et al., 2009). De plus, les pertes en composés biocides peuvent provenir de la **volatilisation** (Price et al., 2005) et dans une moindre mesure de la **lixiviation**.

Ces différentes sources de pertes de composés toxiques expliquent en partie (i) la variabilité d'efficacité des effets allélopathiques durant la période de culture et lors de la destruction selon les sites de production et les itinéraires techniques, et (ii) les différences de toxicité des composés observées entre les expériences en laboratoire et les expériences au champ.

2. Services et dis-services engendrés par les crucifères sur les organismes vivants du sol.

2.1 Effet des cultures intermédiaires de crucifères sur les champignons telluriques

Contrairement aux maladies fongiques aériennes dont les agents pathogènes ont généralement un fort pouvoir de dispersion et dont la gestion doit se réfléchir à l'échelle du paysage, les maladies fongiques d'origine tellurique sont en général inféodées à la parcelle (sauf cas de dissémination par les engins et outils agricoles) ; l'inoculum primaire ne pouvant pas se disperser sur de grandes distances. Le réservoir d'inoculum dans le sol est donc une composante majeure de l'épidémie. Celui-ci peut se conserver sous forme saprophytique sur les résidus de culture de la plante hôte ou sous formes d'organes de conservation tels que les (micro)sclérotes, les chlamydospores ou les oospores. Les méthodes de lutte actuelles sont limitées et reposent principalement sur (i) l'utilisation de fumigants appliqués au sol, très coûteux d'un point de vue économique et environnemental et non spécifiques (Stromberger et al., 2005 ; Scopa et Dumonte, 2007), (ii) des traitements de semences et (iii) des résistances variétales, qui restent rares dans le cas des maladies d'origine tellurique (Cook et al., 1995). La diversification des cultures dans la rotation, fondée sur la succession de cultures hôtes et non hôtes de l'agent pathogène, est un moyen de lutte efficace contre les pathogènes telluriques. Cependant, les prix des productions agricoles conditionnent fortement le choix des cultures, et les rotations courtes ne laissent que peu de place à des questions de gestion de l'état sanitaire des sols. Une façon d'exploiter les avantages procurés par une diversification des cultures au sein de la succession, dans le but d'améliorer l'état sanitaire des cultures, est de valoriser l'interculture en insérant des cultures intermédiaires qui, par la technique de biofumigation peuvent avoir des effets biocides via la libération d'isothiocyanates dans le sol (Motisi et al., 2010 ; Justes et al., 2012)

2.1.1 Effets sur les champignons pathogènes

L'introduction, depuis une dizaine d'années aux Etats-Unis, de Brassicacées en culture intermédiaire s'est avérée efficace pour lutter contre la verticilliose de la pomme de terre occasionnée par *Verticillium dahliae* verticillium (Larkin et al., 2011.). Sur chou-fleur, l'utilisation du brocoli (en allélopathie ou biofumigation) réduit de manière très significative la quantité de microsclérotes dans le sol (moins 94%), l'incidence et la sévérité de la maladie (moins 50%), et l'abondance des microsclérotes dans les racines de chou-fleur (note qualitative divisée par 2-3) sur des expérimentations conduites au champ (Xiao et al., 1998). Dans le cadre de la verticilliose du tournesol, le retour trop rapide de la culture dans la succession blé dur-tournesol a pour conséquence d'augmenter le stock de microsclérotes de *V. dahliae* dans le sol, occasionnant une recrudescence des dégâts et des dommages sur la culture. Dans ce cas où la période d'interculture peut durer jusqu'à neuf mois, insérer avant le tournesol une culture aux potentialités biocides pour lutter contre des agents pathogènes telluriques apparait comme une méthode de lutte alternative innovante. La reproduction d'action de biofumigation en microcosme à partir de crucifères choisies pour leurs teneurs et types de GSL a montré que la moutarde brune et la navette limitent la croissance du champignon sur milieu de culture probablement grâce à la présence des GLS aliphatiques et que, la navette et le radis fourrager inhibent la germination des MS probablement grâce aux GSL indoles qu'ils contiennent. Au champ, de récents travaux ont montré que l'introduction d'un couvert de Brassicacées de moutarde brune, navette ou radis tend à réduire significativement (moins 60%) l'intensité des attaques sur le tournesol en comparaison d'un sol nu avant l'implantation de la culture (Seassau et al., 2016 ; Debaeke et al., 2017). Pour autant les effets de la biofumigation et/ou allélopathiques des Brassicacées sur l'inoculum de *Verticillium* restent méconnus, tout comme les dis-services qui peuvent être induits sur les communautés microbiennes du sol.

Les crucifères ont également des effets dépressifs sur le **piétin échaudage** (*Gaeumanonnomyces graminis var. tritici*) (Kirkegaard et al., 1997). Des études australiennes, suisses et anglaises montrent

que les attaques de piétin échaudage sont moins élevées lorsqu'un blé est précédé d'un colza d'hiver (Lemerle et al., 1996) plutôt que d'une pâture (Jadot, 1981), d'un autre blé ou d'une autre culture non-hôte comme la féverole (Bowerman et Banfield, 1982). Cet effet dépressif du colza serait dû au caractère non-hôte des crucifères mais aussi à l'action biocide des ITC (Kirkegaard et al., 1994, 2000). Des effets dépressifs sur la sévérité de la maladie sur blé sont similaires pour la moutarde brune et le colza (-70% en moyenne) (Kirkegaard et al., 1997). Dans une autre expérimentation la moutarde brune a permis un rendement en blé plus important que le colza (Angus et al., 1994).

Les cultures intermédiaires de moutardes brunes ont été identifiées comme efficaces dans la lutte contre ***Rhizoctonia solani*** sur betterave en réduisant de 45% l'incidence et de 7% la sévérité de la maladie permettant une augmentation de rendement de 13% comparé au témoin sans moutarde (Motisi et al., 2009). L'incorporation des résidus a eu un effet plus important sur la maladie que l'unique effet d'allélopathie durant la période de culture. L'incidence et la sévérité de *Rhizoctonia solani* sur des cultures de pomme de terre ont été respectivement réduites de 65% et 70% suite à la destruction d'un couvert de colza, de 45% et 47% par un couvert de moutarde blanche alors qu'elles ont été augmentées de 35% et 17% par un couvert la moutarde brune (Larkin et Griffin, 2007). Les effets du colza ont été confirmés par Little et al (2004) avec une réduction de 49% de la sévérité de la maladie et une augmentation de rendement en pomme de terre de 27%.

Dans une revue de la littérature sur la lutte contre **la pourriture racinaire du pois** (*Aphanomyces euteiches*), Hossain et al. (2012) montrent un effet dépressif de l'utilisation de crucifères sur l'inoculum primaire de l'oomycète. Ces effets sont plus forts après l'implantation de chou plutôt que de moutarde blanche du fait de la libération de composés plus volatils (Papavizas et Lewis, 1970). L'effet de biofumigation dû à la libération d'ITC serait couplé à l'effet de décompaction du sol par les crucifères améliorant ainsi sa structure et engendrant un environnement moins propice au pathogène.

Les crucifères sont hôtes des champignons de la famille de ***Fusarium***, elles sont donc peu efficaces pour lutter contre ce pathogène (Lu et al., 2010). Une augmentation de l'incidence de *Fusarium oxysporum* (+34%) sur tomate a été observée suite à la destruction d'un mélange de moutarde brune et blanche (Hartz et al., 2005) ainsi que suite à une moutarde brune sur l'incidence de la maladie sur la pastèque (+11%) (Njoroge et al., 2008). Lorsque la biomasse des couverts est non incorporée au sol (exportée) les effets sur l'incidence de la maladie sont encore plus importants sur les fraises (+294% suite à une moutarde brune et +388% suite à un chou) (Lazzeri et al., 2003). Aucun effet n'a été montré sur l'incidence des *Pythium* de la vigne (Stephens et al., 1999). Des effets négatifs sur le développement du champignon ont tout de même été montrés ; l'incidence de la fusariose de la pastèque par *F. oxysporum* a été réduite de 27% après incorporation d'une culture de colza (Njoroge et al., 2008), alors que la sévérité de la fusariose du blé par *F. graminearum* a été réduite de 45% et 30% respectivement suite à des cultures de colza et moutarde brune (sans enfouissement des résidus) (Kirkegaard et Matthiessen, 2004).

2.1.2 Champignons auxiliaires

Les **champignons mycorhiziens à arbuscule** (CMA) sont des symbiotes de la plupart des espèces cultivées, sauf des crucifères. En culture de maïs, une diminution plus forte du potentiel de mycorhization du sol a été démontrée après un couvert de moutarde brune (-57%) en comparaison à d'autres espèces non-crucifères (-40%) (une vesce et un mélange de 7 espèces non-crucifères). En Argentine, un effet négatif du colza sur la colonisation de CMA sur le soja suivant a été démontré (-30%) (Valetti et al., 2016). D'autres études n'ont pas montré d'impacts négatifs de résidus de colza (Pellerin et al., 2007) ou de radis (White et Weil, 2010) sur la colonisation de CMA sur les racines de maïs.

Les champignons du genre ***Trichoderma*** peuvent réaliser des associations mutualistes avec les cultures et ainsi réduire l'attaque de champignons pathogènes (Harman et al., 2004). Les crucifères ont un impact positif sur les populations des espèces de *Trichoderma* comme démontré par Kirkegaard et

Matthiessen (2004) lors de l'implantation de cultures de colza (+180%) et de moutarde brune (+168%) sans incorporation des résidus. Les espèces de *Trichoderma* sont en effet sélectionnées dans la rhizosphère des crucifères de par leur faible sensibilité aux ITC contrairement à de nombreux champignons bioagresseurs (Galletti et al., 2008).

2.2 Effets des cultures intermédiaires de crucifères sur les bactéries telluriques

En général, les bactéries ont une sensibilité plus faible aux isothiocyanates que les champignons (Smith et Kirkegaard, 2002). Le contrôle de bactéries pathogènes est également plus complexe dû au fait qu'elles peuvent survivre de manière endophyte mais aussi dans le sol, dans les couches profondes, elles peuvent se déplacer via les transferts d'eau ou être en relation avec des adventices. Elles ont aussi été moins étudiées dans la littérature en condition d'expérimentations au champ.

2.2.1 Bactéries pathogènes

La bactérie ***Ralstonia solanacearum*** responsable de la pourriture brune de la pomme de terre, de la maladie de Granville du Tabac ou de Moko du bananier a été classé 2ème bactérie ayant le plus fort potentiel pathogène pour les plantes cultivées (Mansfield et al., 2012). Une diminution de 62% de la bactérie lors de biofumigation avec de la moutarde brune a été observée (Akiew et Trevorrow, 1999). Sur des plants de tomates, culture hôte de *R. solanacearum*, des couverts de moutarde et de colza ont engendré une réduction de l'incidence de la maladie de 59 et 28% respectivement (Akiew et al., 1996). Selon Arthy et al. (2002) des niveaux similaires de contrôle de la bactérie ont été observés sur des plants de tabac sensibles. Olivier et al. (1999) ont également démontré une diminution de population de *R. solanacearum* de 98% sur des plants de tomate suite à la culture de navette, sans que cet effet soit attribué à la production de GSL.

Des résidus de culture de chou ont permis une réduction de 90% de la bactérie ***Streptomyces scabies*** responsable de la galle commune de la pomme de terre (Gouws et Wehner, 2004).

2.2.2 Bactéries impliquées dans le cycle de l'azote

Une étude en serre a mis en évidence l'absence d'effet dépressif d'une culture de colza sur la colonisation des **bactéries symbiotiques fixatrices d'azote atmosphérique** du soja (Valetti et al., 2016). Cependant Muehlcen et al. (1990) ont montré une diminution du nombre de nodules de pois lorsque des résidus de colza étaient incorporés au sol avant le semis. Hossain et al. (2015) ont également montré une plus faible formation de nodules sur les racines de pois après un couvert de moutarde blanche ou brune sans que les résidus aient été incorporés. Cet effet a été attribué aux propriétés allélopathiques des crucifères mais aussi à leur effet engrais vert pour l'azote qui engendre, en comparaison au sol nu, une plus forte disponibilité en azote minéral pour la légumineuse et donc une moins forte formation de nodules par les racines du pois. Aucun effet négatif des moutardes sur la quantité de bactéries fixatrices du sol n'a été décelé (Hossain et al., 2015).

Les **bactéries nitrifiantes** jouent un rôle majeur dans le cycle de l'azote et ne sont impactées ni par l'incorporation de résidus de brocoli (Omirou et al., 2011) ni par la culture de moutarde brune ou blanche sans incorporation des résidus (Hossain et al., 2015).

2.3 Impact sur les nématodes

2.3.1 Nématodes phyto-parasitaires

De nombreuses études relatent l'effet dépressif des couverts de crucifères sur les communautés de nématodes phyto-parasitaires. Le radis fourrager et la moutarde brune se sont avérés plus efficaces que la roquette en tant que culture biofumigante pour contrôler le **nématode à kyste** de la pomme de terre (*Glododera pallida*) (Ngala et al., 2015). Le nématode à kyste *Heterodera schachtii* peut être

contrôlé par le radis oléifère sur betterave (Pandiangan et al., 2007) ou sur courgette (Lazzeri et al., 2009). Des couverts de moutardes blanches et brunes se sont avérés efficaces dans la lutte contre les **nématodes à galles** (*Meloïdogyne* spp.) (Wang et al., 2009). Le navet et la roquette semble cependant à proscrire dans la lutte contre les espèces de nématodes à galles car ils sont l'hôte respectivement de 2 et 3 d'entre elles (Liébanas et Castillo, 2004).

2.3.2 Nématodes antagonistes

Les couverts de crucifères ont un impact positif sur les populations de nématodes antagonistes (Treonis et al., 2010). Cet effet s'explique notamment par l'apport de matière organique lors de l'incorporation des couverts qui favorise les communautés de nématodes antagonistes au détriment des communautés pathogènes (Stirling et Eden, 2008).

2.4 Impact sur les adventices et les plantes compagnes

2.4.1 Effets sur les adventices

Le contrôle des adventices par les couverts est dû aux compétitions pour l'acquisition des ressources abiotiques (lumière, eau, nutriments) ainsi qu'aux phénomènes d'allélopathie dû à la production de composés biocides par les cultures intermédiaires (Haramoto et Gallandt, 2004). Cependant ces deux effets de compétition et d'allélopathie se déroulent en même temps et il est donc compliqué d'isoler leur contribution relative dans le contrôle des adventices (Falquet et al., 2014). Les résultats présentés ci-dessous ne permettent pas de séparer les effets mais démontrent une efficacité élevée de l'utilisation de crucifères pour le contrôle des adventices.

Dans des systèmes de culture de tomate, Bangarwa et al. (2011) ont montré que du colza détruit à l'automne **réduit la biomasse et la densité** d'adventices de 85 à 96% comparé au sol nu. Norsworthy et al. (2007) ont observé jusqu'à 79 % de réduction de *Digitaria sanguinalis* et 48% de *Amaranthus palmeri*, 3 semaines après l'incorporation de résidus de crucifères. La **germination** de *Sesbania herbacea* a été réduite de plus de 95% par le broyage de tissus de 5 espèces de crucifères différentes (Vaughn et Boydston, 1997). Avant cultures de soja, Krishnan et al. (1998) ont montré une réduction de 49% de la biomasse totale d'adventices 6 semaines après émergence de 3 couverts de crucifères (moutarde brune, moutarde blanche et colza). Cependant la sensibilité des espèces d'adventices était différente en fonction des crucifères indiquant un **effet biocide probablement lié aux ITC différents selon les adventices**. L'émergence de *Kochia scoparia*, *Capsella bursa-pastoris* et *Setaria viridis* a été réduite par les couverts de toutes les crucifères alors que l'émergence de *Amaranthus retroflexus* a été affectée par la moutarde blanche et par le colza, celle de *Abutilon theophrasti* par la moutarde blanche uniquement.

Quelques études reportent une efficacité totale du contrôle des adventices par les couverts lorsque la moitié de la dose d'herbicides utilisés habituellement est ajouté avant le semis de la culture de rente. En effet Malik et al. (2008) reportent que l'incorporation de couverts de radis sauvages (*Raphanus raphanistrum*) couplée à l'application de la demi-dose d'herbicides (atrazine + S-metolachlor) permettent de contrôler aussi efficacement les espèces de *Digitaria sanguinalis* dans des systèmes de maïs (*Zea mays*) que lors de l'application d'une pleine dose d'herbicides.

2.4.2 Effets sur les plantes associées

L'utilisation de légumineuses en cultures intermédiaires permet un apport d'azote exogène au système via leur fixation symbiotique du N_2 ce qui engendre une quantité d'azote minéralisée élevée pour la culture suivant (Thorup-Kristensen et al., 2003). Les mélanges bispécifiques crucifère-légumineuse sont évoqués comme une solution pour mutualiser les services de recyclage de l'azote, à savoir le service de piège à nitrate des crucifères et le service d'engrais vert des légumineuses (Tribouillois et al., 2016). Dans ces mélanges, les compétitions pour l'acquisition des ressources abiotiques exercées par les

crucifères sont fortes et peuvent engendrer une croissance non-optimale des légumineuses. Cependant, très peu d'études évoquent l'effet allélopathique potentiel des crucifères sur les légumineuses qui peut inhiber leur croissance et ainsi diminuer la mutualisation des services liés au cycle de l'azote. Haramoto et Gallandt (2005) ont par exemple observé que des amendements de Brassicacées ont retardé l'émergence d'une grande diversité de cultures de 2 jours en moyenne et ont réduit leur croissance d'environ 30%. Ce retard d'émergence peut accroitre les phénomènes de compétition pour les ressources ayant lieu dans les mélanges d'espèces. Au-delà des mélanges d'espèces en couverts, les légumineuses peuvent être associées aux cultures marchandes dans le but d'en améliorer le statut azoté, comme observé sur colza (Genard, 2016). Cependant, le colza peut potentiellement exercer des effets allélopathiques sur la légumineuse compagne diminuant ainsi l'intérêt de l'association. Une étude en condition contrôlée n'a néanmoins pas montré d'effet de allélopathique du colza sur *medicago sativa* (Choesin et Boerner, 1991).

3. Effets des crucifères sur les organismes vivants du sol non liés à la production de glucosinolates

3.1 Effets de molécules autres que les glucosinolates

Au-delà de la production de glucosinolates les crucifères peuvent produire d'autres composés soufrés biologiquement actifs comme par exemple le methanethiol ou le diméthyl sulfide (Bending et Lincoln, 1999 ; Gamliel et Stapleton, 1993). Même si ces composés sont biologiquement moins actifs que les ITC ils sont potentiellement produits en plus grande quantité et sur une plus longue période (Gamliel et Stapleton, 1993). Les crucifères produisent également des composés phénolitiques qui pourraient avoir un impact sur les communautés de bioagresseurs (Shahidi et Naczk, 1992). D'autres produits provenant de la décomposition microbienne des tissus peuvent être biologiquement actifs comme par exemple les acides gras (Matthiessen et Kirkegaard, 2006). Certaines études évoquent l'implication d'autres molécules que les GSL dans le contrôle des nématodes (Potter et al., 1998) du fait notamment que leurs effets perdurent sur plusieurs semaines.

3.2 Effet de l'incorporation de matière organique

L'incorporation de couverts dans le sol peut modifier les propriétés physico-chimiques et ainsi modifier la composition des organismes vivants du sol. Plusieurs études montrent une augmentation des populations d'antagonistes lors de l'incorporation de matière organiques pour contrôler *Rhizoctonia solani* (Larkin et al., 2010) et *Verticilum dahliae* (Davis et al., 1996). Il a été également démontré un meilleur contrôle de *Fusarium graminearum* (Perez et al., 2008) par la promotion d'antagonistes. L'incidence du piétin échaudage a par exemple été réduite par le développement plus élevé de *Pseudomonas spp.* (Ennaïfar et al., 2005).

3.3 Effet de la présence d'un couvert

L'effet de la présence d'un couvert a un fort impact sur la gestion des adventices en engendrant des compétitions pour les ressources lumineuses, hydriques et minérales (Valantin-Morison et al., 2008). Les couverts peuvent aussi modifier la structure des communautés microbiennes dans la rhizosphère par effet des ITC (Bressan et al., 2013) mais aussi par modifications des conditions hydriques et de la disponibilité des nutriments (azote, phosphore, soufre, …) ce qui peut favoriser des communautés antagonistes des bioagresseurs. Les champignons antagonistes du type *Trichoderma* spp. sont par exemple plus abondants dans la rhizosphère d'un blé précédé d'un colza que lors d'une monoculture de blé (Kirkegaard et Matthiessen, 2004).

3.4 Effets hôte/non-hôte des organismes vivants

Le caractère non-hôte des couverts envers les pathogènes des cultures de rente permet de diminuer l'inoculum primaire ou la population de certains bioagresseurs. Une culture de colza avant un blé

permet en effet de réduire les risques de piétin échaudage notamment par l'effet de coupure dans le cycle du bioagresseur exercé par le caractère non hôte du colza (Kirkegaard et Matthiessen, 2004).

Dans le cas inverse les crucifères peuvent être porteur sain et hôte multiplicateur de bioagresseurs sans expression de symptômes sur la culture et peuvent également être hôte de certains nématodes parasitaires (e.g *Meloïdogyne* spp.) réduisant ainsi l'intérêt de certaines espèces (McLeod et Steel, 1999). Il a également été montré que les risques de fusarioses vasculaires sont plus importants lors d'utilisations successives de couverts de crucifères malgré la libération des composés toxiques (Lu et al., 2010).

3.5 Travail du sol

La destruction des couverts nécessite dans la plupart des cas un travail du sol superficiel ou plus profond qui peut avoir un impact sur la survie de l'inoculum primaire des agents pathogènes. Les pratiques de travail du sol qui favorisent la dégradation microbienne des résidus de culture permettent en général un contrôle plus efficace des bioagresseurs. Une étude norvégienne a montré que l'incidence de la hernie des Brassicacées causée par *Plasmodiophora brassicae* sur chou et radis fourrager est plus faible lors d'un travail du sol simplifié (Ekeberg et Riley, 1997). Bockus et Shroyer (1998) ont au contraire montré qu'un travail du sol superficiel ne permettait pas de dégrader l'inoculum primaire de certains bioagresseurs sur blé (*Pyrenophora tritici-repentis*, *Cephalosporium gramineum*) comme c'est le cas lors d'un labour. Il a été également montré que la viabilité des formes de survie diminue avec la profondeur d'enfouissement. *Macrophomina phaseolina* sur racines de soja disparait plus vite si les résidus sont enfouis alors que les populations de *Trichoderma spp.* (auxiliaire) sont moins affectées (Baird et al., 2003). Un enfouissement à seulement 10 cm permet une réduction de 58% à 3% de *Scléotinia sclerotiorum,* ceci étant corrélé à une diversité bactérienne plus élevée (Duncan et al., 2006). Cependant les microsclérotes de *Colletotrichum truncatum* (agent de l'anthracnose de la lentille) survivent 12 mois en surface du sol alors qu'ils survivent 48 mois si les résidus de cultures sont enfouis (Buchwaldt et al., 1996).

Conclusion

L'étude montre un intérêt important de l'utilisation de crucifères dans le but de contrôler une grande diversité de bioagresseurs (champignons, bactéries, adventices, …) et pour favoriser certains antagonistes des cultures. Cependant certains impacts négatifs peuvent avoir lieu comme l'accentuation de certaines maladies ou l'impact sur certains champignons ou bactéries antagonistes. Un raisonnement à l'échelle du système de culture et en fonction du bioagresseur visé est donc nécessaire dans le but de favoriser les services liés aux effets biocides des crucifères sans impacter les communautés antagonistes du sol. La forte variabilité d'efficacité du processus de biofumigation et les effets contradictoires observés entre les études peuvent s'expliquer par l'influence non négligeable de l'environnement et de la conduite de cultures sur la production de métabolites secondaires, sur leur devenir dans le sol mais aussi sur les autres facteurs de contrôle des bioagresseurs (travail du sol, minéralisation des nutriments, …). De plus la variabilité du cycle des bioagresseurs d'une année et d'un site à l'autre est également source de variabilité des effets biocides. Les dispositifs expérimentaux doivent désormais avoir pour objectifs d'identifier les causes du contrôle des bioagresseurs (allélopathique ou non) dans le but d'adapter en conséquence le choix des espèces de couverts mais aussi des pratiques culturales.

Remerciements

Les auteurs remercient Christian Steinberg, INRA UMR Agroécologie Dijon, pour sa relecture attentive et ses commentaires sur cet article.

Références bibliographiques

Agerbirk N., Olsen E.., 2012. Glucosinolate structures in evolution. Phytochemistry 77, 16–45.doi:10.1016/j.phytochem.2012.02.005

Akiew S.E., Trevorrow P., 1999. Biofumigation of bacterial wilt of tobacco. Proc. 1st Australas.Soilborn Dis. Symp. 207–208.

Akiew S.E., Trevorrow P., Kirkegaard J.A., 1996. Mustard green manure reduces bacterial wilt. ACIAR Bact. wilt Newsl. 13, 5–6.

Angus J.F., Gardner P.A., Kirkegaard J.A., Desmarchelier J.M., 1994. Biofumigation: Isothiocyanates released from brassica roots inhibit growth of the take-all fungus. Plant Soil 162, 107–112. doi:10.1007/BF01416095

Arthy J.R., Akiew S.E., Kirkegaard J.A., Trevorrow P.R., 2002. Using Brassica spp. as biofumigants to reduce the population of Ralstonia solanacearum. Proc. 3rd Int. Bact. Wilt Symp. 25.

Baird R.E., Watson C.E., Scruggs M., 2003. Relative Longevity of Macrophomina phaseolina and Associated Mycobiota on Residual Soybean Roots in Soil. Plant Dis. 87, 563–566. doi:10.1094/PDIS.2003.87.5.563

Bangarwa S.K., Norsworthy J.K., Mattice J.D., Gbur E.E., 2011. Glucosinolate and Isothiocyanate Production from Brassicaceae Cover Crops in a Plasticulture Production System. Weed Sci. 59, 247–254. doi:10.1614/WS-D-10-00137.1

Bending G.D., Lincoln S.D., 1999. Characterisation of volatile sulphur-containing compounds produced during decomposition of Brassica juncea tissues in soil. Soil Biol. Biochem. 31, 695–703. doi:10.1016/S0038-0717(98)00163-1

Björkman M., Klingen I., Birch A.N.E., Bones A.M., Bruce T.J.A., Johansen T.J., Meadow R., Mølmann J., Seljåsen R., Smart L.E., Stewart D., 2011. Phytochemicals of Brassicaceae in plant protection and human health - Influences of climate, environment and agronomic practice. Phytochemistry 72, 538–556. doi:10.1016/j.phytochem.2011.01.014

Bockus W.W., Shroyer J.P., 1998. The impact of reduced tillage on soilborne plant pathogens. Annu. Rev. Phytopathol. 36, 485–500. doi:10.1146/annurev.phyto.36.1.485

Bowerman P., Banfield C.., 1982. The effect of break crops on winter wheat. Exp. Husb. 38, 10–19.

Bressan M., Achouak W., Berge O., 2013. Exogenous Glucosinolate Produced by Transgenic Arabidopsis thaliana has an Impact on Microbes in the Rhizosphere and Plant Roots. Mol. Microb. Ecol. Rhizosph. 2, 1173–1179. doi:10.1002/9781118297674.ch112

Brown P.D., Morra M.J., 1997. Control of Soil-Borne Plant Pests Using Glucosinolate-Containing Plants. Adv. Agron. 61, 167–231.

Buchwaldt L., Morrall R.a.a., Chongo G., Bernier C.C., 1996. Windborne dispersal of Colletotrichum truncatum and survival in infested lentil debris.pdf. Ecol. Epidemiol.

Choesin D.N., Boerner R.E.J., 1991. Allyl Isothiocyanate Release and the Allelopathic Potential of Brassica napus (Brassicaceae). Am. J. Bot. 78, 1083. doi:10.2307/2444897

Cook R.J., Thomashow L.S., Weller D.M., Fujimoto D., Mazzola M., Bangera G., Kim D.S., 1995. Molecular mechanisms of defense by rhizobacteria against root disease. Proc. Natl. Acad. Sci. 92, 4197–4201. doi:10.1073/pnas.92.10.4197

Davis J.R., Huisman O.C., Westermann D.T., Hafez S.L., Everson D.O., Sorensen L.H., Schneider A.T., 1996. Effects of green manures on verticillium wilt of potato. Phytopathology. doi:10.1094/Phyto-86-444

Debaeke P., Bedoussac L., Bonnet C., Bret-Mestries E., Seassau C., Gavaland A., Raffaillac D., Tribouillois H., Véricel G., Justes E., 2017. Sunflower crop: environmental-friendly and agroecological. Ocl. doi:10.1051/ocl/2017020

Duncan R.W., Dilantha Fernando W.G., Rashid K.Y., 2006. Time and burial depth influencing the viability and bacterial colonization of sclerotia of Sclerotinia sclerotiorum. Soil Biol. Biochem. 38, 275–284. doi:10.1016/j.soilbio.2005.05.003

Ekeberg E., Riley H.C.F., 1997. Tillage intensity effects on soil properties and crop yields in a long-

term trial on morainic loam soil in southeast Norway. Soil Tillage Res. 42, 277–293. doi:10.1016/S0167-1987(97)00008-1

Ennaïfar S., Lucas P., Meynard J.M., Makowski D., 2005. Effects of summer fallow management on take-all of winter wheat caused by Gaeumannomyces graminis var. tritici. Eur. J. Plant Pathol. 112, 167–181. doi:10.1007/s10658-005-3121-8

Fahey J.W., Zalcmann A.T., Talalay P., 2001. The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants. Phytochemistry 56, 5–51. doi:10.1016/S0031-9422(00)00316-2

Falk K.L., Tokuhisa J.G., Gershenzon J., 2007. The effect of sulfur nutrition on plant glucosinolate content: Physiology and molecular mechanisms. Plant Biol. doi:10.1055/s-2007-965431

Falquet B., Roux D., Henriet L., Tschuy F., Wirth J., 2014. Simple method to separate resource competition from allelopathic root interactions. Allelopath. J. 34, 227–240.

Farooq M., Jabran K., Cheema Z.A., Wahid A., Siddique K.H., 2011. The role of allelopathy in agricultural pest management. Pest Manag. Sci. 67, 493–506. doi:10.1002/ps.2091

Galletti S., Sala E., Leoni O., Burzi P.L., Cerato C., 2008. Trichoderma spp. tolerance to Brassica carinata seed meal for a combined use in biofumigation. Biol. Control 45, 319–327. doi:10.1016/j.biocontrol.2008.01.014

Gamliel A., Stapleton J.J., 1993. Characterization of antifungal volatile compounds evolved from solarization soil amended with cabbage residues. Dis. Control Pest Manag. 83, 899–905.

Genard T., 2016. Potentiel agronomique et environnemental des associations Fabacées-colza. Normandie Univ.

Gimsing A., Kirkegaard J.Æ., 2009. Glucosinolates and biofumigation : fate of glucosinolates and their hydrolysis products in soil. Phytochem Rev 8, 299–310. doi:10.1007/s11101-008-9105-5

Gimsing A.L., Strobel B.W., Hansen H.C.B., 2009. Degradation and sorption of 2-propenyl and benzyl isothiocyanate in soil. Environ. Toxicol. Chem. 28, 1178–84. doi:10.1897/08-516.1

Gouws R., Wehner F., 2004. Biofumigation as an alternative control measure for common scab on seed potatoes in South Africa. Agroindustria 3, 309–312.

Haramoto E.R., Gallandt E.R., 2005. Brassica cover cropping: I. Effects on weed and crop establishment. Weed Sci. 53, 695–701. doi:10.1614/WS-04-162R.1

Haramoto E.R., Gallandt E.R., 2004. Brassica cover cropping for weed management: A review. Renew. Agric. Food Syst. 19, 187–198. doi:10.1079/RAFS200490

Harman G.E., Howell C.R., Viterbo A., Chet I., Lorito M., 2004. Trichoderma species — opportunistic, avirulent plant symbionts. Nat. Rev. Microbiol. 2, 43–56. doi:10.1038/nrmicro797

Hartz T.K., Johnstone P.R., Miyao E.M., Davis R.M., 2005. Mustard cover crops are ineffective in suppressing soilborne disease or improving processing tomato yield. HortScience 40, 2016–2019.

Hossain S., Bergkvist G., Berglund K., Mårtensson A., Persson P., 2012. Aphanomyces pea root rot disease and control with special reference to impact of Brassicaceae cover crops. Acta Agric. Scand. Sect. B - Soil Plant Sci. 62, 477–487. doi:10.1080/09064710.2012.668218

Hossain S., Bergkvist G., Glinwood R., Berglund K., Mårtensson A., Hallin S., Persson P., 2015. Brassicaceae cover crops reduce Aphanomyces pea root rot without suppressing genetic potential of microbial nitrogen cycling. Plant Soil 392, 227–238. doi:10.1007/s11104-015-2456-y

Jadot R., 1981. Influence du système de rotation et de la monoculture sur le niveau d'infection du piétin échaudage, Gaeunmannomyces graminis (Sacc.) var. tritici. Rev. suisse l'agriculture 43, 1299–1319.

Justes E., Beaudoin N., Bertuzzi P., Charles R., Constantin J., Durr C., Hermon C., Joannon A., Le Bas C., Mary B., Mignolet C., Montfort F., Ruiz L., Sarthou J.-P., Souchere V., Tournebize J., Savini I., Rechauchère O., 2012. Réduire les fuites de nitrate au moyen de cultures intermédiaires . Colloq. Restit. l'étude "'Cultures intermédiaires.'"

Kabouw P., Biere A., Van Der Putten W.H., Van Dam N.M., 2010. Intra-specific differences in root and shoot glucosinolate profiles among white cabbage (Brassica oieracea var. capitata) Cultivars. J. Agric. Food Chem. 58, 411–417. doi:10.1021/jf902835k

Kirkegaard J.A., Hocking P.J., Angus J.F., Howe G.N., Gardner P.A., 1997. Comparison of canola, Indian mustard and Linola in two contrasting environments. II. Break-crop and nitrogen effects on subsequent wheat crops. F. Crop. Res. 52, 179–191. doi:10.1016/S0378-4290(96)01057-X

Kirkegaard J.A., Sarwar M., Wong P.T.W., Mead A., Howe G., Newell M., 2000. Field studies on the biofumigation of take-all by Brassica break crops. Aust. J. Agric. Res. 51, 445–456. doi:10.1071/AR99106

Kirkegaard J.A., Sarwar M., 1998. Biofumigation potential of brassicas: I. Variation in glucosinolate profiles of diverse field-grown brassicas. Plant Soil 201, 71–89. doi:10.1023/A:1004364713152

Kirkegaard J., Gardner P., Angus J., Koetz E., 1994. Break Crops on the Growth and Yield of Wheat. Aust. J. Agric. Res. 45, 529. doi:10.1071/AR9940529

Kirkegaard J., Matthiessen J., 2004. Developing and refining the biofumigation concept. Agorindustria 3, 233–239.

Krishnan G., Holshouser D.L., Nissen S.J., 1998. Weed Control in Soybean (Glycine max) with Green Manure Crops. Weed Technol. 12, 97–102.

Larkin R.P., Griffin T.S., 2007. Control of soilborne potato diseases using Brassica green manures. Crop Prot. 26, 1067–1077. doi:10.1016/j.cropro.2006.10.004

Larkin R.P., Honeycutt C.W., Griffin T.S., Olanya O.M., Halloran J.M., He Z., 2010. Effects of Different Potato Cropping System Approaches and Water.pdf. Phytopathology.

Larkin R.P., Honeycutt C.W., Olanya O.M., States U., Agricultural A., 2011. Management of Verticillium Wilt of Potato with Disease-Suppressive Green Manures and as Affected by Previous Cropping History. Plant Dis. 95, 568–576.

Lazzeri L., Baruzzi G., Malaguti L., Antoniacci L., 2003. Replacing methyl bromide in annual strawberry production with glucosinolate-containing green manure crops. Pest Manag. Sci. 59, 983–990. doi:10.1002/ps.726

Lazzeri L., Curto G., Dallavalle E., D'Avino L., Malaguti L., Santi R., Patalano G., 2009. Nematicidal Efficacy of Biofumigation by Defatted Brassicaceae Meal for Control of Meloidogyne incognita (Kofoid et White) Chitw. on a Full Field Zucchini Crop. J. Sustain. Agric. 33, 349–358. doi:10.1080/10440040902773202

Lemerle D., Tang H.Y., Murray G.M., Morris S., Yuan T.H., 1996. Survey of weeds and diseases in cereal crops in the southern wheat belt of New South Wales. Aust. J. Exp. Agric. 36, 545–554. doi:10.1071/ea9960545

Liébanas G., Castillo P., 2004. Host suitability of some crucifers for root-knot nematodes in southern Spain. Nematology 6, 125–128. doi:10.1163/156854104323072991

Little S.A., Hocking P.J., Greene R.S.B., 2004. A Preliminary Study of the Role of Cover Crops in Improving Soil Fertility and Yield for Potato Production. Commun. Soil Sci. Plant Anal. 35, 471–494. doi:10.1081/CSS-120029726

Lu P., Gilardi G., Gullino M.L., Garibaldi A., 2010. Biofumigation with Brassica plants and its effect on the inoculum potential of Fusarium yellows of Brassica crops. Eur. J. Plant Pathol. 126, 387–402. doi:10.1007/s10658-009-9543-y

Malik M.S., Norsworthy J.K., Culpepper A.S., Riley M.B., Bridges W., 2008. Use of wild radish (Raphanus raphanistrum) and rye cover crops for weed suppression in sweet corn. Weed Sci. 56, 588–595. doi:10.1614/ws-08-002.1

Mansfield J., Genin S., Magori S., Citovsky V., Sriariyanum M., Ronald P., Dow M., Verdier V., Beer S. V., Machado M.A., Toth I., Salmond G., Foster G.D., 2012. Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. Mol. Plant Pathol. 13, 614–629. doi:10.1111/j.1364-3703.2012.00804.x

Matthiessen J., Kirkegaard J., 2006. Biofumigation and Enhanced Biodegradation: Opportunity and Challenge in Soilborne Pest and Disease Management. CRC. Crit. Rev. Plant Sci. 25, 235–265. doi:10.1080/07352680600611543

McLeod R.W., Steel C., 1999. Effects of brassica-leaf green manures and crops on activity and reproduction of Meloidogyne javanica. Nematology 1, 613–624. doi:10.1163/156854199508568

Motisi N., Doré T., Lucas P., Montfort F., 2010. Dealing with the variability in biofumigation efficacy through an epidemiological framework. Soil Biol. Biochem. 42, 2044–2057.

Motisi N., Montfort F., Doré T., Romillac N., Lucas P., 2009. Duration of control of two soilborne pathogens following incorporation of above- and below-ground residues of brassica juncea into soil. Plant Pathol. 58, 470–478. doi:10.1111/j.1365-3059.2008.02017.

Muehlcen A., Rand R., Parke J., 1990. Evaluation of Crucifer Green Manures for Controlling Aphanomyces Root Rot of Peas. Plant Dis. 74, 651–654.

Ngala B.M., Haydock P.P., Woods S., Back M.A., 2015. Biofumigation with Brassica juncea, Raphanus sativus and Eruca sativa for the management of field populations of the potato cyst nematode Globodera pallida. Pest Manag. Sci. 71, 759–769. doi:10.1002/ps.3849

Njoroge S.M.C., Riley M.B., Keinath A.P., 2008. Effect of incorporation of Brassica spp. residues on population densities of soilborne microorganisms and on damping-off and Fusarium wilt of watermelon. Plant Dis. 92, 287–294. doi:10.1094/pdis-92-2-0287

Norsworthy J.K., Malik M.S., Jha P., Riley M.B., 2007. Suppression of Digitaria sanguinalis and Amaranthus palmeri using autumn-sown glucosinolate-producing cover crops in organically grown bell pepper. Weed Res. 47, 425–432. doi:10.1111/j.1365-3180.2007.00586.x

Olivier C., Vaughn S.F., Mizubuti E.S.G., Loria R., 1999. Variation in allyl isothiocyanate production within Brassica species and correlation with fungicidal activity. J. Chem. Ecol. 25, 2687–2701. doi:10.1023/A:1020895306588

Omirou M., Rousidou C., Bekris F., Papadopoulou K.K., 2011. The Impact of Biofumigation and Chemical Fumigation Methods on the Structure and Function of the Soil Microbial Community 201–213. doi:10.1007/s00248-010-9740-4

Pandiangan S., Koch D.W., Gray F.A., Krall J.M., 2007. Sugarbeet nematode-resistant trap crops for recovery of residual soil nitrates. J. Sugar Beet Res. 44, 83–99.

Papavizas G.C., Lewis J., 1970. Effect of Amendments and fumigicides on Aphanomyces Root Rot of Peas. Phytopathology 61, 215–220.

Pellerin S., Mollier A., Morel C., Plenchette C., 2007. Effect of incorporation of Brassica napus L. residues in soils on mycorrhizal fungus colonisation of roots and phosphorus uptake by maize (Zea mays L.). Eur. J. Agron. 26, 113–120. doi:10.1016/j.eja.2006.07.007

Perez C., Dill-Macky R., Kinkel L.L., 2008. Management of soil microbial communities to enhance populations of Fusarium graminearum-antagonists in soil. Plant Soil 302, 53–69. doi:10.1007/s11104-007-9455-6

Potter M.J., Davies K., Rathjen A.J., 1998. Suppressive impact of glucosinolates in Brassica vegetative tissues on root lesion nematode Pratylenchus neglectus. J. Chem. Ecol. 24, 67–80. doi:10.1023/A:1022336812240

Price A.J., Charron C.S., Saxton A.M., Sams C.E., 2005. Allyl isothiocyanate and carbon dioxide produded during degradation of Brassica juncea tissue in different soil conditions. HortScience 40, 1734–1739.

Sarwar M., Kirkegaard J.A., Wong P.T.W., Desmarchelier J.M., 1998. Biofumigation potential of brassicas II. effect of environment and ontogeny on glucosinolate production and implication for screening. Plant Soil 201, 103–112. doi:10.1023/A:1004381129991

Schreiner M., Krumbein A., Knorr D., Smetanska I., 2011. Enhanced glucosinolates in root exudates of brassica rapa ssp. rapa mediated by salicylic acid and methyl jasmonate. J. Agric. Food Chem. 59, 1400–1405. doi:10.1021/jf103585s

Scopa A., Dumontet S., 2007. Soil Solarization: Effects on Soil Microbiological Parameters. J. Plant Nutr. 30, 537–547. doi:10.1080/01904160701209212

Seassau C., Desserre D., Desplanques J., Mestries E., Dechamp-Guillaume G., Alletto L., 2016. Control of Verticillium dahliae causing sunflower wilt using Brassica cover crops., in: Proc. 19th Int. Sunflower. Conf., Edirne, Turkey,. pp. 718–726.

Shahidi F., Naczk M., 1992. An overview of the phenolics of canola and rapeseed: Chemical, sensory and nutritional significance. J. Am. Oil Chem. Soc. 69, 917–924. doi:10.1007/BF02636344

Smith B.J., Kirkegaard J.A., 2002. In vitro inhibition of soil microorganisms by 2-phenylethyl isothiocyanate. Plant Pathol. 51, 585–593. doi:10.1046/j.1365-3059.2002.00744.x

Stephens P.M., Davoren C.W., Wicks T., 1999. Effect of methyl bromide, metham sodium and the biofumigants Indian mustard and canola on the incidence of soilborne fungal pathogens and growth of grapevine nursery stock. Plant Pathol. 28, 187–196.

Stirling G.R., Eden L.M., 2008. The impact of organic amendments, mulching and tillage on plant nutrition, Pythium root rot, root-knot nematode and other pests and diseases of capsicum in a subtropical environment, and implications for the development of more sustainable vegetable farmi. Australas. Plant Pathol. 37, 123–131. doi:10.1071/AP07090

Stromberger M.E., Klose S., Ajwa H., Trout T., Fennimore S., 2005. Microbial Populations and Enzyme Activities in Soils Fumigated with Methyl Bromide Alternatives. Soil Sci. Soc. Am. J. 69, 1987. doi:10.2136/sssaj2005.0076

Thorup-Kristensen K., Magid J., Jensen L.S., 2003. Catch crops and green manures as biological tools in nitrogen management in temperate zones. Adv. Agron. doi:10.1016/S0065-2113(03)81005-2

Treonis A.M., Austin E.E., Buyer J.S., Maul J.E., Spicer L., Zasada I.A., 2010. Effects of organic amendment and tillage on soil microorganisms and microfauna. Appl. Soil Ecol. 46, 103–110. doi:10.1016/j.apsoil.2010.06.017

Tribouillois H., Cohan J.-P., Justes E., 2016. Cover crop mixtures including legume produce ecosystem services of nitrate capture and green manuring: assessment combining experimentation and modelling. Plant soil. doi:10.1007/s11104-015-2734-8

Valantin-Morison M., Guichard L., Jeuffroy M.H., 2008. Comment maîtriser la flore adventice des grandes cultures à travers les éléments de l'itinéraire technique ? Innov. Agron. 3, 27–41.

Valetti L., Iriarte L., Fabra A., 2016. Effect of previous cropping of rapeseed (Brassica napus L.) on soybean (Glycine max) root mycorrhization, nodulation, and plant growth. Eur. J. Soil Biol. 76, 103–106.

Van Dam N.M., Tytgat T.O.G., Kirkegaard J.A., 2009. Root and shoot glucosinolates: A comparison of their diversity, function and interactions in natural and managed ecosystems. Phytochem. Rev. 8, 171–186. doi:10.1007/s11101-008-9101-9

Vaughn S., Boydston R.A., 1997. Volatile allelochemicals released by crucifer green manures. J. Chem. Ecol. 23, 2107–2116. doi:10.1023/B:JOEC.0000006432.28041.82

Wang D., Rosen C., Kinkel L., Cao A., Tharayil N., Gerik J., 2009. Production of methyl sulfide and dimethyl disulfide from soil-incorporated plant materials and implications for controlling soilborne pathogens. Plant Soil 324, 185–197.

White C.M., Weil R.R., 2010. Forage radish and cereal rye cover crop effects on mycorrhizal fungus colonization of maize roots. Plant Soil 328, 507–521. doi:10.1007/s11104-009-0131-x

Xiao C.L., Subbarao K. V, Schulbach K.F., Koike S.T., 1998. Effects of Crop Rotation and Irrigation on Verticillium dahliae Microsclerotia in Soil and Wilt in Cauliflower. Phytopathology 88, 1046–1055. doi:10.1094/PHYTO.1998.88.10.1046

Zhu B., Yang J., Zhu Z., 2013. Variation in glucosinolates in pak choi cultivars and various organs at different stages of vegetative growth during the harvest period. J. Zhejiang Univ. Sci. B 14, 309–17. doi:10.1631/jzus.B1200213

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

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

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