

## Effets des pratiques d'agriculture de conservation des sols sur les maladies cryptogamiques

---

Jean-Pierre Sarthou, Mathilde Sester, Jay-Ram Lamichhane, Jean-Noël Aubertot, Véronique Sarthou, Frédéric Suffert

Une maladie s'exprime sur une plante cultivée dès lors qu'il y a présence concomitante d'un agent pathogène virulent et d'un génotype végétal sensible, et que l'environnement est propice à l'infection (Krupinsky *et al.*, 2002). Il est pertinent d'adjoindre à ce classique « triangle épidémique » (Zadoks et Schein, 1979) la composante anthropique que sont les pratiques culturales et de mettre en avant le microbiote (composante biotique de l'environnement ; Hanson et Weinstock, 2016), associé notamment au sol (rhizosphère) et aux résidus de culture (résidusphère ; Kerdraon *et al.*, 2019). De nombreux champignons et oomycètes phytopathogènes, à l'origine de maladies cryptogamiques, survivent à proximité ou sur les résidus de plantes cultivées grâce à des structures de conservation spécifiques (par exemple, cléistothèces des oïdiums ou périthèces d'ascomycètes) ou peu différenciées (par exemple, sclérotés des sclérotinias, mycélium d'ascomycètes saprophytes, etc.) en attente de conditions favorables à l'infection d'un nouvel hôte. La survie peut également se faire sur des hôtes secondaires (cas de nombreux virus et de champignons pathogènes polyphages), sur des hôtes alternants (cas des rouilles hétéroïques nécessitant deux espèces végétales non apparentées pour terminer leur cycle de vie), mais aussi sur les repousses de la culture précédente, qui jouent le rôle de *green bridge* (« pont vert ») et dont la présence est potentiellement favorisée par le non-travail du sol.

Plusieurs éléments des systèmes de culture ont un impact sur la capacité de survie des agents pathogènes d'une saison à l'autre. La récurrence pluriannuelle des épidémies est directement influencée par la façon dont les pratiques agricoles modifient les capacités de survie, d'infection, de reproduction et de dispersion de ces agents pathogènes, ainsi que la sensibilité de leurs cultures hôtes. De manière plus générale, cette récurrence est aussi influencée par la nature des épidémies

– monocycliques, polycycliques, polyétiques –, définie par le nombre de générations de l'agent pathogène à l'échelle d'une année. Cette caractérisation épistémique par les spécificités biologiques d'un pathosystème et par les grands principes de développement des épidémies est un gage de pertinence dans l'analyse qui peut être faite de l'impact des trois principes majeurs de l'agriculture de conservation des sols (ACS) : arrêt ou quasi-arrêt du travail du sol, couverture permanente du sol, diversification des espèces végétales.

Le fait que certains agents pathogènes survivent sur les résidus de culture accroît, en théorie, le risque d'épidémies précoces en systèmes de monoculture (Dill-Macky et Jones, 2000 ; Suffert et Sache, 2011). L'enfouissement des résidus par le travail du sol permet de les dégrader plus rapidement, et surtout de réduire drastiquement les sources locales d'inoculum en contact – direct ou indirect – avec la culture hôte, contribuant ainsi à abaisser la pression parasitaire au début de la saison culturale suivante. Cet effet peut se manifester sur la même parcelle ou à proximité immédiate, mais aussi à plus longue distance étant donné la capacité de dispersion élevée de certains agents pathogènes. L'ACS présente la particularité, *a priori* dommageable pour la santé des plantes, de laisser les résidus de culture à la surface du sol, puisque plus aucun travail du sol n'est régulièrement pratiqué (Hobbs *et al.*, 2008). L'augmentation du risque sanitaire pour les cultures en ACS constituerait même une raison importante pour laquelle les systèmes sans travail du sol sont peu représentés en Europe et aux États-Unis (Paulitz, 2006). Cette perception du rôle des résidus est partiellement erronée, car ils peuvent aussi être le support de micro-organismes bénéfiques, voire favoriser la présence d'une entomofaune mycophage susceptible de contribuer à la limitation de l'inoculum fongique (par exemple, collemboles ; Coulibaly *et al.*, 2017 ; Bourgeois *et al.*, 2024). Ces aspects ont été analysés en détail par Kerdraon *et al.* (2019) dans le cas des maladies fongiques en système céréalier.

En outre, l'intensité des épidémies provoquées par les agents pathogènes réalisant une partie de leur cycle biologique sur les résidus de culture ne dépend pas forcément de leur quantité au sol. La quantité d'inoculum primaire d'un agent pathogène peut en effet ne pas être limitante : elle a, certes, une influence sur la précocité des épidémies, mais celle-ci peut rapidement diminuer dans le cas des épidémies polycycliques dès lors que la gestion des résidus est raisonnée à l'échelle de quelques parcelles (par exemple, septoriose du blé à *Zymoseptoria tritici* ; Morais *et al.*, 2016 ; Suffert et Sache, 2011). Certains agents pathogènes de type nécrotrophes/saprotrophes ou hémibiotrophes, tels *Rhizoctonia* spp., *Fusarium* spp. et *Pyricularia* spp., peuvent continuer à se développer sur d'autres supports que la plante vivante, notamment les résidus de culture. Ces agents pathogènes peuvent être regroupés dans la catégorie « à risque élevé sur résidus », incluant par exemple les septorioses, les anthracnoses et les genres *Aphanomyces* et *Colletotrichum*. Les agents biotrophes stricts, parasites obligatoires (par exemple, rouilles et oïdiums), se développent quant à eux seulement sur des tissus vivants, même si beaucoup ont une forme de conservation sur résidus de culture limitée dans le temps

(par exemple, téléospores chez les rouilles et cléistothèces chez les oïdiums). Cette catégorie regroupe des agents pathogènes que l'on qualifie « à risque faible sur résidus » étant donné leurs formes de conservation limitées. Certains agents pathogènes biotrophes stricts présentent toutefois des structures de conservation sur résidus, pouvant alors constituer un risque élevé pour la culture suivante (selon sa nature). Ils sont à rapprocher des agents ayant une phase nécrotrophe ou saprotrophe quant aux principes de gestion préventive à appliquer.

Une autre typologie des agents pathogènes est possible, fondée sur la distinction entre ceux qui infectent les parties épigées d'une plante et sont à dispersion aérienne (par exemple, rouilles, oïdiums, anthracnoses et septorioses, *Botrytis cinerea*, *Phomopsis* spp., *Pyricularia* spp.), et ceux qui ont un développement exclusivement tellurique et provoquent des infections racinaires (par exemple, *Gaeumannomyces graminis*, *Pythium* spp., *Verticillium* spp., *Macrophomina* spp.). Cette seconde typologie est d'autant plus pertinente que l'impact des pratiques de l'ACS diffère dans les compartiments aériens et telluriques. Certains agents pathogènes appartiennent néanmoins aux deux catégories, comme *Fusarium* spp., *Rhizoctonia* spp., *Phytophthora* spp., *Phoma* spp., et s'avèrent sensibles aux trois leviers majeurs de l'ACS.

Ce chapitre se propose de faire le point sur l'état des connaissances de l'impact des trois leviers sur les maladies des cultures en fonction de la nature des agents pathogènes. L'objectif est de montrer les grandes tendances observées en ACS, de les illustrer au travers d'exemples, et non de réaliser un inventaire exhaustif des travaux conduits dans le monde sur le sujet. Nous nous intéressons ici à l'échelle « parcelle ». Les effets des pratiques de l'ACS sur le développement des épidémies à l'échelle du paysage ne sont pas abordés, malgré l'impact que celles-ci peuvent avoir sur les sources d'inoculum des agents pathogènes ayant une forte capacité de dispersion.

### Impact de l'arrêt ou de la réduction du travail du sol

Le travail du sol permet, en éliminant physiquement les adventices et, surtout, les repousses des cultures précédentes, de limiter l'effet *green bridge* sur la survie des agents pathogènes biotrophes (par exemple, rouille brune du blé à *Puccinia triticina*; Boixel *et al.*, 2023) d'une saison de culture à l'autre. Le contrôle physique ou chimique des adventices, avant l'implantation d'une nouvelle culture, constitue également un moyen de lutter contre certaines maladies virales en limitant la charge en inoculum des plantes réservoirs éventuellement accessibles aux vecteurs pendant l'interculture (par exemple, jaunisse nanisante de l'orge causée par le BYDV, *Barley yellow dwarf virus*, et autres viroses des céréales; Kirby *et al.*, 2017). Le travail du sol, s'il implique un retournement des horizons superficiels (labour), permet également d'enfouir tout ou partie des résidus de la culture précédente, lesquels, en tant que support des formes de conservation de nombreux agents phytopathogènes, ont un effet *brown bridge* (« pont brun ») (Thompson *et al.*, 2015;

Kerdraon *et al.*, 2019). L'arrêt du travail du sol peut ainsi modifier l'incidence et la sévérité des maladies en affectant directement la survie et le développement des agents pathogènes, ou indirectement *via* des interactions avec d'autres micro-organismes du sol.

### Impact sur les maladies telluriques

L'arrêt du travail du sol a un impact direct sur les maladies causées par des agents pathogènes telluriques (Bockus et Shroyer, 1998). C'est le cas de la pourriture racinaire à *Rhizoctonia solani*, qui touche de nombreuses cultures parmi les céréales, les légumineuses et les plantes maraîchères. Aux États-Unis (par exemple, Smiley *et al.*, 1996) et en Australie (par exemple, Boer *et al.*, 1991), la maladie semble favorisée dans les systèmes sans travail du sol, tandis que sa nuisibilité est faible en systèmes avec travail du sol (Stubbs *et al.*, 2004). Smiley *et al.* (1992) font également état d'attaques sur plantules de blé et d'orge par *Rhizoctonia* spp., favorisées lorsque les semis sont réalisés sans travail du sol préalable dans des parcelles peuplées de repousses et d'adventices. Toutefois, Kirby *et al.* (2017) notent que la sévérité de la maladie diminue après sept à dix ans de culture continue de céréales, pourtant sensibles, et sans travail du sol, possiblement en raison d'une adaptation du microbiote du sol. Cette hypothèse fait écho aux propriétés « suppressives » de certains sols conférées par des communautés microbiennes telluriques (Bakker *et al.*, 2020 ; Jayaraman *et al.*, 2021).

Ce phénomène est particulièrement bien documenté dans le cas du piétin-échaudage des céréales, causé par le champignon *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*, dont les attaques peuvent être contenues par des bactéries rhizosphériques *Pseudomonas* spp. (Weller *et al.*, 2002). Ce phénomène expliquerait également que des sols « préconditionnés » par la culture de plantes infectées (par exemple par l'oomycète *Hyaloperonospora arabidopsidis*) soient capables d'induire, conséquemment, une forme de résistance chez des plantes hôtes, alors « insensibilisées ». Cette immunité acquise résulterait de sécrétions racinaires spécifiques chez les plantes infectées, induisant de nouveaux équilibres microbiens bénéfiques à la santé des plantes leur succédant (Berendsen *et al.*, 2018). Ces résultats, dont bon nombre ont été acquis en conditions contrôlées, ne sont pas forcément généralisables aux conditions du champ.

En système sans travail du sol, les *Pseudomonas* spp., antagonistes de certains champignons pathogènes telluriques, se développent dès les premières années de transition vers l'ACS (Paulitz *et al.*, 2010). Sharma-Poudyal *et al.* (2017) confirment que le non-travail du sol n'entraîne pas automatiquement une augmentation de l'incidence des maladies à *Rhizoctonia* spp. La suppressivité du sol vis-à-vis de *R. solani* peut même, en culture de betterave, être améliorée par des amendements organiques (Postma et Schilder, 2015). Fait intéressant qui illustre le caractère multifactoriel de l'état sanitaire d'une culture, Smiley et Wilkins (1993) ont observé sur orge de printemps aux États-Unis une incidence

de la pourriture racinaire à *R. solani* plus importante en l'absence de travail du sol, mais un rendement final plus important, qu'une réduction des pertes d'eau pourrait expliquer. Ce résultat a été d'autant plus marqué que le passage en ACS était ancien, toutes conditions égales par ailleurs.

En systèmes de culture légumiers de plein champ, Sumner *et al.* (1986a; 1986b) rapportent, sur diverses espèces, des augmentations de fontes de semis dues à *Rhizoctonia solani* (de 75 %, 16 % et 12 % derrière maïs, légumineuses et légumes plein champ, respectivement) en l'absence de travail du sol. Toutefois, Paulitz *et al.* (2010) mentionnent des résultats d'essais comparatifs n'ayant pas conduit, à l'issue d'une période de six années, à davantage de pertes dues à cet agent pathogène dans des modalités sans travail du sol. Ils attribuent également ce résultat à un meilleur état hydrique du sol et à une amélioration de sa suppressivité en l'absence de travail. Indépendamment de ces phénomènes, Ekeberg et Riley (1997) rapportent une pression de hernie du chou (causée par le myxomycète *Plasmodiophora brassicae*) également très diminuée en systèmes sans travail du sol.

Les fusarioses, maladies fongiques particulièrement présentes sur blé et maïs, sont causées par plusieurs espèces du genre *Fusarium*. Différents auteurs font état de pressions de fusariose plus importantes sur les épis d'un blé succédant à un maïs dans des systèmes sans travail du sol (par exemple, Basch *et al.*, 2008; Vrandečić *et al.*, 2019). La localisation des sources d'inoculum, à l'interface entre la rhizosphère et la résidusphère (Legrand *et al.*, 2019; Cobo-Díaz *et al.*, 2022), explique la complexité des relations entre l'agent pathogène et les communautés microbiennes des compartiments tellurique et aérien, ainsi que le fort impact des pratiques de travail du sol, et donc de l'ACS, sur les épidémies. Des résidus de culture contaminés avec des agents phytopathogènes nécrotrophes/saprotrophes sont susceptibles d'accroître les risques d'infection des cultures suivantes lorsqu'ils sont laissés à la surface du sol. Toutefois, il a été montré dans des systèmes en travail du sol réduit que des composés organiques volatils, émis par des micro-organismes du mulch et actifs dans sa dégradation, sont capables d'inhiber le développement de certaines espèces fongiques comme *Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum* et *Pythium intermedium* (van Agtmaal *et al.*, 2018).

### Impact sur les maladies des tiges et du feuillage

Certains genres ou espèces pathogènes des tiges et du feuillage provoquent des maladies dont les symptômes peuvent affecter exclusivement les parties aériennes des plantes, et ce indépendamment de leur mode et de leur compartiment de survie. Les travaux visant à comprendre les conditions de développement de ces maladies nécessitent des approches à des échelles spatiales supérieures à celle de la parcelle. Ainsi, la réduction de l'incidence de la pyriculariose du riz pluvial, constatée en systèmes ACS par Sester *et al.* (2014), s'expliquerait en partie par une amélioration de la dynamique d'absorption de l'azote, limitant les périodes

pendant lesquelles la plante est particulièrement sensible, toutes autres conditions égales par ailleurs (Dusserre *et al.*, 2017). L'augmentation de la diversité micro-biologique du sol, en partie liée à la présence permanente de résidus en surface, serait indirectement, *via* l'amélioration de la suppressivité du sol, à l'origine de phénomènes de résistance systémique acquise. Cela pourrait également expliquer en partie que, lors d'années humides et lorsque le précédent est un maïs grain, des blés produits en ACS ont des teneurs en déoxynivalénol (mycotoxine produite par plusieurs espèces du genre *Fusarium*) nettement inférieures à celles constatées en systèmes avec travail du sol.

En dehors de ces exceptions, le maintien des résidus à la surface du sol a généralement un effet direct amplificateur sur de nombreuses maladies foliaires dont les résidus sont le support d'inoculum (Leplat *et al.*, 2013; Vera et Murray, 2016). Les résidus peuvent avoir un impact majeur en tant que source récurrente d'inoculum sur de longues périodes, au-delà d'une année. Des spores de *Fusarium graminearum* peuvent par exemple être libérées par des résidus peu décomposés restés à la surface jusqu'à deux ans après la récolte du blé (Pereyra *et al.*, 2004). La survie des agents pathogènes sur les résidus de culture est corrélée négativement à la vitesse de dégradation de ces résidus (Leplat *et al.*, 2013), comme l'attestent les pressions en rhynchosporiose ou en helminthosporiose sur orge ou blé plus importantes en système sans travail du sol (par exemple, Fortune *et al.*, 2003; Simón *et al.*, 2011). Toutefois, ces conclusions ne sont pas généralisables. En culture de blé, Matusinsky *et al.* (2009) constatent en effet que les modalités de travail du sol n'ont qu'un effet limité sur l'incidence des maladies des tiges, et notent même ponctuellement une plus forte incidence de *F. avenaceum* avec travail du sol. Bräutigam et Tebrügge (1997) font état d'une absence de différence d'incidence du piétin-verse (causé par *Oculimacula yallundae*) entre non-travail du sol (système ACS en phase de démarrage) et labour, mais seulement pour la période des trois premières années; de plus faibles infestations sont même observées après huit ans en ACS.

Dans une étude comparant l'incidence des principales maladies sur blé (septoriose, rouille, oïdium) et sur féverole (anthracnose, botrytis), Chabert et Sarthou (2020) n'ont mis en évidence aucune différence significative entre systèmes avec labour conventionnel et ACS, mais une plus forte incidence de ces maladies en systèmes avec réduction du travail du sol, conventionnels et surtout biologiques. Ils ont relevé l'importance de la situation de production pour cette variable agronomique, avec une tendance à l'amélioration de l'état sanitaire dans les situations avec élevage d'herbivores pâturent et en conditions de sols argileux. Le meilleur état sanitaire des cultures constaté dans les systèmes avec labour pourrait s'expliquer par une macroporosité du sol plus importante permettant un meilleur accès aux éléments nutritifs (Sumner *et al.*, 1986a). Cette observation conforte l'importance, en phase de transition vers l'ACS, de la mise en place rapide d'une bonne porosité d'origine biologique en remplacement de la porosité d'origine mécanique dont les effets tendent à s'estomper.

Concernant les maladies à transmission vectorielle, l'amélioration des régulations biologiques en systèmes avec réduction du travail du sol et *a fortiori* de semis direct avec restitution des pailles, qui permettent de respecter et même de favoriser les populations de prédateurs généralistes tels qu'araignées et carabes, explique la nette diminution des attaques de jaunisse nanisante de l'orge (BYDV, virus transmis par les pucerons des céréales), comparativement aux systèmes avec labour (Kendall *et al.*, 1991 ; Jordan *et al.*, 1997). L'hétérogénéité des niveaux de pression parasitaire pourrait également être expliquée, d'une part, par l'inégal état du sol (caractéristiques biotiques et abiotiques) du fait de conditions d'application variables de l'ACS (ancienneté et qualité), et, d'autre part, par l'insuffisante prise en compte des effets de la succession des cultures (par exemple, Palojärvi *et al.*, 2020).

## Impact de la couverture permanente du sol

### Maladies causées par des agents pathogènes considérés « à risque élevé sur résidus »

Les systèmes ACS posent le défi de la gestion des agents pathogènes présents sur les résidus de culture. La vitesse de décomposition de ces derniers détermine la capacité des agents pathogènes nécrotrophes/saprotrophes ou biotrophes stricts « à risque élevé sur résidus » (voir typologie précédente) à infecter la prochaine culture sensible sur la même parcelle, ou les cultures sensibles avoisinantes. Laissés à la surface du sol, les résidus se décomposent moins vite que s'ils étaient enfouis (Kushwaha *et al.*, 2000) et constituent, en systèmes avec réduction, voire arrêt du travail du sol, une source supplémentaire d'inoculum primaire, et donc un risque *a priori* accru d'infection des parties aériennes des cultures suivantes. Cela a été démontré sur de nombreuses maladies et dans de nombreuses situations, en particulier sur la pyriculariose du riz à Madagascar, par Raveloson *et al.* (2018) : la présence à la surface du sol, dans une nouvelle culture de riz pluvial, de résidus infectés par *Pyricularia oryzae* entraîne une incidence de la maladie significativement plus élevée que dans les modalités « résidus présents mais non infectés » ou « résidus absents ». Il a été montré que le champignon reste vivant et est encore capable de sporuler après dix-huit mois lorsqu'il se trouve sur les résidus en surface du mulch, que sa durée de vie est légèrement moindre lorsqu'il est placé sous le mulch en contact avec le sol, et qu'il meurt en seulement cinq à six mois lorsque les résidus sont enfouis à 10 cm de profondeur dans le sol.

En culture de blé, Horoszkiewicz-Janka *et al.* (2012) et Suffert et Sache (2011) ont constaté une pression plus forte de septoriose en travail du sol réduit (enfouissement partiel des résidus), tandis que Ditsch et Grove (1991) n'ont mis en évidence aucune différence entre systèmes sans travail du sol et avec labour. En culture de haricots au Brésil, une plus forte attaque de *Colletotrichum lindemuthianum* et une progression plus rapide de la maladie ont été constatées dans le cas de résidus infestés laissés à la surface du sol (Silva *et al.*, 2013). Pour les agents pathogènes se développant

toujours sur parties aériennes des plantes mais capables de se conserver dans le sol, comme *Fusarium* spp., *Rhizoctonia* spp. et *Phytophthora* spp., des propriétés du sol (découlant de la nature de sa gestion, mécanique ou biologique, et du maintien ou de l'enlèvement des résidus), incluant son comportement vis-à-vis de l'eau (infiltrabilité et perméabilité), pourraient déterminer leur incidence sur les cultures (Overstreet *et al.*, 2011). Une plus forte contamination du feuillage de betterave par *R. solani* a ainsi été constatée en système labour qu'en *strip-till* (travail du sol en bandes rapprochées), où le drainage de l'eau est considéré comme plus efficace. Les travaux de Ristaino *et al.* (1997) démontrent en culture de poivrons aux États-Unis pour *P. capsici*, un oomycète réalisant une partie de son cycle dans le sol, que la présence d'un mulch, en l'occurrence issu d'un couvert de blé semé en automne, permet de réduire de 29 à 69 % l'incidence de la maladie, au printemps, sur les parties aériennes (feuilles, tiges, fruits).

À l'inverse des agents phytopathogènes infectant les parties aériennes des plantes cultivées, ceux qui se développent exclusivement ou partiellement sur leur système racinaire pourraient au contraire être défavorisés par le non-enfouissement des résidus de culture. C'est ce qu'ont observé Bailey *et al.* (1992) au cours d'un suivi sur quatre ans de nombreuses parcelles en blé, lin et pois au Canada. Sur blé, l'incidence du piétin-échaudage (*Gaeumannomyces graminis*) était plus faible (6 % en moyenne) dans les parcelles sans travail du sol que dans celles en travail du sol (11 % en moyenne). De plus, les systèmes sans travail du sol ou avec travail réduit ont vu l'incidence de cette maladie réduite trois années sur les quatre du suivi.

### Maladies causées par des agents pathogènes considérés

#### « à risque mineur sur résidus »

Peu d'études ont porté sur les effets de la réduction ou de l'arrêt du travail du sol sur les agents pathogènes biotrophes stricts considérés « à risque mineur sur résidus », notamment ceux à l'origine des oïdiums et des rouilles. Ditsch et Grove (1991) ont observé, sur blé d'hiver aux États-Unis, une pression en oïdium (dû à *Erysiphe graminis*) plus importante sur la modalité sans travail du sol que sur celle avec labour. Chabert et Sarthou (2020) ont également mis en évidence une plus forte incidence de cette maladie sur des blés en systèmes avec réduction du travail du sol, surtout en mode biologique, mais aucune différence significative entre labour conventionnel et ACS.

### Impacts de la diversification

La diversification végétale doit être envisagée à la fois dans l'espace (association de variétés, d'espèces végétales sur une même parcelle, mais aussi diversification de l'assolement) et dans le temps (allongement et diversification de la rotation). Une telle diversification est un élément majeur de la protection agroécologique des cultures (Deguine *et al.*, 2017 ; Ratnadass *et al.*, 2012 ; 2021). Elle tend en effet à réduire la sévérité des maladies en augmentant la biodiversité fonctionnelle (Soliveres

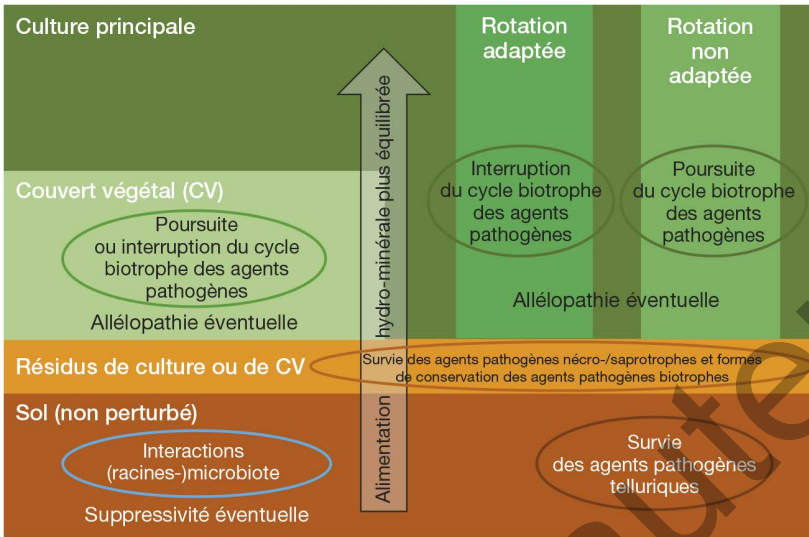


*et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2019), à la différence des couverts monospécifiques dans lesquels les services de régulation biologique sont significativement amoindris (Tilman *et al.*, 2002). Ratnadass *et al.* (2021) insistent sur la capacité des cultures associées à faire s'exprimer des processus de régulation agissant en synergie, mais aussi à gérer les compromis entre espèces d'agents phytopathogènes au sein de complexes parasitaires (souvent spécifiques d'une situation de production), voire les compromis entre intensité de régulation biologique d'agents phytopathogènes et performances agronomiques elles-mêmes. Les mécanismes biologiques et épidémiologiques impliqués dans cette régulation sont encore mal connus, mais il est probable que des communautés microbiennes bénéfiques (micro-organismes endophytes et épiphytes) jouent un rôle prépondérant. Il s'agit d'un front de science, à l'interface entre phytopathologie et écologie. Chez certaines associations, par exemple blé-pois, les effets les plus manifestes sont malgré tout principalement physiques : une des deux espèces ou variétés végétales, non hôte d'un agent pathogène de l'autre espèce ou variété, joue un rôle de « barrière » qui a pour conséquence de ralentir le développement d'une, voire de plusieurs maladies (par exemple, septoriose du blé; Pelzer *et al.*, 2014; pyriculariose du riz; Zhu *et al.*, 2000).

En cohérence avec ce qui précède, la réduction de la sévérité de certaines maladies constatée en ACS est en partie imputable à l'allongement de la rotation des cultures (Paulitz *et al.*, 2010). Curl, en 1963, mettait déjà en avant l'importance de la rotation des cultures dans la lutte contre les maladies, et de nombreux travaux ont par la suite confirmé qu'il s'agissait d'un élément essentiel de prophylaxie visant à interrompre le cycle des agents phytopathogènes (par exemple, Aubertot *et al.*, 2005; Jensen *et al.*, 2010). Dans une expertise bibliographique sur les intérêts de la biodiversité pour les services rendus par les écosystèmes, Lavelle *et al.* (2008) dressent une synthèse des bénéfices agronomiques de l'« effet rotation », parmi lesquels apparaît effectivement une diminution de l'incidence des maladies lorsque les plantes sont cultivées dans une rotation incluant plusieurs autres espèces (Karlen *et al.*, 1994; Finckh et Wolfe, 1998). Des effets significatifs d'une rotation allongée sur le contrôle de plusieurs maladies (cercosporiose du maïs, piétin-échaudage du blé, sclérotinia sur soja) sont établis (Dordas, 2008).

### Comportement des principales maladies des cultures en agriculture de conservation des sols

Chacun des trois piliers de l'ACS peut avoir des effets positifs ou négatifs sur la sévérité des maladies, en fonction des caractéristiques de l'agent pathogène (biotrophe strict ou nécrotrophe/saprotrophe), de son mode de dispersion, de ses capacités et modalités de survie, et des organes végétaux affectés (système racinaire ou système aérien, voire les deux). Le choix de la composition des cultures et des couverts ou de la rotation est crucial s'il l'on veut maximiser l'impact des pratiques sur les dynamiques épidémiques dans un système qui, par définition, laisse les résidus de culture et de couverts à la surface du sol (figure 8.1).



**Figure 8.1.** Comportement des agents pathogènes dans un système en agriculture de conservation des sols. Par souci de simplification, les mécanismes ayant cours à des échelles supérieures à celle de la parcelle ne sont pas représentés.

L'augmentation de la biodiversité planifiée (nombre d'espèces végétales cultivées dans une unité de temps et d'espace de référence) et de la biodiversité associée (espèces végétales spontanées, non directement gérées par l'agriculteur mais qui interagissent avec les cultures, et qui hébergent des micro-organismes – bactéries et champignons – bénéfiques, neutres, mais aussi potentiellement nuisibles) peut permettre de limiter la pression des agents phytopathogènes. La présence permanente de résidus sur le sol est un élément *a priori* défavorable à la bonne santé des cultures, pourtant non systématiquement suivie d'une augmentation de la pression parasitaire en ACS, comme nous l'avons vu. Dans leur synthèse, Kerdraon *et al.* (2019) mettent ainsi en évidence le statut particulier des résidus de culture, présentés comme un « écotone » entre le sol et la plante : à la fois source de problèmes (support d'agents pathogènes), mais également source potentielle de solutions, car support de communautés impliquées dans la régulation de ces mêmes agents pathogènes. L'interaction entre le microbiote des résidus et celui du sol n'est pour le moment abordée que dans de rares travaux.

Les propriétés suppressives d'un sol, évoquées plus haut, pourraient être fortement influencées par ces interactions, et donc par l'antériorité de certaines pratiques associées à l'ACS. Ces aspects mériteraient d'être plus largement étudiés, au cas par cas, sur des bases microbiologiques fonctionnelles, prenant en compte le fait que de nombreux agents pathogènes se maintiennent par voie saprophyte sur les résidus de culture à la surface des sols. Ces propriétés suppressives pourraient du reste contribuer à expliquer les cas où l'incidence des maladies n'est pas influencée par le travail du sol, voire accrue par ce dernier, comme dans le cas d'attaques de *Fusarium* spp. et de *Pythium* spp. sur haricot (Sumner *et al.*, 1986a).

## Conclusion

Il n'existe pas de réponse univoque à la question de l'accroissement de la vulnérabilité des cultures conduites en ACS aux agents phytopathogènes. Maintenir une quantité importante de résidus de culture à la surface du sol ne s'accompagne pas systématiquement d'une augmentation importante du risque parasitaire pour la culture suivante. Inversement, l'enfouissement des résidus par un labour ne garantit pas l'absence de maladie. L'amélioration de la qualité et de la santé d'un sol (Nunes *et al.*, 2018 ; 2020), en suivant les principes de l'ACS, apparaît même comme un levier important pour favoriser l'expression de certains processus de régulation d'agents pathogènes. Les propriétés suppressives des sols pourraient être la conséquence de l'activité de micro-organismes bénéfiques. La mise en place de ces propriétés, dont les mécanismes ne sont pas toujours identifiés (Jayaraman *et al.*, 2021) et dont la dynamique temporelle est mal caractérisée, s'inscrit dans la durée. La variabilité de l'efficacité peut aussi s'expliquer par des degrés divers d'aboutissement des systèmes et par la complexité des niveaux trophiques impliqués dans les dynamiques épidémiques. Par exemple, concernant les maladies à transmission vectorielle, notamment les viroses, les effets des pratiques de l'ACS résultent de la combinaison d'impacts sur la dynamique des vecteurs et de leurs ennemis naturels et mériteraient d'être pris en compte de manière exhaustive.

Le lien parfois équivoque entre le niveau de dégâts et le niveau de dommages causés par les maladies doit également être mentionné. Comme mis en évidence dans ce chapitre, l'ACS présente l'autre avantage d'offrir aux cultures de meilleures conditions de croissance et de développement, en lien notamment avec les conditions électrochimiques et biologiques des sols. Cela permet d'améliorer la tolérance des plantes aux populations d'agents pathogènes et, à niveau de dégâts équivalents (quantité de symptômes), d'atténuer parfois significativement les dommages causés par les maladies (pertes de rendement).

Une meilleure compréhension des mécanismes épidémiologiques, de l'échelle du couvert végétal à celle de la communauté microbienne, de leurs dynamiques respectives et de leurs complémentarités dans l'espace et dans le temps, permettra d'améliorer la conduite des systèmes ACS et de réduire encore l'usage des fongicides.

## Références bibliographiques

- Aubertot J.N., Barbier J.M., Carpentier A., Gril J.J., Guichard L., Lucas P. *et al.*, 2005. Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux. Synthèse du rapport de l'expertise scientifique collective, Inra/Cemagref, 64 p. hal-02587721
- Bailey K.L., Mortensen K., Lafond G.P., 1992. Effects of tillage systems and crop rotations on root and foliar diseases of wheat, flax, and peas in Saskatchewan. *Canadian Journal of Plant Science*, 72 (2), 583-591. <https://doi.org/10.4141/cjps92-073>
- Bakker P.A.H.M., Berendsen R.L., Van Pelt J.A., Vismans G., Yu K., Li E. *et al.*, 2020. The soil-borne identity and microbiome-assisted agriculture: Looking back to the future. *Molecular Plant*, 13 (10), 1394-1401. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2020.09.017>

- Basch G., Geraghty J., Streit B., Sturny W., 2008. No-tillage in Europe-state of the art: Constraints and perspectives. *In: No-Till Farming Systems* (T. Goddard, M. Zoebisch, Y. Gan, eds), The World Association of Soil and Water Conservation.
- Berendsen R.L., Vismans G., Yu K., Song Y., de Jonge R., Burgman W.P. *et al.*, 2018. Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium. *The ISME Journal*, 12 (6), 1496-1507. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0093-1>
- Bockus W.W., Shroyer J.P., 1998. The impact of reduced tillage on soilborne plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 36, 485-500. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.36.1.485>
- Boer R.F., Kollmorgen J.F., Macauley B.J., Franz P.R., De Boer R.F.D., 1991. Effects of cultivation on Rhizoctonia root rot, cereal cyst nematode, common root rot and yield of wheat in the Victorian Mallee. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 31 (3), 367-372.
- Boixel A.-L., Goyeau H., Berder J., Moinard J., Suffert F., Soubeyrand S., Sache I., Vidal T., 2023. A landscape-scale field survey demonstrates the role of wheat volunteers as a local and diversified source of leaf rust inoculum. *Scientific Reports*, 13, 20411. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-47499-6>
- Bourgeois T., Prado S., Suffert F., Salmon S., 2024. The collembolan *Heteromurus nitidus* grazes the wheat fungal pathogen *Zymoseptoria tritici* on infected tissues: opportunities and limitations for bioregulation. *Pest Management Science*. <https://doi.org/10.1002/ps.8026>
- Bräutigam V., Tebrügge F., 1997. Influence of long-termed no-tillage on soil borne plant pathogens and on weeds. *In: Proceedings EC-Workshop III* (F. Tebrügge, A. Böhrnsen, eds), Wissenschaftlicher Fachverlag, 17-29.
- Chabert A., Sarthou J.P., 2020. Conservation agriculture as a promising trade-off between conventional and organic agriculture in bundling ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 292, 106815. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106815>
- Cobo-Díaz J.F., Legrand F., Le Floch G., Picot A., 2022. Influence of maize residues in shaping soil microbiota and *Fusarium* spp. communities. *Microbial Ecology*, 82, 702-713. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01797-6>
- Coulibaly S.F.M., Coudrain V., Hedde M., Brunet N., Mary B., Recous S., Chauvat M., 2017. Effect of different crop management practices on soil Collembola assemblages: A 4-year follow-up. *Applied Soil Ecology*, 119, 354-366. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.06.013>
- Curl E.A., 1963. Control of plant diseases by crop rotation. *The Botanical Review*, 29 (4), 413-479. <https://doi.org/10.1007/BF02860813>
- Deguine J.P., Gloanec C., Laurent P., Ratnadass A., Aubertot J.N. (eds), 2017. *Agroecological Crop Protection*, Quæ/Springer.
- Dill-Macky R., Jones R.K., 2000. The effect of previous crop residues and tillage on *Fusarium* head blight of wheat. *Plant Disease*, 84 (1), 71-76. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.1.71>
- Ditsch D.C., Grove J.H., 1991. Influence of tillage on plant populations, disease incidence, and grain yield of two soft red winter wheat cultivars. *Journal of Production Agriculture*, 4 (3), 360-365. <https://doi.org/10.2134/jpa1991.0360>
- Dordas C., 2008. Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 28 (1), 33-46. <https://doi.org/10.1051/agro:2007051>
- Dusserre J., Raveloson H., Michellon R., Gozé E., Auzoux S., Sester M., 2017. Conservation agriculture cropping systems reduce blast disease in upland rice by affecting plant nitrogen nutrition. *Field Crops Research*, 204, 208-221. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.01.024>
- 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 and Tillage Research*, 42 (4), 277-293. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(97\)00008-1](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(97)00008-1)
- Finckh M.R., Wolfe M.S., 1998. Diversification strategies. *In: The Epidemiology of Plant Diseases* (D.G. Jones, ed.), Kluwer Ed., 231-259.

- Fortune T., Kennedy T., Mitchell B., Dunne B., 2003. Reduced cultivations-agronomic and environmental aspects. *Proceedings of the National Tillage Conference*, 70-82.
- Hanson B.M., Weinstock G.M., 2016. The importance of the microbiome in epidemiologic research. *Annals of Epidemiology*, 26 (5), 301-305. <https://doi.org/10.1016/j.annepidem.2016.03.008>
- Hobbs P. R., Sayre K., Gupta R., 2008. The role of conservation agriculture in sustainable agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 543-555. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2169>
- Horoszkiewicz-Janka J., Jajor E., Korbas M., 2012. Prevalence of winter wheat diseases depending on selected agrotechnical factors. *Progress in Plant Protection*, 52, 998-1004.
- Jayaraman S., Naorem A.K., Lal R., Dalal R.C., Sinha N.K., Patra A.K., Chaudhari S.K., 2021. Disease-suppressive soils. Beyond food production: A critical review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 21 (2), 1437-1465. <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00451-x>
- Jensen E.S., Peoples M.B., Hauggaard-Nielsen H., 2010. Faba bean in cropping systems. *Field Crops Research*, 115 (3), 203-216. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.10.008>
- Jordan V.W.L., Hutcheon J.A., Donaldson G.V., Farmer D.P., 1997. Research into and development of integrated farming systems for less-intensive arable crop production: experimental progress (1989-1994) and commercial implementation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 64 (2), 141-148. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(97\)00032-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00032-7)
- Karlen D.L., Varvel G.E., Bullock D.G., Cruse R.M., 1994. Crop rotations for the 21st century. *Advances in Agronomy*, 53, 1-45.
- Kendall D.A., Chinn N.E., Smith B.D., Tidboald C., Winstone L., Western N.M., 1991. Effects of straw disposal and tillage on spread of barley yellow dwarf virus in winter barley. *Annals of Applied Biology*, 119 (2), 359-364. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1991.tb04875.x>
- Kerdraon L., Laval V., Suffert F., 2019. Microbiomes and pathogen survival in crop residues, an ecotone between plant and soil. *Phytobiomes Journal*, 3 (4), 246-255. <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-02-19-0010-RVW>
- Kirby E., Paulitz T., Murray T., Schroeder K., Chen X., 2017. Disease management for wheat and barley. In: *Advances in Dryland Farming in the Inland Pacific Northwest* (G. Yorgey, C. Kruger, eds), Washington State University Extension, Pullman, 399-468.
- Krupinsky J.M., Bailey K.L., McMullen M.P., Gossen B.D., Turkington T.K., 2002. Managing plant disease risk in diversified cropping systems. *Agronomy Journal*, 94, 198-209.
- Kushwaha C.P., Tripathi S.K., Singh K.P., 2000. Variations in soil microbial biomass and N availability due to residue and tillage management in a dryland rice agroecosystem. *Soil and Tillage Research*, 56 (3-4), 153-166. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(00\)00135-5](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(00)00135-5)
- Lavorel S., Sarthou J.P., Carré G., Chauvel B., Cortet J., Dajoz I. *et al.*, 2008. Intérêts de la biodiversité pour les services rendus par les écosystèmes. In: *Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies* (X. Le Roux, R. Barbault *et al.*, eds), Expertise scientifique collective, rapport Inra, 738 p.
- Legrand F., Chen W., Cobo-Díaz J.F., Picot A., Floch G.L., 2019. Co-occurrence analysis reveal that biotic and abiotic factors influence soil fungistasis against *Fusarium graminearum*. *FEMS Microbiology Ecology*, 95 (5), fuz056. <https://doi.org/10.1093/femsec/fuz056>
- Leplat J., Friberg H., Abid M., Steinberg C., 2013. Survival of *Fusarium graminearum*, the causal agent of Fusarium head blight. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33 (1), 97-111. <https://doi.org/10.1007/s13593-012-0098-5>
- Matusinsky P., Mikolasova R., Klem K., Spitzer T., 2009. Eyespot infection risks on wheat with respect to climatic conditions and soil management. *Journal of Plant Pathology*, 91 (1), 93-101.
- Morais D., Sache I., Suffert F., Laval V., 2016. Is the onset of *Septoria tritici* blotch epidemics related to the local pool of ascospores? *Plant Pathology*, 65 (2), 250-260. <https://doi.org/10.1111/ppa.12408>
- Nunes M.R., Karlen D.L., Veum K.S., Moorman T.B., Cambardella C.A., 2020. Biological soil health indicators respond to tillage intensity: A US meta-analysis. *Geoderma*, 369, 114335. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114335>

- Nunes M.R., van Es H.M., Schindelbeck R., Ristow A.J., Ryan M., 2018. No-till and cropping system diversification improve soil health and crop yield. *Geoderma*, 328, 30-43. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.04.031>
- Overstreet L.F., Chatterjee A., Cattanach N., Windels C.E., Brantner J.R., 2011. Tillage effects on Rhizoctonia diseases of sugarbeet. *Sugarbeet Research and Education Board*, 3 p. <https://www.sbreb.org/wp-content/uploads/2018/03/TillageEffectsRhizoc.pdf>
- Palojärvi A., Kellock M., Parikka P., Jauhiainen L., Alakukku L., 2020. Tillage system and crop sequence affect soil disease suppressiveness and carbon status in boreal climate. *Frontiers in Microbiology*, 11, 534786. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.534786>
- Paulitz T.C., 2006. Low input no-till cereal production in the Pacific Northwest of the US: The challenges of root diseases. *European Journal of Plant Pathology*, 115 (3), 271-281. <https://doi.org/10.1007/s10658-006-9023-6>
- Paulitz T.C., Schroeder K.L., Schillinger W.F., 2010. Soilborne pathogens of cereals in an irrigated cropping system: Effects of tillage, residue management, and crop rotation. *Plant Disease*, 94 (1), 61-68. <https://doi.org/10.1094/PDIS-94-1-0061>
- Pelzer E., Vidal T., Lebon V., Tarsim N., Pope de Vallavieille C., Saint-Jean S., 2014. Effect of pea-wheat mixture on the severity of *Septoria tritici* blotch. 10<sup>e</sup> Rencontres de phytopathologie-mycologie de la Société française de phytopathologie (SFP), Aussois, France.
- Pereyra S.A., Dill-Macky R., Sims A.L., 2004. Survival and inoculum production of *Gibberella zeae* in wheat residue. *Plant Disease*, 88 (7), 724-730. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2004.88.7.724>
- Postma J., Schilder M.T., 2015. Enhancement of soil suppressiveness against *Rhizoctonia solani* in sugar beet by organic amendments. *Applied Soil Ecology*, 94, 72-79. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.05.002>
- Ratnadass A., Fernandes P., Avelino J., Habib R., 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 273-303. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0022-4>
- Ratnadass A., Avelino J., Fernandes P., Letourmy P., Babin R., Deberdt P. et al., 2021. Synergies and tradeoffs in natural regulation of crop pests and diseases under plant species diversification. *Crop Protection*, 146, 105658. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2021.105658>
- Raveloson H., Ratsimiala Ramonta I., Tharreau D., Sester M., 2018. Long-term survival of blast pathogen in infected rice residues as major source of primary inoculum in high altitude upland ecology. *Plant Pathology*, 67 (3), 610-618. <https://doi.org/10.1111/ppa.12790>
- Ristaino J.B., Parra G., Campbell C.L., 1997. Suppression of Phytophthora blight in bell pepper by a no-till wheat cover crop. *Phytopathology*, 87 (3), 242-249. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.1997.87.3.242>
- Sester M., Raveloson H., Tharreau D., Dusserre J., 2014. Conservation agriculture cropping system to limit blast disease in upland rainfed rice. *Plant Pathology*, 63 (2), 373-381. <https://doi.org/10.1111/ppa.12099>
- Sharma-Poudyal D., Schlatter D., Yin C., Hulbert S., Paulitz T., 2017. Long-term no-till: A major driver of fungal communities in dryland wheat cropping systems. *PLOS One*, 12 (9), e0184611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184611>
- Silva M.G., Pozza E.A., Machado J.C., 2013. Influence of contaminated crop remains and seed health quality on the intensity of bean anthracnose. *Journal of Agricultural Science*, 5 (10), 56-66. <https://doi.org/10.5539/jas.v5n10p56>
- Simón M.R., Ayala F.M., Golik S.I., Terrile I.I., Cordo C.A., Perelló A.E. et al., 2011. Integrated foliar disease management to prevent yield loss in Argentinian wheat production. *Agronomy Journal*, 103 (5), 1441-1451. <https://doi.org/10.2134/agronj2010.0513>

- Smiley R.W., Wilkins D.E., 1993. Annual spring barley growth, yield, and root rot in high- and low-residue tillage systems. *Journal of Production Agriculture*, 6 (2), 270-275. <https://doi.org/10.2134/jpa1993.0270>
- Smiley R.W., Collins H.P., Rasmussen P.E., 1996. Diseases of wheat in long-term agronomic experiments at Pendleton, Oregon. *Plant Disease*, 80 (7), 813-820.
- Smiley R.W., Ogg A.G., Cook R.J., 1992. Influence of glyphosate on *Rhizoctonia* root rot, growth, and yield of barley. *Plant Disease*, 76, 937-942.
- Soliveres S., van der Plas F., Manning P., Prati D., Gossner M.M., Renner S.C. *et al.*, 2016. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 536 (7617), 456-459. <https://doi.org/10.1038/nature19092>
- Stubbs T.L., Kennedy A.C., Schillinger W.F., 2004. Soil ecosystem changes during the transition to no-till cropping. *Journal of Crop Improvement*, 11 (1-2), 105-135. [https://doi.org/10.1300/J411v11n01\\_06](https://doi.org/10.1300/J411v11n01_06)
- Suffert F., Sache I., 2011. Relative importance of different types of inoculum to the establishment of *Mycosphaerella graminicola* in wheat crops in North-West Europe: Wheat debris as local source of *M. graminicola* inoculum. *Plant Pathology*, 60 (5), 878-889. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2011.02455.x>
- Sumner D.R., Smittle D.A., Threadgill E.D., Johnson A.W., Chalfant R.B., 1986a. Interactions of tillage and soil fertility with root diseases in snap bean and lima bean in irrigated multiple-cropping systems. *Plant Disease*, 70, 730-735.
- Sumner D.R., Threadgill E.D., Smittle D.A., Phatak S.C., Johnson A.W., 1986b. Conservation tillage and vegetable diseases. *Plant Disease*, 70, 906-911. <https://doi.org/10.1094/PD-70-906>
- Thompson S.M., Tan Y.P., Shivas R.G., Neate S.M., Morin L., Bissett A., Aitken E.A.B., 2015. Green and brown bridges between weeds and crops reveal novel *Diaporthe* species in Australia. *Persoonia, Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 35 (1), 39-49. <https://doi.org/10.3767/003158515X687506>
- Tilman D., Cassman K.G., Matson P.A., Naylor R., Polasky S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418 (6898), 671-677.
- van Agtmaal M., Straathof A.L., Termorshuizen A., Lievens B., Hoffland E., de Boer W., 2018. Volatile-mediated suppression of plant pathogens is related to soil properties and microbial community composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 117, 164-174. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.11.015>
- Vera D.I., Murray T.D., 2016. Occurrence and survival of apothecia of the eyespot pathogens *Oculimacula acufornis* and *O. yallundae* on wheat stubble in the US Pacific Northwest. *Plant Disease*, 100 (5), 991-995. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-15-1056-RE>
- Vrandečić K., Jug D., Čosić J., Ilić J., Jug I., 2019. The impact of different conservation soil tillage and nitrogen fertilization on wheat grain infection with *Fusarium* sp. *Poljoprivreda*, 25 (1), 26-31. <https://doi.org/10.18047/poljo.25.1.4>
- Weller D.M., Raaijmakers J.M., Gardener B.B.M., Thomashow L.S., 2002. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 40 (1), 309-348. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.40.030402.110010>
- Zadoks J.C., Schein R.D., 1979. *Epidemiology and Plant Disease Management*, New York, Oxford University Press, 427 p.
- Zhang C., Dong Y., Tang L., Zheng Y., Makowski D., Yu Y. *et al.*, 2019. Intercropping cereals with faba bean reduces plant disease incidence regardless of fertilizer input: A meta-analysis. *European Journal of Plant Pathology*, 154 (4), 931-942. <https://doi.org/10.1007/s10658-019-01711-4>
- Zhu Y., Chen H., Fan J., Wang Y., Li Y., Chen J. *et al.*, 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 406 (6797), 718-722.