



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي و البحث العلمي
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche

MÉMOIRE DE MASTER

Sciences de la Nature et de la Vie
Sciences Agronomiques
Protection des Végétaux

Réf. :

Présenté et soutenu par :
Melle. Malak Filali

*Etude du pouvoir suppressif d'un sol vis-à-vis
de Fusarium oxysporum f.sp. lycopersici race
1, agent causal de la flétrissure de la tomate*

Jury :

M.	Khechai Salim	MAA	Mohammed Khider - Biskra	Président
M.	Mehaoua Mohammed Seghir	MCA	Mohammed Khider - Biskra	Examineur
M.	Djekiref Laâla	MAA	Mohammed Khider - Biskra	Rapporteur

DEDICACES

Je dédie ce travail à mes très chers parents que Dieu les bénissent.

A ma Mère

Elle a tout le mérite au long de mes études sa bienveillance et ses conseils ont été très précieux

A mon Père

Qui a œuvré pendant des années à notre bien être et qui a consenti de bien lourds efforts pour nous permettre de mener à bien nos études.

A mon cher frère et ma chère sœur et ma chère cousine Asma

REMERCIEMENTS

Tout d'abord je remercie très vivement M. Djekiref laâla, promoteur de ce travail, pour avoir accepté et pour l'intéressant sujet, pour m'avoir guidée, de m'avoir fait bénéficier de ses connaissances et conseils en phytopathologie et qui a assuré le suivi scientifique de ce travail avec son expérience et ses encouragements.

Je tiens également à remercier les membres du jury.

Un vif remerciement à M. Khechai salim, pour toute son aide et ses conseils judicieux et son guide précieux et ses encouragements.

Je tiens à remercier vivement aussi M. Mehaoua Mohamed, pour tous ses conseils et les informations scientifiques tout au long de la période d'étude ; je lui offre tout le respect et la gratitude.

Des remerciements s'adressent également à toute l'équipe du laboratoire de notre département des sciences agronomiques.

ملخص

ذبول الفيوزاريوم الوعائي للطماطم الناجم عن *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*، هو أحد أكثر الأمراض البرية شيوعاً في زراعة الطماطم ، وله تأثير خطير على المحصول. استراتيجية التحكم التي أوصى بها البحث هي تطوير طريقة تحكم متكاملة وغير مكلفة ومتوافقة مع الاهتمامات البيئية. أحد الأساليب المفضلة لهذه الاستراتيجية هو استخدام التربة القاتلة للأمراض. يهدف عملنا إلى تسليط الضوء على الخصوم المحتملة للسلاسل ، المعزولة من التربة ، مقابل عزلة فطرية من *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* Race 1. تطبيق تقنيات عديدة سمح لنا علم الأحياء الدقيقة بالحصول على مجموعة من أكثر من 52 عزلة مختلفة (33 بكتيريا ، 18 فطريات و 1 أكتينومييسيت). تمت دراسة تأثير النشاط المضاد لكل عزلة تم الحصول عليها على *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* في المختبر بطريقة المواجهة المباشرة.

الكلمات الأساسية: التربة القمعية ، *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* ، النشاط العدائي ، القتال البيولوجي ، آلية الدفاع.

Abstract

Tomato vascular Fusarium wilt caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*, is one of the most common land-based diseases in tomato cultivation, with the most serious impact on the crop. The control strategy recommended by research is the development of an integrated control method, inexpensive and compatible with environmental concerns. One of the preferred approaches of this strategy is the use of disease suppressive soils. Our work aims to demonstrate the antagonistic potential of strains, isolated from soil, against a fungal isolate of *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* race 1. The application of numerous microbiological techniques has allowed us to obtain a collection of more than 52 different isolates (33 bacteria, 18 fungi and 1 actinomycete). The effect of the antagonist activity of each isolate obtained on a selected *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* was studied *in vitro* using the direct confrontation method.

Key words: Suppressives soils, *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*, Antagonistic activity, Biological fight, Defence mechanism.

Résumé

La fusariose vasculaire de la tomate, causée par *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*, est l'une des maladies d'origine tellurique les plus répandues dans la culture de tomate, et dont les incidences sur la culture sont les plus graves. La stratégie de lutte préconisée par la recherche est le développement d'une méthode de lutte intégrée, peu onéreuse et compatible avec les préoccupations environnementales. L'une des approches privilégiées de cette stratégie est l'utilisation de sols suppressifs des maladies. Notre travail a pour objectif de mettre en évidence les potentialités antagonistes de souches, isolées à partir d'un sol, vis-à-vis d'un isolat fongique de *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* race 1. L'application de nombreuses techniques microbiologiques nous a permis d'obtenir une collection de plus de 52 isolats différents (33 bactéries, 18 champignons et 1 actinomycète). L'effet de l'activité antagoniste de chaque isolat obtenu vis-à-vis d'un *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* sélectionné, a été étudié *in-vitro* selon la méthode de confrontation directe.

Mots clés : Sols suppressifs, *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*, Activité antagoniste, Lutte biologique, Mécanisme de défense.

Liste des figures

	Page	
Figure 1	Jaunissement des folioles (Blancard, 2009)	5
Figure 2	Flétrissement des feuilles basses (Blancard, 2009)	5
Figure 3 :	Les tissus corticaux sont bien nécrosés et ont pris une teinte brunâtre.(Blancard, 2009)	5
Figure 4 :	Un discret jaunissement sur une portion de la tige. (Blancard, 2009)	5
Figure 5 :	Pourriture du système racinaire (Blancard, 2009)	6
Figure 6 :	Brunissement des vaisseaux internes de la tige.(Blancard, 2009)	6
Figure 7 :	Conidiation de <i>F. oxysporum</i> . La souche Mel02010 a été cultivée sur du papier SNA à 25°C pendant 5 jours (Ohara et Tsuge, 2004).	13
Figure 8 :	Cycle de vie de l'agent pathogène de <i>Fusarium oxysporum</i> (<u>Triolet, 2014</u>).	18
Figure 9 :	Modèle de mécanismes de résistance systémique induite (ISR) et de tolérance systémique induite (IST) provoquées par les composés organiques volatils (COV) émis par les PGPR.(Farag <i>et al.</i> , 2013).	30
Figure 10 :	Les mécanismes d'action des rizobactéries (<i>in</i> Benmati, 2014).	32
Figure 11 :	Etapas de la technique des suspensions-dilutions.	38
Figure 12 :	Isolement avec un mélange de bactéries et de micromycètes avec une dominance bactérienne	41
Figure 13 :	Isolement avec une dominance de micromycètes	41
Figure 14 :	Isolement avec une dominance totale de bactéries	41
Figure 15 :	Isolement avec un mélange de bactéries et de micromycètes avec une dominance fongique	42

Liste des tableaux

	Page
Tableau 1 : Principales relations interspécifiques (Selosse, 2000).	22
Tableau 2 : Actions et applications des PGPR (Martinez-Viveros <i>et al.</i> , 2010)	26
Tableau 3 : Nombre de microorganismes isolés à partir du sol à tester	40

Liste des abréviations

ADN :	Acide Désoxyribonucléique
AMF :	Arbuscular mycorrhizal fungi.
ARN :	Acide Ribonucléique
Bt :	<i>Bacillus thuringiensis</i> .
CLA :	Carnatian Leaf Agar
COV :	Composant Organique Volatile
db :	double brin
EDS :	eau distillée stérile
f. sp. :	forma specialis.
FOL :	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>Lycopersici</i> .
FORL :	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>radicis-lycopersici</i> .
GFP :	Green Fluorescence Protein
ISR :	Induced systemic resistance.
IST :	Induces systemic tolerance
K :	Potassium.
LPGA :	Levure Peptone Glucose Agar.
Na :	Sodium.
PDA :	Potato dextrose agar.
PG :	polygalacturonases
PGPF :	Plant Growth-Promoting Fungi
PGPR :	Plant growth promoting rhizobacteria.
RSA :	Résistance systémique acquise
SAR :	Systemic Acquired Resistance.
Sp.:	espèce.
Spp. :	espèces.
YPG :	Yeast-extract-Peptone-Glucose-Agar

Sommaire

- ملخص, Abstract, Résumé
- Liste des Figures
- Liste des tableaux
- Liste des abréviations
- Sommaire

Table des matières

Partie I : Synthèse bibliographique

Introduction	1
Chapitre 1	
Fusariose de la tomate	
I- Les symptômes	3
I-1. Les symptômes externes	
I-2. Les symptômes internes	4
II- Toxicologie et substances élaborées par le pathogène	6
II-1- Toxines	6
II-2- Enzymes hydrolytiques	6
III- Mécanisme de défense des plantes atteintes	7
III-1-Barrières mécaniques	7
III-2-Barrières biochimiques	8
III-2.1. Peroxydase	8
III-2.2. Polyphénoloxydase	8
III-2.3. Phytoalexines	8
IV- Moyens de lutte	9
IV-1. Lutte culturale	9
IV-2. Lutte physique	10
IV-3. Lutte chimique	10
IV-4. Lutte génétique	10
IV-5. Lutte biologique	11
IV-6. Lutte intégrée	11
Chapitre 2	
<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i>, agent causal du wilt sur tomate	
I-Taxonomie des <i>Fusaria</i>	12
I-1. Le genre <i>Fusarium</i>	12
I-2. L'espèce <i>Fusarium oxysporum</i>	12
I-3. Position systématique	14

II- <i>Fusarium oxysporum</i> phytopathogène	14
II-1. La spécificité parasitaire	14
II-1.1. Formes spéciales	14
II-1.2. Races	15
III- <i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i>	15
III-1. Description morphologique	15
III-2. Exigences écologiques	16
III-3. Exigences climatique pour le développement des <i>Fusaria</i>	16
III-3.1. Température	17
III-3.2. Effets de la composition du sol sur le développement des <i>Fusaria</i>	17
III-3.3. Effet du pH sur le développement des <i>Fusarium</i>	17
III-4. Réceptivité des sols aux <i>Fusaria</i>	17
III-5. Cycle de développement	18
III- 6. Pathogénèse et relation hôte-pathogène	19

Chapitre 3

Biocontrôle et sols suppressifs

I - Diversité des relations interspécifiques	20
IV-1. Différents types d'interactions	20
IV-2. Interactions non-hôte	22
II – Biocontrôle	22
II-1. Microorganismes phytoprotecteurs	23
II-1.1. Les champignons	23
II-1.2. Les bactéries	25
• Cas des bactéries rhizosphériques et des PGPR	25
II-1.3. Les actinomycètes	26
II-2.- Mécanismes d'action des microorganismes phytoprotecteurs	26
II-2.1. Antagonisme direct	27
a. Antibiose	27
b. Enzymes hydrolytiques	27
c. Antibiotiques	28
d. Compétition spatiale et nutritionnelle	28
II-2.2. Antagonisme indirect : induction d'une résistance systémique	29
II-3. Mécanismes d'action par catégories d'agents phytoprotecteurs	31
V-3.1. Mécanismes d'action des champignons	31
V-3.2. Mécanismes d'action des bactéries	31
V-3.3. Mécanismes d'action des actinomycètes	33
III - Suppression spécifique des sols	34
III-1. Caractéristiques des sols suppressifs	34
III-2. Exemples de sols suppressifs	35

Partie II : Matériels et méthodes

1-Origine et prélèvement des sols	36
2-Milieus de culture	36
3-L'agent pathogène Fol	36
4-Les agents antagonistes	37
4.1. L'incorporation directe du sol (<i>soil plates</i>)	37
4.2. Les suspensions-dilutions (<i>dilution plates</i>)	37
4.3. Purification et conservation des isolats	39
5-Test de l'activité antagoniste <i>in vitro</i>	39

Partie III : Résultats & Discussions

1- Taux de microorganismes obtenu	40
2- Caractérisation macroscopique	40
Conclusion	43
Références bibliographiques	44

Introduction

La tomate est la culture la plus répandue dans le monde après celle de la pomme de terre ; c'est le légume le plus consommé dans le monde (Blancard, 2009). Elle occupe une place très importante du point de vue socioéconomique dans les pays méditerranéens et en particulier dans les pays du Maghreb tel que l'Algérie où la production reste faible, comparée aux autres pays du pourtour méditerranéen, cela est dû en partie à des maladies cryptogamiques telle que la fusariose.

La fusariose Vasculaire de la tomate, ou la flétrissure fusarienne, causée par *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (F.o.I), est favorisée par les changements climatiques dont les conséquences sont l'augmentation de la température et de l'humidité durant de longues périodes de l'année. Ces facteurs accélèrent la croissance de l'agent causal de cette maladie (Blancard, 2009).

Pour lutter contre cette maladie, diverses stratégies ont été adoptées, dont la lutte chimique consistant à utiliser des fongicides chimiques de synthèse. Cependant, l'utilisation de ces produits chimiques présente certains inconvénients, dont leur coût, la pollution de l'environnement et des aliments et ses conséquences sur la vie humaine, et l'apparition de souches plus résistantes de ces agents pathogènes (Weller *et al.*, 2002 ; Abdel-Kader *et al.*, 2012)

De ce fait, l'orientation des recherches vers l'adoption de stratégies de lutte, qui se révéleraient plus efficaces et plus respectueuses de l'environnement, s'avérerait incontournable. Parmi ces stratégies visées, on cite les sols suppressifs.

On sait que des sols naturellement résistants à la fusariose, touchant de nombreuses cultures, sont présents dans de nombreuses régions du monde. La maladie ne se développe pas facilement dans ces sols, même si l'agent pathogène et l'hôte susceptible sont présents. Parmi les exemples les plus connus et les plus étudiés de sols suppressifs de la fusariose, on peut citer ceux de la région de Chateaufort en France et de la vallée de Salinas en Californie (Larkin *et al.*, 1993)

D'après quelques observations sur le terrain, la présence du *Fusarium wilt* dans certaines parcelles et son absence dans d'autres, situées dans la même zone et cultivées par la même variété, nous permet d'émettre l'hypothèse de la présence de sols résistants au niveau des parcelles où la maladie ne s'exprime pas. L'existence de nombreux éléments biotiques et/ou abiotiques du sol, qui jouent un rôle dans la suppression de maladie du *Fusarium wilt*, serait fort probable. Ces derniers peuvent s'associer à une inhibition de la germination des chlamydospores et à une réduction de la croissance saprophyte de l'agent pathogène.

La première partie de notre travail est consacrée à une analyse générale de certaines données bibliographiques, portant sur la maladie en premier lieu, puis sur l'agent causal "*Fusarium oxysporum* f.sp *lycopersici*", et finalement sur le biocontrôle de cette maladie et l'intérêt des sols suppressifs dans cette stratégie de lutte.

La seconde partie est consacrée au travail expérimental ; elle est basée sur les différentes techniques utilisées.

Les résultats obtenus, suite aux différentes manipulations effectuées, et leur analyse seront exposés dans une troisième partie.

Enfin, ce travail serait clôturé par une conclusion générale et la mise en évidence des perspectives de recherche concernant le sujet traité.

Chapitre 1

Fusariose vasculaire de la tomate

-Fusarium wilt-

La fusariose vasculaire de la tomate (syn. flétrissure fusarienne de la tomate, ou tomato Fusarium wilt), causée par le *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*, est une maladie terricole qui pénètre dans la plante par les racines. Le champignon monte par les tissus ligneux et émet des toxines qui causent le jaunissement, la flétrissure puis la mort de la plante. Les tissus ligneux des tiges atteintes prennent une coloration brune. Cette maladie est favorisée par une température, élevée du sol (environ 27°C), le champignon ne survit pas plus de 2 ans où l'on a cessé de cultiver la tomate. (Smahi, 2008).

La fusariose des racines et du collet est avant tout une maladie de la tomate de serre, mais elle a aussi été signalée sur la tomate de plein champ. La contamination de semis de tomate par cette maladie se fait lorsqu'on cultive des tomates à proximité de poivrons dans les mêmes serres en production continue.. L'utilisation de terreaux artificiels dans des plateaux de semis sur supports au-dessus du sol diminue les probabilités d'infection. Les tas de débris de culture sont une source importante de spores du parasite et doivent être éliminés (Richard et Boivin, 1994).

I- Les symptômes

Les symptômes produits par *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*, responsable de la fusariose vasculaire de la tomate, sont variables. Ils s'expriment par l'apparition de stries brunâtres bien individualisées sur le bois au lieu d'un léger jaunissement dans l'ensemble du tissu ligneux, et enfin la mort de la plante hôte. La fusariose provoque de graves dégâts en été comme en hiver (Davet *et al.*, 1966). Le *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*, est l'agent de la pourriture des racines et du collet de la tomate. (Hajlaoui, 2001)

I-1. Les symptômes externes: -

La maladie offre souvent une évolution très rapide. Brusquement les parties de limbe attaquées flétrissent de façon irréversible comme par manque d'eau c'est le flétrissement rapide ou le « Quick wilt ».

Sur feuilles : Les premiers symptômes du flétrissement s'expriment sur le feuillage par un jaunissement et une flétrissure du limbe, généralement après la floraison lorsque les fruits

de la tomate commencent à grossir. Les symptômes commencent sur les feuilles inférieures de la plante et se déplacent vers le haut à mesure que la maladie progresse. (Jones *et al.*, 2014). Ces symptômes ne se développent souvent que sur un seul côté de la plante, ou sur une seule branche, ou même sur un seul côté d'une feuille (caractère hémiplegique). Ce schéma d'expression des symptômes distingue le flétrissement du *Fusarium* des autres maladies de la tomate (Figures 1 & 2). Un duvet de moisissure rose peut être noté sur les parties de plantes mortes. (Naika *et al.*, 2005).

Sur tige : La décoloration de la tige commence par un léger jaunissement longitudinal et évolue en une bande jaune plus marquée. On peut observer une tache brune si on effectue une coupe au niveau de la tige ou des racines. Une décoloration de la tige commençant par un léger jaunissement longitudinal sur une portion de celle-ci ; elle évolue en une bande jaune plus marquée puis en une nécrose beige à marron clair. Les vaisseaux à l'intérieur de la tige brunissent (Figures 3 & 4).

Sur racine : Les plantes malades absorbent moins d'eau ; elles souffrent et expriment parfois une asphyxie racinaire (pourriture du système racinaire). Des lésions radiculaires naissantes au point d'émergence des racines secondaires peuvent être observées (Figure.5) (Jarvis et Shoemaker, 1978).

Sur fruit : Les fruits n'ont pas leur brillance normale. D'autres symptômes peuvent parfois apparaître à savoir l'inclinaison et la courbure progressive vers le sol des pétioles et des limbes (épinastie), le ralentissement de la croissance et la formation de bourrelets adventives sur la tige (Laterrot *et al.*, 1978, *in*, Karfa, 2018).

I-2. Les symptômes internes

Le système racinaire des plantes malades présente une réduction des ramifications secondaires. Les vaisseaux à l'intérieur de la tige brunissent et une nécrose beige à marron clair est notée au niveau du collet (Belabid *et al.*, 2000) (Figure 6).

Les plantes gravement atteintes peuvent mourir ou produisent peu de fruits et de qualité médiocre, elles peuvent être également la cible de pathogènes secondaires (Steinkellner *et al.*, 2005).

L'ensemble des symptômes croîtraient surtout lorsqu'elles sont sensibles ou lorsque les conditions environnementales sont exceptionnellement favorables pour l'agent pathogène. (Krupa et Dommergues, 1979, *in* Benabdi, 2017).



Fig.1 : Jaunissement des folioles
(Blancard, 2009)

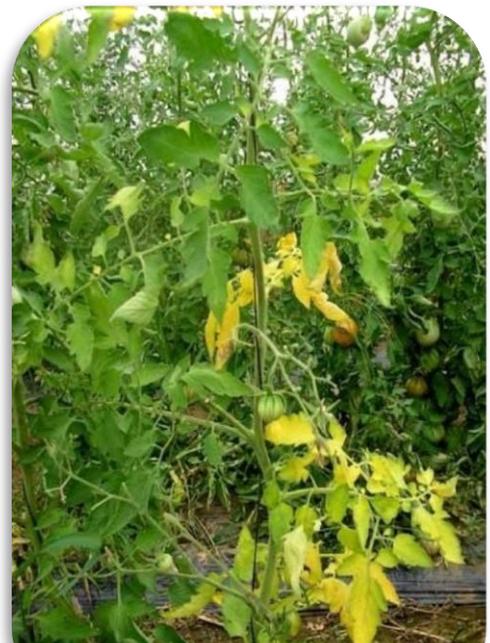


Fig.2 : Flétrissement des feuilles basses
(Blancard, 2009)



Fig.3 : Les tissus corticaux sont bien
nécrosés et ont pris une teinte brunâtre.
(Blancard, 2009)



Fig.4 : un discret jaunissement sur
une portion de la tige.
(Blancard, 2009)



Fig.5 : pourriture du système racinaire.
(Blancard, 2009)

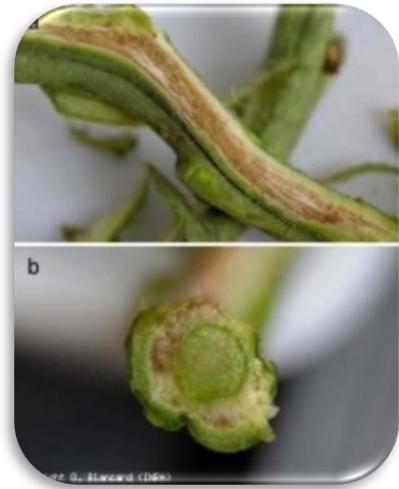


Fig.6 : Brunissement des vaisseaux internes de la tige.(Blancard, 2009)

II- Toxicologie et substances élaborées par le pathogène

Deux substances importantes sont élaborées : les toxines et les enzymes hydrolytiques.

II-1- Toxines :

Le pathogène produit un certain nombre de métabolites secondaires biologiquement actifs. (Burmeister *et al.*, 1985). L'acide fusarique (acide 5-butylpicolinique) a été découvert pour la première fois au cours des années 1990. Ce composé a été l'un des premiers métabolites des champignons impliqués dans la pathogenèse du flétrissement de la tomate causé par *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*. En plus de son rôle dans la pathogenèse des plantes, toute analyse qui se concentre sur une seule toxine est peu probable pour montrer une forte corrélation entre la toxicité et la quantité d'une seule mycotoxine (Bacon *et al.*, 1996). Ces substances sont responsables de l'augmentation de la perméabilité cellulaire qui provoque une transpiration accrue des plantes atteintes (Smahi, 2008).

II-2-Enzymes hydrolytiques :

Gothoskar et Sheffer (1953) étaient les premiers à avoir reproduit les symptômes de brunissement et d'obstruction des vaisseaux conducteurs. L'opération consiste à faire tremper des plantules sectionnées dans des solutions contenant des enzymes pectiques commerciaux.

La pectine est un polysaccharide insoluble, sous forme d'une chaîne linéaire d'acide poly-galacturonique dont une grande proportion est méthylée. Deux enzymes agissent sur la pectine, la pectine méthyl estérase [PME], qui hydrolyse les groupes méthyles, et la polygalacturonase [PG], qui hydrolyse les liaisons glucosydiques. (Smahi, 2008).

Bien que les espèces de *Fusarium* soient considérées comme hautement toxiques, diverses espèces de champignons filamenteux sont les principaux organismes qui produisent des enzymes industrielles. Les cellulases sont un groupe d'enzymes hydrolytiques capables d'hydrolyser la cellulose en composants sucrés plus petits, comme les unités de glucose (Ferarri et Reyes, 2012). Les enzymes cellulolytiques jouent un rôle important dans les processus de biodégradation de la nature où les matières lignocellulosiques des plantes sont efficacement dégradées par les champignons.

Les cellulases, par exemple, ont été largement utilisées pour l'extraction de composants précieux des cellules végétales, l'amélioration des valeurs nutritionnelles des aliments pour animaux et la préparation de protoplastes végétaux dans la recherche génétique. En général, les champignons produisent trois grands types d'enzymes cellulolytiques : l'endoglucanase, l'exoglucanase et la cellobiohydrolase. Ces enzymes sont de nature extracellulaire et inductive. La capacité de produire de la cellulase est très répandue chez les champignons (Ferarri et Reyes, 2012).

III- Mécanisme de défense des plantes atteintes

III-1-Barrières mécaniques

Après la pénétration du pathogène dans le végétal par les racines, un brunissement de quelques cellules du parenchyme ligneux, voisin de la partie du vaisseau infecté, apparaît. Cette réaction est suivie par la formation de thylls, sécrétion gommeuse permettant à la plante d'isoler l'agent pathogène en obstruant le vaisseau envahi avant que le filament mycélien ne produise des conidies. Si cette réaction tarde à venir, l'infection par les conidies se généralise et se propage à plusieurs vaisseaux entraînant la mort de la plante par gommose, thylllose, et hyperauxinie générale. Les symptômes externes de la maladie reflètent le degré de l'invasion des vaisseaux vasculaires par les filaments mycéliens (El Mahjoub *et al.*, 1984).

III-2. Barrières biochimiques :

III-2.1. Peroxydase

Les produits chimiques, avec des inducteurs biotiques et abiotiques, peuvent stimuler certains mécanismes de défense tels que la synthèse de composés phénoliques. Le rôle des enzymes oxydatives peut s'expliquer comme un processus d'oxydation des composés phénoliques pour les produits oxydés (quinines), qui peuvent limiter la croissance fongique. La peroxydase est l'étape finale de polymérisation de la lignine et de la pectine, directement associée à l'augmentation de la capacité de lignification des tissus protégés par voie systémique. Ceci peut limiter la pénétration là où se produisent les radicaux libres et le peroxyde d'hydrogène, toxique pour beaucoup de microorganismes (Khalifa *et al.*, 2016).

III-2.2. Polyphénoloxydase

La polyphénoloxydase est une enzyme très répandue dans les cellules végétales au niveau des membranes chloroplastiques. C'est le lieu de, l'hydroxylation des monophénols en diphénols, la déshydrogénation du *o*-Diphénol pour produire de la *o*-quinone et la métabolisation de ces composés phénoliques les transformant en formes toxiques. L'oxydation des composés phénoliques dans la cellule végétale est responsable du déclenchement de la réaction de brunissement des tissus et identifie la présence du facteur pathogène (Khalifa *et al.*, 2016).

III-2.3. Phytoalexines

Les phytoalexines sont des métabolites chimiquement hétérogènes, généralement toxiques vis-à-vis des agents pathogènes. Plus de 200 phytoalexines ont été identifiées. La synthèse de phytoalexines n'est pas une réaction spécifique de la plante à l'infection par l'un de ses pathogènes ; les mêmes phytoalexines pouvant être produites par une même plante infectée par différents microorganismes. L'accumulation cellulaire des phytoalexines est souvent associée à une résistance localisée marquée par une réaction d'hypersensibilité qui constitue l'un des mécanismes majeur dans l'établissement des interactions incompatibles (Clérivet *et al.*, 1996).

Les phytoalexines jouent un rôle central, voire exclusif, dans la résistance aux agents pathogènes (Rouxel, 1989). Le rôle des phytoalexines en tant que mécanisme de défense vis-à-vis des agents pathogènes est encore renforcé par diverses observations:

- l'ubiquité de ce type de synthèse en réponse à un stress (au moins chez les dicotylédones);
- les propriétés antibiotiques des phytoalexines;
- leur absence dans les plantes saines et leur synthèse active;
- la forte corrélation existant entre la limitation de la croissance de l'agent pathogène dans les lésions hypersensibles nécrotiques et l'accumulation rapide de quantités toxiques de phytoalexines précédant cette restriction de croissance.

IV- Moyens de lutte

IV-1. Lutte culturale

Compagnonnage et rotation : L'utilisation des cultures d'engrais verts pour augmenter la population des micro-organismes antagonistes du Forl dans les sols. Ainsi, des plantes de moutarde en feuilles, d'épinards (*Spinacia oleracea* L.), de cresson (*Lepidium sativum* L.) et de laitue (*Lactuca sativa* L.) cultivées dans un sol réinfesté au Forl, et hachés dans ce dernier avant la plantation des tomates, tous ou en grande partie, réduit le potentiel de la maladie de l'évaluation (Jarvis, 1989).

Les mesures préventives contre la flétrissure fusarienne consistent à éviter les conditions qui favorisent la maladie soit:

- un sol léger et acide,
- un manque d'azote et de calcium,
- des températures élevées (l'optimum pour le développement du Fol est 28°C, et
- un manque de lumière en intensité et en temps (Smahi, 2008).

Barna *et al.* (1983) souligne l'importance de maintenir une fertilisation azotée élevée surtout sous forme de nitrates (fumier) afin de produire beaucoup de jeunes pousses. La méthode de prévention la plus courante est de chauler afin de maintenir le pH entre 6.4 et 7.0 (Smahi, 2008).

Sun et Huang (1985) ont mis au point un amendement organique et minéral qui à raison de 1% par poids de sol permet de contrôler efficacement diverses espèces de *Fusarium*. Leur mélange (mélange S-H) contient: 4,4% de bagasse (résidus de canne à sucre); 8,4% de son de riz; 4,25% de coquilles d'huitres; 8,25% d'urée; 1,04% de nitrate de potassium; 13,16% de superphosphate de calcium; 60,5% de cendres minérales constituées de 31% de dioxyde de silice, 4,4% d'oxyde de calcium, 1,7% d'oxyde de magnésium, 18% d'oxyde d'aluminium et 1% d'oxyde ferreux (Smahi, 2008).

IV-2. Lutte physique

Les symptômes se développant après l'inoculation des racines ont été nettement retardés par le traitement des racines ou de la plante entière à des combinaisons temps-température qui ont provoqué une certaine mort cellulaire de certaines parties du système racinaire (Anchisi *et al.*,1985).

Les traitements à 48-49°C pendant 30 secondes ont été les moins sévères des traitements qui ont donné une protection. La protection n'était pas efficace contre les inoculations de tiges mais était associée à une réduction de la colonisation des tiges. Les plantes ont montré un certain degré de protection systémique contre une inoculation de racines après un traitement thermique des parties aériennes à 48-49°C pendant 30 s, mais dans une moindre mesure que celle induite par les traitements de racines. Les niveaux de protection les plus élevés ont été obtenus lorsque les racines ou les parties aériennes ont été traitées 12-48 h avant l'inoculation des racines. Seuls les traitements racinaires ont été efficaces lorsqu'ils ont été appliqués 48 h après l'inoculation. La taille drastique des racines n'a pas réduit l'efficacité du traitement thermique et, en fait, la taille des racines elle-même a induit une certaine protection. La protection induite par les traitements à l'eau chaude semble dépendre d'un état transitoire de résistance, qui est similaire à celui induit par certains éliciteurs biotiques (Anchisi *et al.*,1985).

IV-3. Lutte chimique

C'est la méthode la plus utilisée, à cause de son efficacité, mais présente beaucoup d'effets néfastes sur l'environnement et la santé du consommateur. Ceci qui a conduit ces dernières années à l'utilisation de bio-fongicides comme lutte biologique. Il s'agit en effet d'une désinfection du sol à l'aide de fongicides chimiques dont les plus utilisés le triazole et ces dérivés, qui sont des composés très actifs grâce à leur noyau qui possède une activité pharmacologique, antibactérienne, antifongique et hypoglycémique (Hamoir *et al.* 2001). (Benaouali, 2014)

IV-4. Lutte génétique

Il s'agit d'introduction de gènes de résistance au niveau des plantes qui deviennent plantes trans-génétiques. Ces gènes sont responsables de la synthèse de protéines éliminatrices du parasite. Cette technique est inefficace par le temps, d'où l'apparition de races plus virulentes et plus résistantes (Henni, 1998, *in* Benaouali, 2015).

IV-5. Lutte biologique

La lutte biologique est un ensemble de procédés exploitant la relation de concurrence ou d'antagonisme existant entre les êtres, y compris les champignons, en vue de minimiser ou de limiter les dommages ainsi que l'abondance des agents phytopathogènes sans nécessairement les détruire par la suite. (Alabouvette, 1986).

L'étude de Kouki *et al.* (2012) a mis en évidence le rôle de certaines souches bactériennes indigènes impliquées dans l'inhibition de la croissance fongique du *Fusarium oxysporum* f.sp *radicis-lycopersici* (Forl). En effet, des espèces de *Bacillus*, *Burkholderia*, et *Pseudomonas*, ont exhibé une activité antimicrobienne contre ce pathogène. Ces antagonistes peuvent avoir différents mécanismes d'action, comme l'interférence avec la germination des spores, l'inhibition du tube germinatif des spores ou l'allongement par gonflement anormal des hyphes. La lyse et la dégradation complète des hyphes fongiques seraient envisageables. D'autre part, cette étude a démontré l'efficacité d'un compost de déchets de végétaux et d'un mélange de *Posidonia oceanica* contre le Forl et son importante capacité dans la suppression de la maladie dans un sol traité par ce compost. Le mécanisme a été principalement attribué à la modification de la composition microbienne du sol.

L'inoculation de la semence avec *Trichoderma harzianum* est l'une des espèces les plus courantes à enquêter sur les champignons, dans le cadre de la lutte contre les plantes fongiques les agents pathogènes (Mwangi *et al.*, 2018).

Lutter contre ce pathogène, l'effet de certains fongicides de synthèse et biologiques a été testé *in vitro* sur la croissance mycélienne et sur l'agressivité de *F. oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*. L'hymexazol, le benomyl et le manèbe ont été utilisés comme fongicides de synthèse et quatre produits biologiques, dont deux à base de *Trichoderma harzianum*, un dérivé de *Bacillus subtilis* et un autre à base de *Bacillus thuringiensis*, ont été utilisés. Parmi les fongicides de synthèse utilisés, l'hymexazol et le benomyl ont été plus efficaces *in vitro* que le manèbe entraînant un pourcentage d'inhibition de la croissance mycélienne de l'ordre de 80% (Hibar *et al.*, 2007).

IV- 6. Lutte intégrée

C'est la combinaison de toutes les techniques précédentes afin de lutter contre les phytopathogènes pour une longue durée. Ces méthodes ne sont efficaces que si l'on a une meilleure connaissance des mécanismes qui sont à l'origine des interactions entre la plante et l'agent pathogène (Corbaz, 1990).

Chapitre 2

Fusarium oxysporum f.sp. lycopersici

agent causal du Fusarium wilt sur tomate

I-Taxonomie des *Fusaria*

Les *Fusaria* présentent un degré de variation remarquable en ce qui concerne les caractéristiques morphologiques, culturelles et physiologiques. Cette capacité de variation peut s'expliquer en partie par la capacité des espèces de *Fusarium* à coloniser diverses niches écologiques dans la plupart des arcs géographiques du monde.

D'autre part, la diversité et l'extrême variabilité de ces caractères au cours des repiquages successifs, et en fonction des conditions de culture des champignons appartenant à ce genre, expliquent les difficultés rencontrées pour la classification, d'où les nombreux systèmes taxonomiques et les controverses proposés. Les travaux de Wollenweber et Rincking (1935), qui ont servi de références, ont pu décrire 65 espèces, 55 variétés et 22 formes, rassemblées en 16 sections et 06 sous-sections (Synder et Hansen, 1940). Le genre *Fusarium* a été profondément revu par Synder et Hansen (1940, 1941, 1945), Tousson et Nelson (1968, 1975) et Messiaen et Cassini (1968, 1981) (*in* Ghomari, 2009).

I-1. Le genre *Fusarium*

Le genre *Fusarium* est divisé en sections. Une section est utilisée pour les genres à grand nombre d'espèces. Une section regroupe des espèces ayant des caractéristiques morphologiques similaires. Dans certaines sections de *Fusarium* telles que *Elegans* et *Spicarioides*, il n'y a qu'une seule espèce par section. Dans d'autres, comme *Gibbosum* et *Discolor*, il peut y avoir cinq à dix espèces par section (Nelson *et al.*, 1994).

La taxonomie était basée principalement sur du matériel collecté dans les régions tempérées froides, et tropicales. Il est probable que d'autres populations seront différenciées à mesure que de nouvelles études systématiques des espèces de *Fusarium* seront effectuées dans les régions arides et tropicales, où les informations sur la nature et la répartition des populations de *Fusarium* sont limitées.

I-2. L'espèce *Fusarium oxysporum*

L'espèce *Fusarium oxysporum* est un champignon filamenteux asexué rattaché selon la classification phylogénétique, aux ascomycètes. Cette espèce provoque de graves flétrissures vasculaires sur de nombreuses cultures. Le champignon envahit les tissus épidermiques de la racine, s'étend aux tissus vasculaires produit des mycéliums et/ou des spores dans les vaisseaux, et ce entraîne la mort des plantes (Baysal *et al.*, 2009).

F.oxysporum est un micromycète cosmopolite, pathogène, responsable du flétrissement et de la pourriture corticale de plus de 100 plantes hôtes économiquement importantes. La Diversité génétique au sein de *F. oxysporum* a été largement catégorisée par des regroupements de compatibilité dans les laboratoires du monde entier.

F. oxysporum était classé dans la subdivision Deuteromycotina (champignons imparfaits) selon la classification classique. Cette espèce est unique dans sa reproduction asexuée ; il produit trois types de spores asexuées : des macroconidies, des microconidies, et des chlamydospores (Figure 7).

- Les macroconidies sont falciformes et ont trois ou quatre septa (Fig. 1A et B).
- Les microconidies sont ellipsoïdales et n'ont pas de septum (Fig. 1C).
- Les chlamydospores globoses ont des parois épaisses (Fig. 1D).

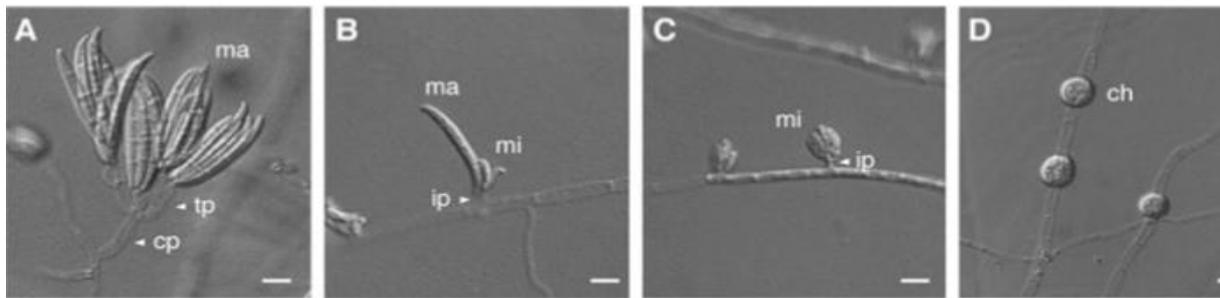


Figure 7: Conidiation de *F. oxysporum*. La souche Mel02010 a été cultivée sur du papier SNA à 25°C pendant 5 jours. (A) Les macroconidies (ma) sont généralement produites à partir de phialides terminaux (tp) sur des conidiophores (cp). (B) Les macroconidies sont également rarement produites à partir de phialides intercalaires (ip) sur des hyphes. mi, microconidies. (C) Les microconidies sont produites à partir de phialides intercalaires généralement dans de fausses têtes. (D) Les chlamydospores (ch) sont formées à partir des hyphes. Barres, 10 µm. (Ohara et Tsuge, 2004).

Ces spores asexuées jouent un rôle important dans le cycle de la maladie. Les microconidiales et les macroconidies de *F.oxysporum* sont importantes en tant qu'inoculum secondaire, et chlamydospores sont des organes d'endurance dans les sols et agissent comme inoculum primaire (Ohara et Tsuge, 2004).

Ce champignon survit dans le sol en forme de chlamydospores dormantes et immobiles jusqu'à la stimulation de la germination par des substrats organiques ou par des exsudats racinaires. Suite à la germination, il y a formation d'un mycélium et si les conditions sont favorables, le thalle produit des conidies.

I-3. Position systématique

Actuellement et grâce à l'utilisation des techniques de la biologie moléculaire, la systématique de *Fusarium oxysporum* a considérablement évoluée. Il est classé parmi les Ascomycète bien que le stade sexuel reste à trouver. *Gibberella* qui est le groupe téléomorphe le plus étroitement apparenté est classé dans la catégorie des pyrénomycètes (Di Pietro *et al.*, 2003).

- Règne *Fungi*
- Division *Ascomycota*
- Classe *Hymenoascomycètes*
- Sous-classe *Pyrenomycetideae*
- Ordre *Hypocreales*
- Famille *Nectriaceae*
- Genre *Fusarium*
- Espèce *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*
- Téléomorphe *Gibberella* (Sacco.)

II- *Fusarium oxysporum* phytopathogène

Le champignon asexué *Fusarium oxysporum* est largement répandu dans le monde entier dans tous les types de sols. Ce sont des champignons qui réussissent à vivre en tant que saprophytes et sont capables de se développer et survivent pendant de longues périodes grâce à la matière organique du sol.

II-1. La spécificité parasitaire

II-1.1. Formes spéciales

Les souches pathogènes individuelles au sein de l'espèce ont une gamme d'hôtes limitée, et les souches ayant des gammes d'hôtes similaires ou identiques sont affectées à des groupes intra-spécifiques, appelés forme spéciale (Ohara *et al.*, 2004).

Le concept de forme spéciale a été appliqué pour reconnaître les souches pathogènes qui étaient morphologiquement indiscernables des souches saprophytes de la même espèce, mais qui différaient dans leur capacité à parasiter des hôtes spécifiques.

Si ce concept est le plus fréquemment appliqué chez *F. oxysporum*, des formes spéciales ont également été proposées pour *F. solani* et *F. lateritium*. À l'origine, on croyait

que les formes spéciales étaient spécifiques à un hôte et étaient donc nommés d'après le nom latin de la culture hôte (Windels, 1991).

II-1.2. Races

La classification en formes spécialisées de *F. oxysporum* est basée sur l'espèce hôte chez laquelle une souche fongique est pathogène, tandis que la race est déterminée par la capacité d'une souche fongique à provoquer une maladie sur des cultivars particuliers de l'espèce hôte.

L'association de traits phénotypiques, telle que la morphologie des colonies, à des caractères physiologiques, telle que la pathogénicité, est courante. De cette manière, les caractéristiques morphologiques des colonies sont devenues des outils précieux qui offrent des informations taxonomiques importantes (Elias et Schneider, 1991). Cependant, les formes spécialisées et les races ne sont aucunement reconnaissables par l'observation morphologique ; seul l'inoculation et le comportement à l'égard de l'hôte peuvent déterminer leur identité (Abo, 2006).

III- *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*

L'existence de races physiologiques ou de spécialisation physiologique de *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*, capables d'infecter et de provoquer le flétrissement de variétés de tomates très résistantes à d'autres isolats du champignon connus pour leur pathogénie virulente aux variétés sensibles, a été mise en évidence (Alexander et Tucker, 1945).

Trois races ont été identifiées chez *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*. Ce sont des souches distinguées par leur virulence envers les cultivars de tomates qui contiennent des gènes de résistance. La race 1 a été initialement décrite en 1886, la race 2 a été signalée en 1945 dans l'Ohio et la race 3 a été observée en Australie en 1978 (Kistler *et al.*, 1998).

Chez *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*, la race I n'attaque pas les variétés de tomate pourvues du gène 1, alors que la race II peut les envahir (Abo, 2006).

III-1. Description morphologique

Au niveau macroscopique, l'aspect cultural de *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici* est celui des caractères culturels généraux caractérisant l'espèce *F. oxysporum*.

- **Caractères sur CLA.** (Carnation Leaf-piece Agar)

Les macroconidies sont abondantes ; elles sont de taille petite à moyenne, falciformes, de 3 à 5-septa, avec une cellule apicale effilée et une cellule basale. Les microconidies sont produites à partir de monophialides et de polyphialides et peuvent être piriformes et 0-septa

ou fusoides et 0 à 1-septa. Des conidies mésoides ou fusoides peuvent être formées et peuvent atteindre 5-septa. Les chlamydospores sont abondantes dans les cultures plus anciennes et assombrissent avec l'âge de la plante (Leslie et Summerell, 2006).

- **Caractères sur PDA (Potato Dextrose Agar)**

La colonie est caractérisée par un mycélium aérien très abondant et extrêmement dense, de couleur blanche immaculée, aussi bien en surface qu'au contact du milieu (Tivoli, 1988). Il se développe de manière dense et rapide. Au début, la culture est blanche ou rouge pâle, mais avec l'âge, le pigment s'assombrit et des sporodochies oranges peuvent apparaître. (Leslie et Summerell, 2006).

Le pourtour de la culture est souvent caractérisé par un mycélium ras en forme de mèches. La pigmentation du mycélium au contact du milieu de culture est, la plupart du temps, blanchâtre pendant les 15 premiers jours qui suivent l'isolement.

III-2. Exigences écologiques

Le développement de la maladie causée par *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* est caractérisée par une longue période d'incubation. Lorsque l'infection se produit immédiatement après la plantation, des symptômes externes apparaissent immédiatement avant la récolte. Si toutefois l'infection se produit pendant la production des plants, la maladie peut se manifester au moment de la floraison. Le champignon peut être isolé à proximité des lésions et ne se propage pas de manière systémique. L'infection se produit à travers les plaies et les trous naturels créés par la racine nouvellement formée (Szczechura *et al.*, 2013).

La croissance des isolats sur le milieu PDA est meilleure avec une pigmentation plus importante. La croissance mycélienne des différents isolats est plus rapide à l'obscurité et le pH optimum de croissance est de 6 avec un taux d'humidité de 80% et une température optimale de croissance de 28°C par Benaouali, (2015).

III-3. Exigences climatique pour le développement des *Fusaria*

Les facteurs climatiques, en particulier l'humidité et la température, jouent un rôle primordial dans le développement des *Fusaria* en conditionnant la germination et l'infection (Siou, 2013). Selon Bérubé *et al.* (2009), le climat est le facteur le plus déterminant dans le développement des *Fusaria*.

Les facteurs météorologiques tels que la pluie, la rosée, le brouillard, la vitesse du vent, l'ensoleillement, la température et l'humidité relative agissent sur les différentes phases de développement des *Fusaria*. En conditions de température, d'humidité relative et avec un

ensoleillement favorable, les spores des *Fusaria* peuvent survivre en absence d'hôte de l'hôte (Awad *et al.*, 2010 in Dossa *et al.*, 2019).

III-3.1. Température

La température est un des principaux facteurs climatiques pilotant le développement des champignons pathogènes pendant les différentes étapes de leur cycle parasitaire (Bernard, 2012).

La maladie se développe rapidement dans un sol frais (18°C), À des températures de substrat plus élevées, la maladie est asymptomatique. Les fluctuations saisonnières de température et d'humidité du sol, observées sur les populations de *F. culmorum* dans le sol, ont un effet sur la sévérité de la fusariose (Dossa *et al.*, 2019).

L'agent pathogène peut être introduit dans une nouvelle zone de culture de la tomate par des semences contaminées, de la terre ou du compost infestés. Les plantes infectées peuvent se flétrir et mourir ou rester dans un état de faiblesse. Une plante affaiblie produira des fruits de moindre qualité (Szczuchura *et al.*, 2013).

III-3.2. Effets de la composition du sol sur le développement des *Fusaria*

Les sols argileux à forte capacité d'échange cationique et riche en éléments nutritifs favorisent l'installation et le développement des *Fusaria* et les sols ayant un pourcentage élevé en sable et une sodicité supérieure à 30% présentent une faible charge fongique (Boudoudou *et al.*, 2009).

Les sols alcalins sont pauvres en fer libre, élément indispensable à la germination des conidies car il permet l'élongation du tube germinatif et dont l'insuffisance pourrait contribuer à la diminution de *Fusarium oxysporum*. Le pH alcalin de 7,95 à 8,15 des sols limite donc la pathogénicité de *Fusarium oxysporum* (Boudoudou *et al.*, 2009).

III-3.3. Effet du pH sur le développement des *Fusarium*

Le pH du sol affecte également le développement des *Fusaria*, car la croissance mycélienne et la germination des conidies sont restreintes à une certaine gamme pour chaque espèce. les sols ayant un pH compris entre 5 et 7 sont favorables à la survie et à la germination des chlamydo-spores (Dossa *et al.*, 2019).

III-4. Réceptivité des sols aux *Fusaria*

Les facteurs édaphiques et biotiques du sol ainsi que la disponibilité en éléments minéraux peuvent conditionner l'activité des *Fusarium* pathogènes. Toutefois, ces différents facteurs n'agissent pas indépendamment mais peuvent se moduler. Ces interactions entre

facteurs abiotiques et biotiques du sol en lien avec le développement des *Fusarium* pathogènes ont été conceptualisées par Louvet *et al.*, (1976) (*in* Dossa *et al.*, 2019).

III-5. Cycle de développement

Les champignons se reproduisent essentiellement par des spores uni- ou pluricellulaires. On distingue, selon leur origine, les spores sexuées et les asexuées. La forme sexuée, ou téléomorphe, a pour fonction de maintenir l'espèce et apparaît souvent en fin de saison alors que la forme asexuée, dite aussi forme imparfaite ou anamorphe, assure la propagation.

Tous les stades sont présents dans les tissus ou les sols infectés. Cependant, on sait peu de choses sur la germination des propagules de *F. oxysporum*, une étape clé dans les interactions plantes-pathogènes (Steinkellner *et al.*, 2005). Les chlamydo-spores de *Fusarium oxysporum*, se conservent très longtemps, et souvent très profondément dans le sol. Leur germination et leur pénétration dans les racines se produisent sans nécrose apparente. Suivant les cas, les blessures de racines favorisent et régularisent l'infection.

Dans le premier cas, les attaques de nématodes (endo ou ectoparasites) peuvent favoriser les infections. Un nombre faible de germes suffit à contaminer et faire périr une plante entière, contrairement à ce qui se passe pour les maladies de type "nécroses de racines"

En contact avec l'hôte et une fois les conditions favorables seraient réunies, le cycle se déroule comme suit (Figure 8):

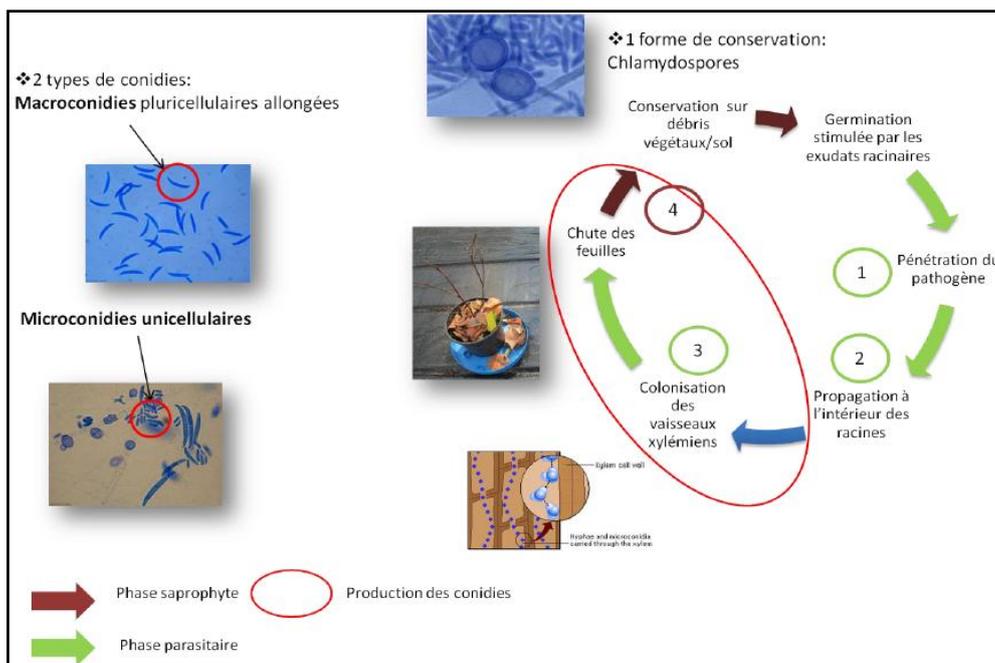


Figure 8 : Cycle de vie de l'agent pathogène de *Fusarium oxysporum* (Triolet, 2014).

III-6. Pathogénèse et relation hôte-pathogène

L' α -tomatine est un glycoalcaloïde stéroïdal toxique produit par tous les organes de la tomate. La tomatine a des propriétés antibiotiques et antifongiques. Le pathogène *F. oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* (Forl) a la capacité de produire une enzyme spécifique, la tomatinase, qui décompose l' α -tomatine et protège le pathogène. L' α -tomatine est combinée avec des groupes 3β -hydroxyle libres des stérols membranaires des champignons. Les complexes entraînent une perte de l'intégrité de la membrane des champignons (Roddick, 1974; Roddick et Drysdale 1984; Lairini *et al.* 1996; Ito *et al.* 2005).

Les enzymes telles que la β -1, 3-glucanase et la chitinase ont été induites dans des plants de tomates infectés. Les chercheurs ont rapporté que la chitinase s'accumule autour des hyphes endommagés dans les tissus de racine de tomate infectés par le FORL. Son accumulation est médiée par des éliciteurs fongiques. En revanche, la β -1, 3-glucanase se localise dans les tissus non colonisés de plantes résistantes, ce qui peut indiquer une fonction différente de cette enzyme dans les réponses des plantes au pathogène (Benhamou *et al.* 1990). Mauch *et al.* (1988) ont suggéré que les enzymes végétales β -1, 3-glucanase et chitinase jouent un rôle significatif dans l'inhibition de la croissance fongique *in vitro* et agissent en synergie. *F. oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* a la capacité de produire des polygalacturonases (PG), d'induire la dépolymérisation de la pectine et de faciliter la colonisation du tissu hôte. Les polygalacturonases ont un mode d'action endo ou exo.

Le pathogène produit des isoformes de PG dont l'expression dépend des isolats (Las Heras-Vazquez *et al.*, 2003). Lagopodi *et al.* (2002) ont utilisé *F. oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* a transformé la GFP (Green Fluorescence Protein = Protéine de fluorescence verte) et a démontré que le contact entre l'agent pathogène et la racine est initié au niveau des poils de la racine. L'observation suivante a montré que les sites de colonisation à la surface des racines sont les jonctions le long des cellules épidermiques. Le champignon forme des hyphes qui se développent et remplissent toutes les jonctions de l'épiderme. Dans la région de la couronne, le développement des hyphes est plus rapide (Lagopodi *et al.* 2002).

Chapitre 3

Biocontrôle & Sols Suppressifs

IV - Diversité des relations interspécifiques

Les plantes partagent le même environnement que les microorganismes depuis l'origine de leur existence ; leur évolution est liée. La symbiose plante-champignon est une première preuve d'interaction. On trouve une grande diversité des types d'interactions et des mécanismes impliqués existent.

IV-1. Différents types d'interactions

Les micro-organismes établissent des relations étroites avec les êtres vivants. Classiquement, les écologistes reconnaissent les interactions entre espèces suivantes (tableau 1). Seule une très faible proportion de ces micro-organismes associés aux êtres vivants est capable de produire chez eux des effets pathologiques.

- **Le mutualisme** : interactions réciproquement profitables entre organismes vivants.
- **La symbiose** : installation de modalités des échanges à bénéfices réciproques. Pour les auteurs francophones, la symbiose désigne un mutualisme durable entre deux espèces qui généralement associent et/ou modifient une partie de leur anatomie dans le cadre de l'interaction. Il y a donc exclusion ici des mutualismes transitoires (ex. pollinisation des Angiospermes par les Insectes).

Pour les auteurs anglo-saxons, le sens est très différent : il s'agit plutôt de toute interaction durable entre deux organismes, quelle que soit son influence sur les partenaires (positive, neutre ou négative).

- **Le commensalisme** (étym. « à la même table ») : interaction entre deux organismes où l'un des partenaires (« hôte ») fournit involontairement de la nourriture à l'autre (commensal), sans que l'hôte n'en subisse de désagréments notables. Ex. certains microorganismes du tube digestif des Mammifères.
- **L'amensalisme** : une espèce inhibe le développement d'une autre sans que la première n'en tire de bénéfices.
- **Le neutralisme** : interaction entre organismes où les partenaires exercent une influence neutre l'un sur l'autre.
- **La compétition** : lutte entre deux organismes dans l'obtention ou l'exploitation d'une même ressource.

- **La relation mangeur-mangé** («prédation » au sens large) : interaction où un organisme en consomme un autre. On peut distinguer : °
 - **La prédation au sens strict** : le mangeur (prédateur) tue l'organisme mangé (proie).
 - **L'herbivorie ou phytophagie** : le mangeur consomme des organismes végétaux qui, le plus souvent, survivent à l'interaction.

- **Le parasitisme** : peut être compris comme une interaction durable entre un organisme nommé parasite exploitant et se nourrissant d'un autre nommé hôte sans que la mort du second ne soit entraînée, du moins, pas à court terme (à plus ou moins long terme, la mort peut tout de même intervenir). La plupart du temps, la relation est obligatoire pour le parasite.

Le plus souvent, le parasite vit à l'intérieur de l'hôte (on parlera d'endoparasitisme) mais il peut arriver que le parasite reste à la surface extérieure de l'hôte (ectoparasitisme).

Le terme est toutefois souvent utilisé dans d'autres sens ne correspondant pas exactement à cette définition.

Exemple 1 : les Moustiques sont considérés comme « parasites » des Mammifères alors que l'interaction est transitoire, il s'agirait en réalité plutôt de « microprédation ».

Exemple 2 : les Hyménoptères « parasitoïdes » (parfois appelés « hyperparasites ») pondent leurs œufs dans les larves d'autres Insectes qui meurent rapidement. Certains auteurs ont alors proposé de distinguer les parasites « biotrophes » (qui ne tuent pas l'hôte) et les parasites « nécrotrophes » (qui tuent l'hôte).

- **L'antagonisme** : L'antagonisme microbien est un phénomène entre deux organismes (l'antagoniste et le pathogène) (Pal et McSpadden Gardener, 2006). Cette alternative consiste à utiliser des microorganismes pouvant être antagonistes des agents pathogènes et /ou éliciteurs des plantes, et aussi ces microorganismes ont la capacité de stimuler directement la croissance des plantes (Hinsinger et Marschner, 2006).

Tableau 1. Principales relations interspécifiques (Selosse, 2000).

Espèce A	Espèce B	Type d'Interaction
+	+	Mutualisme
+	-	Parasitisme (ou Prédation si mort s'ensuit)
+	0	Commensalisme
0	-	Amensalisme
0	0	Neutralisme
-	-	Antagonisme (dont Compétition)

+ : gain
- : perte
0 : neutre

IV-2. Interactions non-hôte

Certaines interactions hôte-pathogènes sont qualifiées d'être des interactions non-hôte. Dans ce genre d'interaction, le microorganisme potentiellement pathogène est incapable de pénétrer et de se reproduire à l'intérieure de la plante. Une des raisons de cette résistance peut être due à l'absence des éléments nécessaires à la colonisation efficace par l'agent pathogène. La plupart des interactions entre les plantes et les agents pathogènes sont des interactions non-hôte. Par ailleurs, la résistance non hôte est définie comme l'immunité d'une espèce présentée par la plante entière contre toutes les variantes génétiques de l'agent pathogène, ce type d'immunité, parfois limitée dans le temps, est très fréquent dans la nature mais n'est pas encore très bien connue en comparaison avec la résistance spécifique à la maladie chez certains génotypes de plantes hôtes qui sont habituellement sensibles (Laradjazou, 2017)

V - Biocontrôle

Les termes «lutte biologique» et son synonyme abrégé «biocontrôle» ont été utilisés dans différents domaines de la biologie, notamment l'entomologie et la phytopathologie. En entomologie, il a été utilisé pour décrire l'utilisation d'insectes prédateurs vivants, de nématodes entomopathogènes ou agents pathogènes microbiens pour supprimer les populations de différents insectes ravageurs. En phytopathologie, le terme s'applique à l'utilisation d'antagonistes microbiens pour supprimer les maladies ainsi qu'à l'utilisation d'agents pathogènes spécifiques à l'hôte pour contrôler les populations de mauvaises herbes. Dans les deux domaines, l'organisme

qui supprime le ravageur ou l'agent pathogène est appelé agent de lutte biologique (BCA "Biological Control Agent") (Pal et McSpadden Gardener, 2006).

V-1. Microorganismes phytoprotecteurs

En réponse au contexte actuel de réduction des intrants chimiques et de respect de l'environnement, les micro-organismes phytoprotecteurs attirent une large attention pour leur sécurité et leur compatibilité environnementale dans la prévention et le contrôle des agents pathogènes des plantes. En effet, il a été révélé que de plus en plus des souches jouent un rôle important dans la prévention et le contrôle du *Fusarium*, comme *Bacillus* spp., *Pseudomonas* spp., *Trichoderma* spp. et *Chaetomium* spp. (Wang et Yang 2009), et plus de 200 types de composés en ont été isolés (Zhang *et al.*, 2012). Certains de ces composés auraient un potentiel de lutte biologique, comme la cytochalasine, les antibiotiques et la cellulase (Jiang *et al.*, 2016 ; Jiang *et al.*, 2017).

V-1.1. Les champignons

Plusieurs genres de champignons appartenant à différents groupes sont hyperparasites ou antagonistes de champignons phytopathogènes, colonisent les insectes ravageurs des cultures, ou les nématodes. Parmi ceux-ci, on peut citer :

- les Entomophthorales, qui sont essentiellement des champignons parasites d'insectes ;
- les ascomycètes, parmi lesquels on compte de nombreux genres répartis dans différentes classes :

Orbiliomycetes

- *Arthrobotrys* sp. : utilisé contre les nématodes. Le champignon attrape l'animal avec un anneau constricteur composé de trois cellules qui se gonflent très rapidement et étranglent le nématode.

Sordariomycetes

- *Metarhizium anisopliae* (anc. *Entomophthora anisopliae*) : provoque la muscadine verte chez les insectes contaminés (thrips, charançons, termites, etc.). La souche F52 est homologuée pour lutter contre les otiorhynques ravageurs des cultures ornementales et des petits fruits.

- *Beauveria bassiana* : bien que cette espèce est réputée d'être un ennemi naturel de plusieurs insectes, son action, comme agent de phytoprotecteur a été testé par Culebro-Ricald *et al.*, (2017) pour contrôler *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* sur des plantes de tomate. Quelques souches prometteuses ont été sélectionnées.

- *Trichoderma harzianum* : antagoniste de champignons phytopathogènes et utilisé en protection des cultures surtout en préventif

- *Microdochium dimerum* (anc. *Fusarium dimerum*) : La souche L13 est un agent potentiel de lutte contre *Botrytis cinerea*

Dothideomycetes

- *Ampelomyces quisqualis* : hyperparasite naturel des oïdiums ; son efficacité en champ ou en serre est très variable.

- *Paraconiothyrium minitans* : (anc. *Coniothyrium minitans*), parasite obligatoire de *Sclerotinia sclerotiorum* (agent de pourritures racinaires sur de nombreuses cultures légumières) et qui se développe, au détriment de son hôte dont il empêche la prolifération

- *Microsphaeropsis arundinis* : est un agent de contrôle potentiel contre *Venturia inaequalis*, responsable de la tavelure sur pommier

Toujours parmi les Ascomycota, chez les Saccharomycotina, on utilise *Candida oleophila* strain O Montrocher 1967 en traitement post-récolte sur pommes et poires comme agent antagoniste de *Botrytis cinerea* et *Penicillium expansum*, champignons responsables de pourritures des fruits en conservation. De même la souche *Candida sake* CPA-1 est une levure antagoniste qui pourrait-être utilisée au vignoble contre la pourriture de la grappe due à *Botrytis cinerea* ou contre la pourriture acide.

Glomeromycota

Cette division comprend surtout des champignons symbiotiques endomycorhiziens appelés AMF (arbuscular mycorrhizal fungi). Ces champignons forment une association avec de nombreuses plantes terrestres. Ce sont des biotrophes obligatoires qui nécessitent une plante-hôte pour compléter leur cycle de vie. La plupart des plantes cultivées sont des hôtes de mycorhyze à arbuscule et bénéficient de l'association. En améliorant l'exploration du sol par leur réseau mycélien, ces champignons augmentent l'absorption des éléments minéraux peu mobiles du sol, et agissent ainsi comme biofertilisants. Leur rôle est particulièrement important pour l'absorption du phosphore (La Guerche *et al.*, 2005).

Les champignons favorisant la croissance des plantes appelés PGPF (Plant Growth Promoting Fungi) sont également utilisés pour le biocontrôle des maladies des plantes grâce à leur capacité de stimuler les défenses des plantes et présenter une activité antagoniste vis-à-vis des agents phytopathogènes. En effet, Bent (2006) rapporte que la plupart des recherches sur les

micro-organismes favorisant la croissance des plantes ont été consacrées, pour une grande part, à déterminer comment ils peuvent être utilisés pour protéger les plantes contre les maladies.

V-1.2. Les bactéries

Les bactéries principalement, comme d'autres micro-organismes, sont capables de coloniser efficacement les systèmes racinaires et influencent de manière bénéfique la plante en la protégeant contre des infections par des agents phytopathogènes. La plupart des souches bactériennes exploitées comme biopesticides appartiennent aux genres *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Agrobacterium*.

De nombreuses recherches ont concerné *Bacillus* et *Pseudomonas* qui sont des habitants communs de la rhizosphère et possèdent une grande activité dans le contrôle biologique des maladies liées au sol. Ces rhizobactéries ont la capacité de produire de nombreux antibiotiques (Raaijmakers *et al.*, 2009).

Un exemple bien connu est la bactérie *Bacillus thuringiensis*. Elle est également utilisée comme bioinsecticide. La toxine Bt, produite par *B.thuringiensis* a été intégrée directement dans des plantes grâce au génie génétique. L'utilisation de la toxine Bt est particulièrement controversée. Ses fabricants prétendent qu'elle est inoffensive pour les autres organismes, et est plus respectueuse de l'environnement que les pesticides de synthèse. Cependant, une étude scientifique au moins a suggéré qu'elle peut provoquer de légères modifications histopathologiques sur le foie et les reins des mammifères dont le régime alimentaire contient cette toxine (Kılıç et Akay, 2008).

- **Cas des bactéries rhizosphériques et des PGPR**

Parmi les microorganismes du sol, les bactéries rhizosphériques ou rhizobactéries, sont à considérer. En effet, ce sont des bactéries qui présentent l'aptitude à coloniser les racines de façon intense. Grâce à leur position stratégique à l'interface sol-racine, certaines de ces bactéries peuvent présenter des effets bénéfiques pour les plantes. Elles sont connues sous le nom de rhizobactéries stimulant la croissance des plantes ou PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria). (Lemanceau, 1992).

Les PGPR offrent des applications agricoles et environnementales intéressantes, telle que la biofertilisation, la lutte biologique comme biopesticides, l'amélioration du reboisement des sols stériles et la stimulation de la nutrition des végétaux colonisés de par l'absorption de l'ion nitrate par la plante (Tableau 2) (Adjanooun *et al.*, 2016 ; Bersali et Boufflah, 2018).

Tableau 2 : Actions et applications des PGPR (Martinez-Viveros *et al.*, 2010)

Terme	Définition	Actions
Biopesticide ou agent de biocontrôle	Microorganismes favorisant la croissance des plantes par le contrôle des agents phytopathogènes principalement par la production d'antibiotiques et de métabolites antifongiques.	<ul style="list-style-type: none"> • Production d'antibiotiques (sidérophores, HCN, métabolites antifongiques) ; • Production d'enzymes qui dégradent les parois cellulaires des champignons ; • Exclusion compétitive ; • Résistance systémique acquise et induite.

Les rhizobactéries du groupe *Pseudomonas fluorescens* sont considérées parmi les microorganismes à effets bénéfiques aux niveaux de biocontrôle et de biostimulation de la croissance des plantes cultivées. La caractérisation de quelques souches, isolées en Algérie, a révélé des potentialités d'antagonisme appréciables *in vitro* vis-à-vis de *F.o. f. sp. lycopersici*. La bactérisation des semences et des plantules de tomate a induit l'inhibition, voire même l'annulation de l'expression des symptômes de la fusariose (Benchabane *et al.*, 2000).

V-1.3. Les actinomycètes

Les actinomycètes peuvent être présents dans le sol de la rhizosphère et exercer un effet antagoniste et compétitif sur les communautés microbiennes. Ils ont la capacité de produire des composés actifs, tels que des antibiotiques et des antifongiques. Ils ont également été utilisés comme agents de biocontrôle commercial des maladies des plantes, comme les cellules de *Streptomyces griseoviridis* utilisées pour protéger les cultures contre les infections par *Fusarium* spp. et *Alternaria* spp.

Outre leur capacité à inhiber les agents pathogènes des plantes, les actinomycètes sont également connus pour former des associations étroites avec les plantes, en colonisant leurs tissus internes sans provoquer de symptômes de maladie, et favoriser leur croissance (Goudjal *et al.*, 2014)

V-2. Mécanismes d'action des microorganismes phytoprotecteurs

Une compréhension approfondie des mécanismes d'action est nécessaires pour maximiser la cohérence et l'efficacité de la lutte biologique. Les mécanismes d'action peuvent être divisés en deux grandes catégories :

l'antagonisme direct des souches non pathogènes à un pathogène ;
l'antagonisme indirect qui se manifeste par la plante hôte (Fravel *et al.*, 2003).

V-2.1. Antagonisme direct

D'une manière générale, les mécanismes d'antagonisme microbien direct comprennent le parasitisme, l'antibiose et la concurrence. La concurrence peut être divisée en la compétition pour les nutriments dans le sol et la rhizosphère, et la concurrence pour les sites d'infection sur et dans la racine (Fravel *et al.*, 2003).

a. Antibiose

L'antibiose est définie comme un antagonisme provoqué par les métabolites sécrétés par un second microorganisme. Plusieurs agents de biocontrôle ont montré qu'ils étaient capables de produire des métabolites secondaires sous forme d'antibiotiques ou composés analogues aux antibiotiques, enzymes lytiques, composés volatils, sidérophores ou autres substances. Il est relativement facile de démontrer l'inhibition d'un microorganisme par un autre sur gélose, et obtenir des preuves de la dépendance de la souche dans l'effet (Bardin, 2015).

b. Enzymes hydrolytiques

Les enzymes hydrolytiques, ou hydrolases, sont des enzymes qui fonctionnent généralement comme des catalyseurs biochimiques qui utilisent l'eau pour rompre une liaison chimique, ce qui entraîne généralement la division d'une molécule plus grande en molécules plus petites. Certains exemples courants d'enzymes hydrolases sont les estérases comprenant les lipases, les phosphatases, les glycosidases, les peptidases et les nucléosidases.

Dans le domaine de la protection biologique, il s'agit d'enzymes qui peuvent dégrader ou lyser la paroi cellulaire des phytopathogènes. Ce phénomène est répandu dans la région de la rhizosphère où les microbes détruisent les phytopathogènes par sécrétion d'enzymes lytiques et contribuent indirectement à la croissance et au développement des plantes. Plusieurs études sur les hydrolases microbiennes et autres enzymes lytiques ont confirmé leur activité de biocontrôle contre plusieurs phytopathogènes. L'étude de certaines enzymes fongiques et bactériennes a révélé qu'elles peuvent inhiber ou modifier la synthèse de la paroi cellulaire, perforer la membrane cellulaire ou dégrader la paroi cellulaire de l'hôte ou des pathogènes végétaux (Roberti *et al.*, 2002; Mota *et al.*, 2017) et sont collectivement connues sous le nom de enzymes de lutte biologique. Les plus courantes sont les chitinases, les cellulases, les protéases et les β -1,3-glucanases. D'autre part, ces enzymes peuvent aussi présenter des activités antifongiques par elle-même. L'un des principaux mécanismes de ces enzymes est l'antibiose ; elle repose sur la

reconnaissance de la liaison et la perturbation enzymatique de la paroi cellulaire du pathogène et la production éventuelle de métabolites toxiques inhibant le développement des agents pathogènes (Bardin, 2015).

c. Antibiotiques

Les antibiotiques sont généralement définis comme des composés organiques de faible poids moléculaire ; ils sont considérés comme des métabolites secondaires produits par certains groupes de microorganismes, principalement des colonisateurs du sol qui inhibent la croissance ou d'autres activités métaboliques d'autres microorganismes à de faibles concentrations. Les antibiotiques peuvent avoir un effet cidal (tueur) ou un effet statique (inhibiteur) sur une série de microbes. Les antibiotiques ont des modes d'action différents sur les bactéries. Parmi ceux-ci, on peut citer la prévention de la formation de la paroi cellulaire ; l'inhibition ou l'interférence avec la synthèse de protéines et l'intégrité de la membrane ; la perturbation de la fonction du plasma et/ou de la membrane externe ; l'inhibition ou l'interférence avec la synthèse de l'ADN et l'inhibition de la synthèse de petites molécules essentielles aux effets divers (Haggag et Mohamed, 2007).

d. Compétition spatiale et nutritionnelle

Les sols et les surfaces des plantes vivantes sont souvent des environnements limités en éléments nutritifs. Pour réussir à coloniser la phytosphère, un microbe doit effectivement rivaliser pour les nutriments disponibles. À la surface des plantes, les nutriments fournis par l'hôte comprennent les exsudats, les lixiviats, ou tissus sénescents. En outre, des nutriments peuvent être obtenus à partir des déchets d'autres organismes tels que les insectes, le miellat de pucerons à la surface des feuilles. Bien qu'il soit difficile à le prouver directement, de nombreuses preuves indirectes suggèrent que la concurrence entre les agents pathogènes et non pathogènes pour les ressources nutritives est importante pour limiter l'incidence et la gravité des maladies. En général, les agents pathogènes transmis par le sol, tels que les espèces de *Fusarium* et de *Pythium*, qui infectent par un contact mycélien sont plus sensibles à la concurrence d'autres microbes associés au sol et aux plantes que les agents pathogènes qui germent directement sur les surfaces des plantes et qui infectent par des appressoria et des piquets d'infection (Pal et Gardener, 2006).

Les microbes phytoprotecteurs produisent des métabolites qui suppriment les agents pathogènes. Ces microbes colonisent les sites où l'eau et les nutriments contenant du carbone sont les plus facilement disponibles, comme les points de sortie des racines secondaires, les cellules épidermiques endommagées et les nectars, et utilisent le mucilage des racines.

La lutte biologique fondée sur la compétition pour des micronutriments rares mais essentiels, comme le fer, a fait également l'objet de plusieurs travaux. Le fer est extrêmement limité dans la rhizosphère, sa disponibilité est fonction du pH du sol. Dans les sols oxydés et aérés, le fer est présent sous forme ferrique, qui est insoluble dans l'eau (pH 7,4) et la concentration peut être aussi faible que 10^{-18} M. Cette concentration est trop faible pour favoriser la croissance des microorganismes, qui ont généralement besoin de concentrations qui s'approchent de 10^{-6} M. Pour survivre dans un tel environnement, les organismes sécrétaient des ligands de liaison au fer appelés les sidérophores ayant une grande affinité pour séquestrer le fer du micro-environnement.

Une corrélation directe a été établie *in vitro* entre la synthèse des sidérophores chez les pseudomonades fluorescentes et leur capacité à inhiber la germination des chlamydospores de *F. oxysporum* (Sneh *et al.* 1984). Comme pour les antibiotiques, les mutants incapables de produire certains sidérophores, tels que la pyoverdine, ont été réduits dans leur capacité à supprimer différents pathogènes de plantes. Certains chercheurs pensent que l'efficacité accrue de l'absorption du fer par les microorganismes commensaux est considérés comme un facteur contribuant à leur capacité à coloniser agressivement les racines des plantes et aider au déplacement des organismes nuisibles des sites potentiels d'infection (Pal et Gardener, 2006).

V-2.2. Antagonisme indirect : induction d'une résistance systémique

La résistance systémique induite (ISR) est l'état de la capacité de défense développée par la plante lorsqu'elle est stimulée par divers agents, dont les rhizobactéries. Une fois que la résistance est induite dans les plantes, il en résultera une protection non spécifique contre les champignons pathogènes, les bactéries et les virus. Le mode d'action de suppression des maladies par les bactéries de la rhizosphère non pathogènes devrait être distingué de la résistance systémique acquise (RSA) induite par un agent pathogène. La colonisation du système racinaire des plantes par les rhizobactéries peut indirectement conduire à l'induction d'une résistance systémique. Les PGPR provoquent une ISR dans les plantes en augmentant la résistance mécanique de la paroi cellulaire ainsi que la modification des propriétés physiologiques et les réactions biochimiques de l'hôte. Il en résulte la synthèse de produits chimiques de défense telles que la chitinase, la peroxydase et les protéines liées à la pathogénèse (Labuschagne *et al.*, 2010).

Dans le riz, les souches de *P. fluorescens* ont montré un effet inhibiteur sur la croissance mycélienne des *R. solani* en induisant une résistance dans la plante. Les bactéries ont induit une résistance contre le champignon de la brûlure de la gaine en activant la chitinase dans le riz. Un autre PGPR de biocontrôle, *S. marcescens*, qui inhibe plusieurs pathogènes du sol, dont *F.*

oxysporum dans des conditions de serre, ne pourrait pas inhiber les mêmes agents pathogènes dans une double culture indiquant que cela est dû à l'induction d'une résistance systémique (Labuschagne *et al.*, 2010).

Comme d'autres modes de protection, l'ISR à médiation rhizobactérienne peut être un important moyen supplémentaire de lutte contre les maladies des plantes respectueux de l'environnement (Labuschagne *et al.*, 2010).

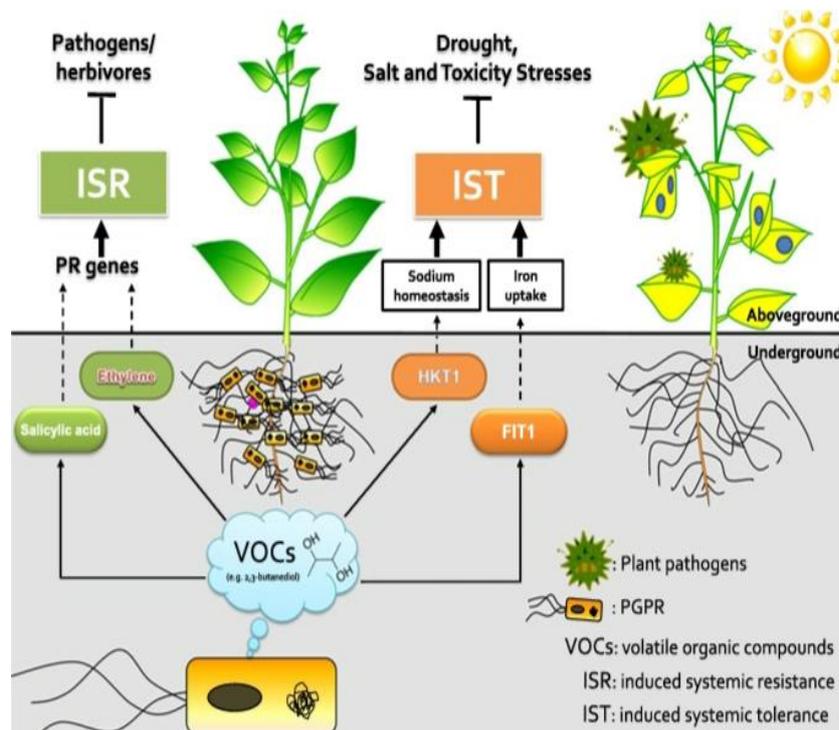


Figure 9 : Modèle de mécanismes de résistance systémique induite (ISR) et de tolérance systémique induite (IST) provoquées par les composés organiques volatils (COV) émis par les PGPR.

L'ISR et l'IST suscités par les (PGPR) contre les stress biotiques et abiotiques, respectivement souterrains (racines) et aériens (pousses). Les flèches brisées indiquent les réponses des plantes par le biais de composants régulateurs individuels dans les plantes; les flèches pleines indiquent les composés végétaux affectés par les COV bactériens.

Certaines souches de PGPR, indiquées par des bâtonnets jaunâtres sur les racines des plantes, produisent des COV tels que le 2,3-butanediol, ce qui entraîne une régulation positive des gènes liés à la pathogenèse (PR) via les voies de signalisation de l'acide salicylique et de l'éthylène conférant des ISR contre les phytopathogènes et les herbivores. Les COV bactériens régulent à la baisse l'expression de HKT1 dans les racines mais la régulent à la hausse dans les tissus des pousses, orchestrant des niveaux plus faibles de Na^+ et une recirculation de Na^+ et régulent à la hausse la FIT1 dans toute la plante dans des conditions de sel élevé, de toxicité des métaux et de sécheresse.

Abréviations: FIT1= Facteur de transcription 1 induit par une carence en Fe; HKT1= transporteur 1 K^+ à haute affinité; ISR = résistance systémique induite; IST = tolérance systémique induite; PGPR, rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (Farang *et al.*, 2013).

V-3. Mécanismes d'action par catégories d'agents phytoprotecteurs

V-3.1. Mécanismes d'action des champignons

La production d'enzymes dégradant la paroi cellulaire est l'une des plus importants aspects du contrôle des substances des champignons phytopathogènes. La plupart de ces microorganismes possèdent des parois cellulaires qui comprennent de la chitinase et la β -1, 3-glucanase comme matériau de remplissage disposés de manière amorphe.

Culebro-Ricald *et al.*, (2017) rapportent que le mécanisme d'antagonisme de *Beauveria bassiana* comprend l'antibiose, la compétition et la résistance systémique induite.

L'étude de Culebro-Ricald *et al.*, (2017) a montré que toutes les souches de *B. bassiana* pouvaient produire la β -1, 3- glucanase et la chitinase de manière variable. Compte tenu de ces résultats, les auteurs préconisent l'utilisation de quelques souches sélectionnées de *B. bassiana*, comme agents de lutte biologique contre *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* race 3.

Le contrôle des agents pathogènes par les PGPF peut également introduire l'antibiose, la prédation, le mycoparasitisme et l'induction d'ISR (Shivanna *et al.*, 1996; Mauchline *et al.*, 2002). Les isolats de pathogènes hypovirulents contenant de l'ARN double brin (ARNdb) peuvent également contrôler des isolats plus virulents par anastomose, dans laquelle l'ARNdb conférant une hypovirulence est transféré à l'isolat virulent (par exemple, Batten *et al.*, 2000).

Les champignons peuvent utiliser plus d'un mécanisme de contrôle simultanément. Par exemple, une souche non pathogène de *F. oxysporum* s'est avérée contrôler *Pythium ultimum* via une combinaison d'ISR, d'antibiose et de mycoparasitisme (Benhamou *et al.*, 2002), et des isolats de *Trichoderma*, connus pour agir directement sur les pathogènes en tant qu'agents de lutte biologique, ont été également trouvés capables d'induire une résistance systémique (de Meyer *et al.*, 1998).

V-3.2. Mécanismes d'action des bactéries

Dans le cas des souches bactériennes de biocontrôle, une interaction directe avec l'agent pathogène est souvent nécessaire pour supprimer la maladie. (Bloemberg, 2007).

Le groupe des *Pseudomonas* présentent quelques bonnes caractéristiques comme antagonistes en raison de la production de plusieurs métabolites comme les sidérophores, les antibiotiques, les substances volatiles, des enzymes hydrolytiques et des composés favorisant la croissance.

Les sidérophores chélatent le fer et d'autres métaux ce qui favorise la suppression des maladies en conférant un avantage aux agents antagonistes. Les oligo-éléments essentiels dans les habitats naturels ont une offre limitée. Les sidérophores peuvent stimuler indirectement la biosynthèse d'autres composés antimicrobiens (Al-Karablieh *et al.*, 2017).

Les interactions entre les plantes et leur rhizomicrobiens associés, basées sur des pressions coévolutives, sont de nature très dynamique. Dans la rhizosphère, les racines des plantes exsudent des produits chimiques ou des signaux pour communiquer efficacement avec les micro-organismes des sols voisins (ce qui entraîne une chimiotaxie microbienne, la métabolisation des produits chimiques exsudés par les plantes et la colonisation des microbes), en retour, leur rhizomicrobiens associés peuvent déclencher des signaux fonctionnels pour les plantes hôtes, et donc établir une symbiose associative efficace (Ma, 2016).

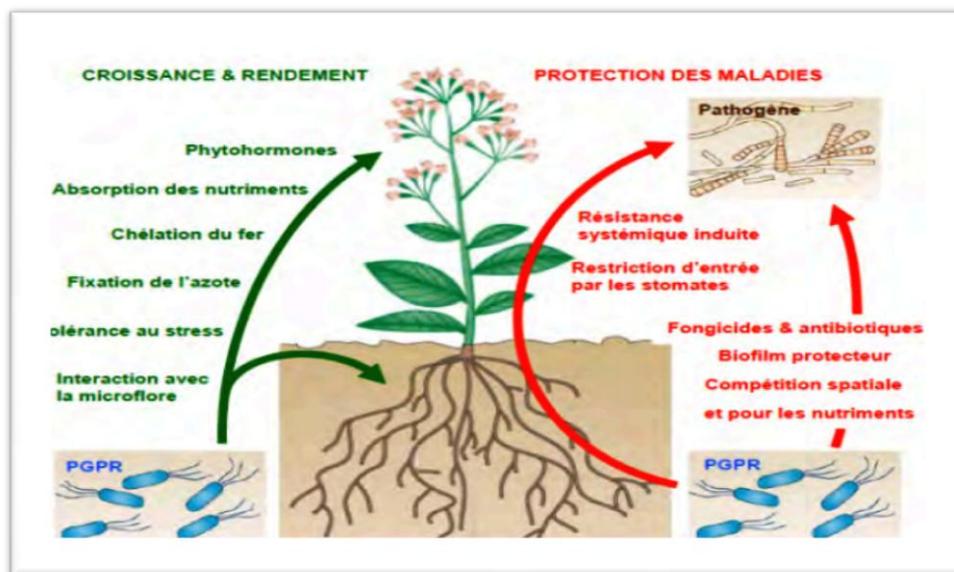


Figure 10 : Les mécanismes d'action des rizobactéries (*in* Benmati, 2014).

Certaines rhizobactéries peuvent déclencher la résistance systémique induite. On trouve parmi celles-ci le *Paenibacillus alvei*, *Acinetobacter lwoffii*, *Chryseobacterium balustinum*, *Azospirillum brasilense*, *Curtobacterium sp. oxidans*, *Arthrobacter*, *Stenotrophomonas N6.8* et des *Actinobacteria* endophytiques. Toutes ces bactéries se sont montrées capables de déclencher la résistance systémique induite lors des essais dans les serres ou dans les champs sur une grande variété d'espèces végétales, y compris le riz, la luzerne, la tomate, et même des arbres (Benmati, 2014)

Le contrôle des agents pathogènes par PGPR peut impliquer la production d'enzymes antimicrobiennes, d'antibiotiques, de prédation, ou il peut se produire via l'induction des réponses de défense systémique chez les plantes (Buchenauer, 1998).

Certaines souches de PGPR ont la capacité d'excréter des métabolites actifs contre différentes bactéries et champignons. Certaines de ces molécules sont de véritables antibiotiques, qui jouent un rôle important dans l'inactivation des facteurs de germination du pathogène ou la dégradation de leurs facteurs de pathogénicité comme les toxines (Benmati., 2014)

D'autre part, les rhizobactéries produisent des phytohormones (par exemple, *Azospirillum*) et assurent une protection contre les pathogènes fongiques et/ou bactériens (par exemple, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Streptomyces*). Les interactions entre les PGPR et les plantes peuvent être divisées en différentes étapes qui comprennent l'attraction initiale, la fixation, la prolifération et la colonisation, des racines, de la tige, des feuilles et des fleurs. Au niveau génétique, l'expression de nombreux gènes bactériens est modifiée au cours de ces processus. En plus de l'interaction avec la plante, les PGPR interagissent et entrent en compétition avec la microflore endogène, composée d'autres bactéries et champignons.

Comme pour les champignons, les bactéries peuvent utiliser simultanément plus d'un mécanisme pour contrôler les agents pathogènes.

V-3.3. Mécanismes d'action des actinomycètes

Des travaux ont mis en évidence que la cohabitation des *Fusaria* phytopathogènes avec certains actinomycètes est impossible sur des milieux stérilisés. Certains auteurs ont illustré pourtant que l'inhibition de l'action des pathogènes ait due à la production d'antibiotiques par les actinomycètes antagonistes ou à la compétition vis-à-vis des éléments nutritifs, et que le développement en masse de ces antagonistes autour des graines constitue un barrage mécanique contre la progression *Fusarium*. En effet, des actinomycètes, provenant de la rhizosphère, peuvent inhiber efficacement le processus de contamination par des *Fusaria* phytopathogènes responsables de la pourriture des fruits de tomate, ainsi que la prolifération de ces champignons en envahissant préalablement les graines à germer. C'est dernières étant enrobées auparavant par une solution d'actinomycètes antagonistes (Rakotoarimanga *et al.*, 2014).

Il faut conclure que les modes d'action des agents microbiens impliqués dans le biocontrôle ne sont pas toujours bien connus et peuvent varier pour un micro-organisme donné en fonction du pathosystème sur lequel ils sont appliqués. Mais de nombreux exemples décrivant un ou plusieurs mécanismes responsables de la réduction de la maladie sont disponibles (Cherif, 2014).

Plusieurs chercheurs ont tenté de contrôler les maladies dues aux *Fusaria* avec une combinaison de *Fusarium oxysporum* non pathogène et une *Pseudomonas* spp. fluorescent isolée des sols suppressifs. En effet, la lutte biologique avec cette combinaison paraît être plus efficace et plus cohérente (Lemanceau *et al.*, 1992).

Toutefois, le contrôle des agents pathogènes par cette technique ne dépend pas seulement des caractéristiques des souches de contrôle, mais dépend aussi des facteurs abiotiques qui doivent être prises en compte (Culebro-Ricald *et al.*, 2017).

VI - Suppression spécifique des sols

Les flétrissures causées par *F. oxysporum* pathogène, provoquent d'importantes pertes de rendement dans de nombreuses cultures ; les fongicides et la résistance de l'hôte ne permettent souvent pas un contrôle adéquat et durable. De ces faits, les sols suppressifs, qui limitent l'incidence ou la gravité des flétrissures de nombreuses espèces végétales, pourraient être une solution substituante très prometteuse. Le caractère suppressif est spécifique ; la suppression de longue date fonctionne dans la plupart des sols supprimant le *Fusarium* (Weller *et al.*, 2002)

Le concept des sols suppressifs se base sur la capacité de certains sols à limiter l'apparition de maladies du sol (causées par des bactéries, des champignons, ou encore des nématodes) en limitant leur développement.

Divers micro-organismes antagonistes, tels que les *Pseudomonas* sp. *fluorescents*, les bactéries lytiques, *Trichoderma* spp. par son hyperparasitisme fongique, des amibes géantes et des actinomycètes peuvent contribuer à l'effet suppressif des sols (Sneh *et al.*, 1987)

L'existence de sols qui limitent naturellement l'incidence du flétrissement du *Fusarium* est reconnue depuis plus d'un siècle.

VI-1. Caractéristiques des sols suppressifs

Au niveau d'un sol suppressif, les infections végétales qui s'y trouvent peuvent être réduites grâce à des interactions compétitives avec la communauté microbienne de ce sol. Cette caractéristique permet de définir des sols supprimeurs de maladies dans lesquels l'incidence ou la gravité d'une maladie restent généralement faibles malgré la présence de l'agent pathogène, de la plante hôte sensible et des conditions climatiques favorables qui permettraient le développement de la maladie.

Ces sols ont plusieurs caractéristiques en commun, notamment leurs caractéristiques physiques générales (pH élevé, matière organique et teneur en argile) et une population très diversifiée de bactéries et d'actinomycètes antagonistes associés à ces caractéristiques. En plus de

la suppression générale assurée par la grande biomasse bactérienne, la cause spécifique de la suppression des maladies dans ces sols a été attribuée principalement à l'activité de *F. oxysporum* non pathogène et des pseudomonades fluorescentes (Larkin *et al.*, 1996).

La capacité générale de suppression des maladies des sols est basée sur des interactions multitrophiques et peut être modulée par les pratiques de gestion des sols qui affectent l'activité microbienne totale en plus de la suppression générale. Certains sols présentent un niveau supplémentaire de la suppressivité ciblée sur un agent pathogène spécifique.

Le pouvoir suppressif spécifique est attribué aux activités convergentes des membres spécifiques de la communauté microbienne du sol et qui interfèrent avec le cycle de la maladie due à un agent pathogène. C'est le cas, par exemple des bactéries du groupe *Pseudomonas* qui produisent des métabolites tels que les pyoverdines, les sidérophores qui rendent le fer d'accès difficile pour *F. oxysporum* pathogène ; ce mécanisme s'ajoute à la concurrence pour le carbone auquel ce même pathogène est confronté (Siegel-Hertz *et al.*, 2018).

Les mécanismes responsables de la suppression de maladies par *F. oxysporum* non pathogène comprennent la compétition saprophyte pour les nutriments (Alabouvette, 1986), la compétition parasitaire pour les sites d'infection (Schneider, 1984) et la résistance systémique induite (ISR) (Mandeeel et Baker, 1991). Cette résistance induite pourrait être liée à l'accumulation de chitinases (Duijff *et al.*, 1998).

VI-2. Exemples de sols suppressifs

Des sols qui suppriment naturellement le flétrissement fusarien de nombreuses cultures, causé par des formes pathogènes du *Fusarium oxysporum*, sont présents dans plusieurs régions du monde. Parmi les exemples les plus anciennement étudiés de sols supprimeurs de *Fusarium*, on trouve ceux de la région de Chateaufrenard en France et de la Salinas Valley en Californie. Dans ces sols et dans d'autres, la suppression de la maladie est associée à l'inhibition de la germination des chlamydospores et à une réduction de la croissance saprophytique du pathogène par rapport aux sols favorables.

Matériels & Méthodes

1-Origine et prélèvement des sols

Au niveau d'une serre cultivée de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) située dans wilaya d'Adrar, et à l'aide d'une carotte, 6 échantillons ont été prélevés à trois niveaux différents (0-20 cm, 20-30 cm et 30-40 cm).

La répartition des prélèvements été aléatoire. Les échantillons ont été recueillis dans des sacs en papier kraft soigneusement fermés ensuite ils ont été bien mélangés en un seul échantillon et laissé à l'air libre pour séchage. Après, ils ont été nettoyés et débarrassés des éléments grossiers. Par la suite, on a passé au tamisage à 2 mm. Les échantillons ont été conservés à 4C° jusqu'à le temps des analyses.

2-Milieus de culture

1. Milieu PDA

Pommes de terre	200 g
Glucose	015 g
Agar-Agar	020 g
Eau distillée	1000 ml

2. Milieu YPG

Extrait de levure	05 g
Peptone	05 g
Glucose	20 g
Eau distillée	1000 ml
pH : 6.8	

3-L'agent pathogène Fol.

La souche fongique de *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* race 1 (notée *F.o.l*) ; elle nous a été fournie aimablement par le laboratoire de mycologie de la station régionale de la protection des végétaux (SRPV) de Ghardaïa.

4-Les agents antagonistes

Pour obtenir les microorganismes à partir du sol, nous avons appliqué deux techniques :

4.1. L'incorporation directe du sol (*soil plates*)

Le principe consiste à incorporer le sol, préalablement séché et homogénéisé, directement dans le milieu de culture maintenu en surfusion.

Une faible quantité de terre (6 mg) a été saupoudrée et immédiatement dispersée dans des boîtes Petri contenant le milieu PDA. Les cultures ont été ensuite mises en incubation à 20 C° et observation (Davet et Rouxel, 1997).

4.2. Les suspensions-dilutions (*dilution plates*)

Le principe de cette technique consiste à mettre une quantité de terre en suspension dans de l'eau stérile, puis à incorporer les différentes dilutions de cette suspension dans le milieu d'isolement. Cette technique comprend plusieurs étapes, allant de la préparation des dilutions jusqu'à l'interprétation des résultats (Rapilly, 1968).

Le sol séché est mis en suspension dans de l'eau distillée stérile (1 g de sol dans 9 ml d'eau distillée stérile) pour obtenir une dilution de 10^{-1} . Après agitation, des prélèvements successifs de 1ml de cette suspension sont introduits dans des tubes contenant 9 ml d'eau distillée stérile (dilutions décimales) jusqu'à l'obtention de la dilution 10^{-6} .

Rappelons que cinq répétitions sont préparés à partir de le même échantillon du sol (c'est-à-dire nous avons préparé cinq séries de dilutions).

Ensuite, un volume de 1ml de la suspension 10^{-1} est déposé dans une boîte de Petri contenant le milieu de PDA, pour sélectionner les champignons, et le même volume de la dilution 10^{-4} est étalé à la surface d'un milieu gélosé à base de peptone et d'extrait de levure (YPG) pour sélectionner les bactéries et les actinomycètes. Les étapes de cette technique sont illustrées par la figure 5.

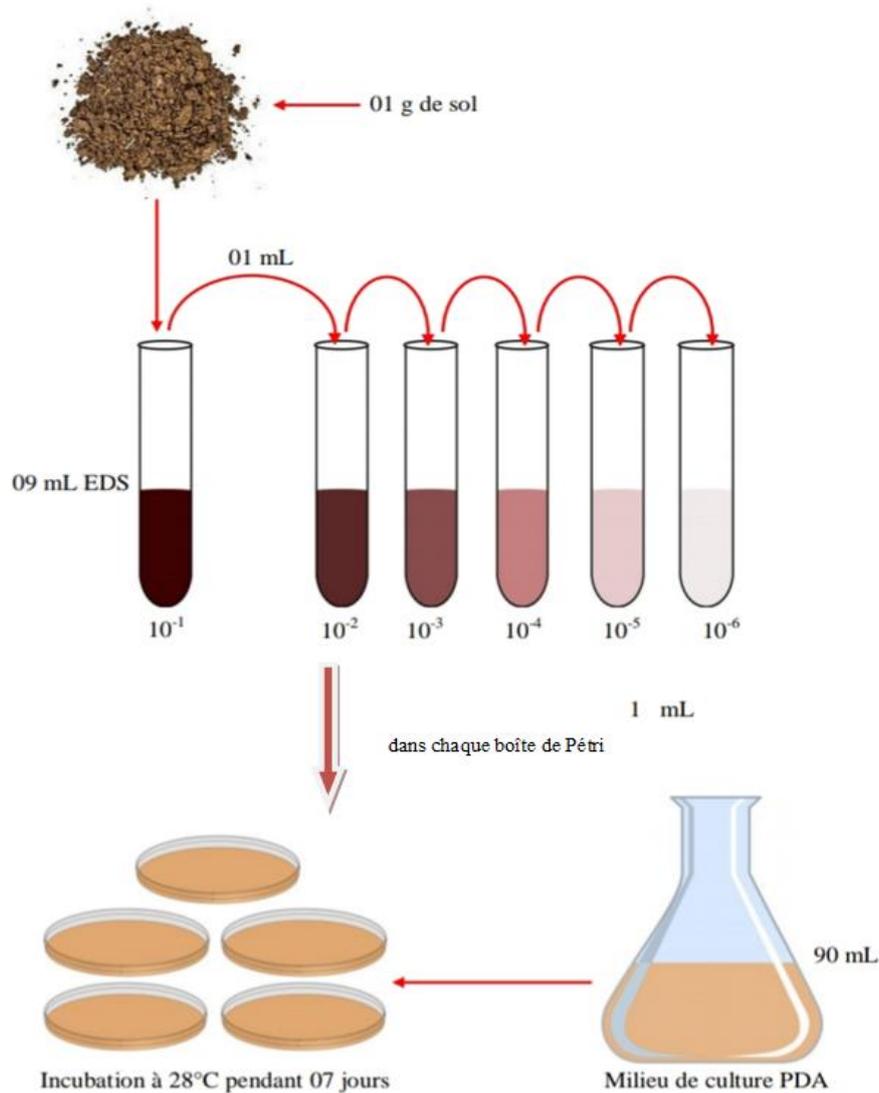


Figure 11 : Etapes de la technique des suspensions-dilutions.

Pour chaque dilution utilisée (10^{-1} et 10^{-4}) et pour chaque milieu de culture (PDA et YPG) 5 boîtes de Petri sontensemencées..

Les boîtes sont ensuite mises à incuber à l'obscurité à 21°C jusqu'au développement apparent de colonies (Rapilly, 1968 ; Botton *et al.*, 1990).

4.3. Purification et conservation des isolats

Les microorganismes isolés sont d'abord purifiés par deux ou trois repiquages successifs mono-colonie sur des milieux de cultures PDA et YPG pour les champignons et pour les bactéries respectivement.

Une fois purifié, chaque isolat est désigné par un numéro de code. Pour les souches bactériennes, le numéro de code est précédé par la lettre B, suivi d'un numéro d'ordre.

La nomenclature des isolats de champignon commence par la lettre C, suivi d'un numéro d'ordre.

Des disques de gélose prélevés sur le pourtour de chaque boîte Petri purifiée, ont été transférés dans des tubes à essai contenant les milieux de cultures précédents, ensuite ils ont été conservés à -4 C°.

5-Test de l'activité antagoniste *in vitro*

L'activité antagoniste, *in vitro*, des souches sélectionnées vis-à-vis du *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* a été étudiée selon la méthode de la confrontation par contacte directe.

L'activité antifongique des 52 souches de microorganismes isolés est révélée par le taux d'inhibition de celle-ci vis-à-vis de l'agent pathogène de la fusariose de la tomate (*F.o.I.*).

Les mesures radiales quotidiennes de chaque colonie via le test d'antagonisme (y compris le diamètre du disque) permettent d'estimer l'effet inhibiteur de chaque souche antagoniste sur la croissance mycélienne du pathogène.

Pour les raisons de la pandémie de covid.19, notre expérimentation s'est arrêtée à ce stade. Aucun résultat n'a pu être enregistré.

Résultats
&
Discussions

I- Taux de microorganismes obtenu

L'isolement de microorganismes, réalisé selon la méthode de suspension- dilution (*dilutions plates*) et de l'incorporation directe du sol (*soil plates*), nous a permis d'obtenir une collection de plus de 52 isolats différents répartis comme suit

Tableau 3: Nombre de microorganismes isolés à partir du sol à tester

	Milieu de culture	Champignon	Bactérie	Actinomycète
Total	PDA	13	14	0
	YPG	5	19	1
		18	33	1

La caractérisation des microorganismes isolés a été faite en examinant la pigmentation et la texture des colonies obtenues.

Ce résultat nous permet de conclure que les bactéries isolées sont les microorganismes les plus représentatifs dans le profil du sol objet d'étude. Les micromycètes obtenus sont de type moisissures.

Les isolats obtenus ont subi une série de purification. Une fois purifié, chaque isolat est désigné par un numéro de code précédé par une lettre indiquant la nature microbiologique de l'isolat (C pour champignon, B pour bactérie et A pour actinomycète).

II- Caractérisation macroscopique

Les caractères macroscopiques des isolats sélectionnés ont été étudiés sur milieu PDA. Un tableau devrait récapituler l'aspect macroscopique des isolats purifiés : surface et consistance des colonies, couleur du revers de la colonie ainsi que la présence ou l'absence de pigments caractéristiques de chaque souche.

L'aspect général de certaines colonies est exhibé par les figures ci-dessous.



Figure 12 : Isolement avec un mélange de bactéries et de micromycètes avec une dominance bactérienne.



Figure : 13 : Isolement avec une dominance de micromycètes.



Figure : 14 : Isolement avec une dominance totale de bactéries



Figure : 15 : Isolement avec un mélange de bactéries et de micromycètes avec une dominance fongique

D'après ces résultats, il est clair que le nombre et le type de microorganismes qu'on pourrait isoler à partir d'un sol, est fonction de la nature du milieu de culture utilisé. Autrement dit, il dépend des ingrédients qui entrent dans la composition de ces milieux.

Vue que notre travail a été interrompu, et nos résultats sont incomplètes, ils ne peuvent pas donc être comparé a ceux obtenus par d'autres travaux

CONCLUSION

Les pays méditerranéens du Maghreb, principalement l'Algérie où la culture de la tomate est très importante, sont confrontés à au problème du flétrissement fusarien. Ce fléau est favorisé par les fluctuations des facteurs du climat, comme la hausse des températures tout au long de l'année et l'augmentation de l'humidité qui favorise la croissance des champignons.

Les espèces fongiques non - pathogène *F. oxysporum* pourrait être utilisée comme agents de contrôle biologique potentiel pour protéger les cultures de tomates. Cette stratégie, qui s'inscrit parfaitement dans une approche respectueuse de l'environnement de lutte, contribue à limiter l'utilisation des pesticides,.

La rhizosphère représente assurément un puits de diversité microbienne. Dans cet environnement, les interactions plante-microorganismes sont nombreuses et complexes. Plusieurs bactéries commensales se développent sans incidence sur la croissance de la plante, d'autres par contre ont la capacité d'en promouvoir le développement. Cela peut se faire via la production de phytohormones agissant sur la régulation de la croissance, mais aussi en limitant la croissance d'organismes néfastes, par le relâchement de molécules antagonistes.

Ces bactéries qui colonisent la surface des racines et les espaces intercellulaires dépendent en bonne partie des nutriments fournis par les exsudats racinaires et leur survie peut dépendre de leur capacité à coloniser les racines et à s'accaparer cette manne de nutriments.

La connaissance des mécanismes par lesquels les rhizobactéries peuvent protéger les racines nous permet maintenant d'utiliser ces bactéries dans des programmes de lutttes biologiques. Parmi les différents mécanismes impliqués dans la protection des racines, l'antibiose apparaît comme un des plus importants et des plus étudié. La connaissance des gènes impliqués dans la synthèse de ces antibiotiques nous permet alors de cribler les populations de rhizobactéries productrices d'antibiotiques et d'isoler rapidement des agents de biocontrôle de bonne potentialité. A ce titre, les rhizobactéries de genre *Pseudomonas* s'avèrent très prometteuses car, en plus d'être présents dans les rhizosphères de toutes les plantes cultivées, elles colonisent activement ces dernières et produisent une large gamme de composés antifongiques.

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Abdel-Kader, M.M., El-Mougy, N. S., & Lashin, M. D. A. (2012).** Different approaches of bio-control agents for controlling root rot incidence of some vegetables under greenhouse conditions. *International Journal of Agriculture and Forestry*, 2(1), 115-127.
- **Abo, K. (2006).** Contribution à l'étude de la fusariose vasculaire du cotonnier, en Côte d'Ivoire: caractérisation de populations de l'agent pathogène *Fusarium oxysporum* f. sp. *Vasinfestum* (Atk.) Sn. & H.; analyse des relations entre les facteurs de l'environnement des sols et l'expression de la maladie (thèse doctorat de l'université de cocody-Abidijan).
- **Agrios, G. N. (2005).** Plant pathology 5th Edition: Elsevier Academic Press. *Burlington, Ma. USA*, 79-103.
- **Alabouvette C. (1999).** Fusarium wilt suppressive: an example of disease-suppressive soils. *Australasian Plant Pathology*, 28: 57-64.
- **Alabouvette, C. (1986).** Fusarium wilt-suppressive soils from the Chateau-renard region: Review of a 10-year study. *Agronomie* 6:2 73-284.
- **Alabouvette, C., Couteaudier, Y., & Lemanceau, P. (1986).** Nature of intrageneric competition between pathogenic and non-pathogenic *Fusarium* in a wilt-suppressive soil. In *Iron, siderophores, and plant diseases* (pp. 165-178). Springer, Boston, MA.
- **Alexander, L. J., & Tucker, C. M. (1945).** Physiologic Specialization in the Tomato Wilt Fungus, *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Jour. Agric. Res.*, 70, 33-313.
- **Al-Karablieh, N., Al-Dokh, A., Mutlak, I., & Abdulhadi, Z. (2017).** *In vitro* biological control of *Pseudomonas viridiflava* by *Pseudomonas fluorescens* via siderophore competition. *Jordan Journal of Agricultural Sciences*, 13(3), 629-644.
- **Anchisi, M., Gennari, M., & Matta, A. (1985).** Retardation of *Fusarium* wilt symptoms in tomato by pre-and post-inoculation treatments of the roots and aerial parts of the host in hot water. *Physiological plant pathology*, 26(2), 175-183. and host defense mechanisms. CRC Press, Boca Raton, 536p.
- **Bacon, C. W., Porter, J. K., Norred, W. P., & Leslie, J. (1996).** Production of fusaric acid by *Fusarium* species. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(11), 4039-4043.
- **Bardin, M. (2015).** Facteurs d'efficacité de la protection biologique contre les maladies des plantes. In *11. Conférence internationale sur les maladies des plantes*. Tours, France, (pp. 28-p)..
- **Barna, B., Adam, A. L., Gullner, G., & Király, Z. (1995).** Role of antioxidant systems and juvenility in tolerance of plants to diseases and abiotic stresses. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 30, 39-46.
- **Batten, M., Groom, J., Cachero, T. G., Qian, F., Schneider, P., Tschopp, J., Browning, J. L., & Mackay, F. (2000).** BAFF mediates survival of peripheral immature B lymphocytes. *The Journal of experimental medicine*, 192(10), 1453-1466.
- **Baysal, Ö., Siragusa, M., Ikten, H., Polat, I., Gümrükcü, E., Yigit, F., ... & da Silva, J. T. (2009).** *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* races and their genetic discrimination by molecular markers in West Mediterranean region of Turkey. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 74(1), 68-75.
- **Belabid, L., Fortas, Z., Dalli, D., Khiare, M., & Amdjad, D. (2000).** Flétrissement et pourriture racinaire de la lentille dans le nord-ouest algérien. *Cahiers Agricultures*, 9(6), 515-518.
- **Benabdi, H. (2017).** Etude de quelques aspects physiologiques d'une souche de *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* race 1, agent causal du Fusarium wilt sur tomate. Relation avec l'extension de la maladie. Mémoire de Master, Univ. Mohammed Khider-Biskra.
- **Benaouali, H. (2015).** La biodiversité des *Fusarium oxysporum* f.sp. *radicis lycopersici* «caractérisation, compatibilité végétative» la lutte chimique et la lutte biologique (Thèse de Doctorat, Université d'Oran Ahmed Benbella, 106 p.

- **Benchabane, M., Bakour, R., Toua, D., & Boutekrabt, A.** (2000). Mise en évidence de l'effet antagoniste de *Pseudomonas fluorescens* vis-à-vis de la fusariose vasculaire de la tomate. *EPPO Bulletin*, 30(2), 243-246.
- **Benhamou N., Joosten M.H.A.J., De Wit P.J.G.M.** (1990). Subcellular localization of chitinase and of its potential substrate in tomato root tissues infected by *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*. *Plant Physiol.* 92 (4): 1108–1120.
- **Benhamou, N., Garand, C., & Goulet, A.** (2002). Ability of nonpathogenic *Fusarium oxysporum* strain Fo47 to induce resistance against *Pythium ultimum* infection in cucumber. *Applied and Environmental Microbiology* 68: 4044 – 4060.
- **Benmati, M.** (2014). PGPR, paranodules, stimulation de la croissance et tolérance au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.).
- **Bent, E.** (2005). Induced systemic resistance mediated by plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and fungi (PGPF). In *Multigenic and induced systemic Resistance in Plants*, edited by S. Tuzun and E. Bent: Springer, NY.
- **Bernard, F.** (2012). *Le développement des champignons pathogènes foliaires répond à la température, mais à quelle température?* (Thèse de Doctorat, Paris, AgroParisTech).
- **Bérubé, M. E., Vanasse, A., Rioux, S., Bourgeois, G., Bourget, N., Tremblay, G., & Dion, Y.** (2009). Effet du glyphosate et du travail du sol sur l'incidence de la fusariose de l'épi chez le blé et l'orge. *Journée d'information scientifique–Grandes cultures, CRAAQ, Drummondville, 19.*
- **Blancard D.** (2009). Les maladies de la tomate, identifier, connaître, maîtriser. Edition: Quæ. Paris. 691p.
- **Boivin, S., & Tweddell, R.** (2007). « *Les sols suppressifs : s'inspirer de la nature pour lutter contre les maladies des cultures* », sur *Horti-Plus*, Fédération des sociétés d'horticulture et d'écologie du Québec.
- **Bloemberg, G. V.** (2007). Microscopic analysis of plant-bacterium interactions using auto fluorescent proteins. In *New Perspectives and Approaches in Plant Growth-Promoting Rhizobacteria Research* (pp. 301-309). Springer, Dordrecht.
- **Botton, B., Breton, A., Fèvre, M., Gauthier, S., Guy, P., Larpent, J.P., Reymond, P., Sanglier JJ, Vayssier Yet Veau P.** (1990). Moisissures utiles et nuisibles, importance industrielle. 2^{ème} Ed. Masson. 426p.
- **Boudoudou, H., Hassikou, R., OuazzaniTouhami, A., Bado, A., & Douira, A.** (2009). Paramètres physicochimiques et flore fongique des sols de rizières marocaines. *Bull. Soc. Pharm. Bordeaux*, 148, 17-44.
- **Buchenauer, H.** (1998). Biological control of soil-borne diseases by rhizobacteria/Biologische Bekämpfung von bodenbürtigen Krankheiten durch Rhizobakterien. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz/Journal of Plant Diseases and Protection*, 329-348.
- **Burmeister, H.R., Grove, M.D., Peterson, t R. E. Weisleder, D. & Plattner, R.D.** (1985) Isolation and Characterization of Two New Fusaric Acid Analogs from *Fusarium moniliforme* NRRL 13,163 *Applied and Environmental Microbiology*, 50 (2), 311-314.
- **Cherif, H.** (2014). *Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec bacillus sp. et pantoea agglomerans isolées de sols* (Doctoral dissertation).
- **Corbaz, R.** (1990). Principes de phytopathologie et de lutte contre les maladies des plantes. PPUR presses polytechniques et universitaire romande. Lausanne. 286 p
- **Culebro-Ricaldi, J. M., Ruiz-Valdiviezo, V. M., Rodríguez-Mendiola, M. A., Ávila-Miranda, M. E., Miceli, F. G., Cruz-Rodríguez, R. I., & Montes-Molina, J. A.** (2017). Antifungal properties of *Beauveria bassiana* strains against *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race 3 in tomato crop. *Journal of Environmental Biology*, 38(5), 821.
- **Davet, P., Messiaen, C. M., & Rieuf, P.** (1966). Interprétation des manifestations hivernales de la fusariose de la tomate en Afrique du nord, favorisées par la présence de sels dans les eaux

- d'irrigation. In *Premier congrès de l'Union Phytopathologique Méditerranéenne* (pp. 120-p). MPU-Mediterranean Phytopathological Union.
- **Davet P. et Rouxel F.**, (1997). Détection et isolement des champignons du sol. INRA, Paris. P. 13.
 - **De Meyer, G., Bigirimana, J., Elad, Y., & Höfte, M.** (1998). Induced systemic resistance in *Trichoderma harzianum* T39 biocontrol of *Botrytis cinerea*. *European Journal of Plant Pathology*, 104(3), 279-286.
 - **Di Pietro, A. D., Madrid, M. P., Caracuel, Z., Delgado-Jarana, J., & Roncero, M. I. G.** (2003). *Fusarium oxysporum*: exploring the molecular arsenal of a vascular wilt fungus. *Molecular plant pathology*, 4(5), 315-325.
 - **Dossa, J. S., Togbe, E. C., Pernaci, M., Agbossou, E. K., & Ahohuendo, B. C.** (2019). Effet des facteurs de l'environnement sur les *Fusarium* pathogènes des plantes cultivées. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 13(1), 493-502.
 - **Duijff, B. J., Pouhair, D., Olivain, C., Alabouvette, C., & Lemanceau, P.** (1998). Implication of systemic induced resistance in the suppression of *Fusarium* wilt of tomato by *Pseudomonas fluorescens* WCS417r and by nonpathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47. *European Journal of Plant Pathology*, 104(9), 903-910.
 - **Edel, V., Christian, S., Gautheron, N., Recorbet, G., & Alabouvette, C.** (2001). Genetic diversity of *Fusarium oxysporum* populations isolated from different soils in France. *FEMS Microbiology Ecology*, 36(1), 61-71.
 - **El Mahjoub M., Le Picard, D., Czaninski, Y.** (1984). Couche protectrice et appareil de transfert dans les cellules de contact du xylème primaire du Melon (*Cucumis melo* L.). *C. R. Acad. Sc.* 299: 809 -812.
 - **Elias, K. S., & Schneider, R. W.** (1991). Vegetative compatibility groups in *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Phytopathology*, 81(2), 159-162.
 - **Elias, K., S & Schneider, R. W.** (1991). Vegetative compatibility groups in *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Phytopathology*, 81(2), 159-162.
 - **Farag, M. A., Zhang, H., & Ryu, C. M.** (2013). Dynamic chemical communication between plants and bacteria through airborne signals: induced resistance by bacterial volatiles. *Journal of chemical ecology*, 39 (7), 1007-1018.
 - **Ferri Rios, T., & Reyes Ortega, E.** (2012). *Fusarium* : Epidemiology, Environmental sources and Prevention. Nova Science Publishers, (pp.265-P).Inc.
 - **Fravel, D., Olivain, C., & Alabouvette, C.** (2003). *Fusarium oxysporum* and its biocontrol. *New phytologist*, 157(3), 493-502.
 - **Ghomari, F. N.** (2009). Moyens de Luttés Chimique et Biologique Contre le *Fusarium oxysporum* f. sp. *albedinis* Agent Causal du Bayoud Chez le Palmier Dattier *Phoenix dactylifera* L. (Thèse de magistère, Université d'Oran1-Ahmed Ben Bella).
 - **Gothoskar, S. S., & Scheffer, R. P.** (1953). Pectic enzymes in the physiology of *Fusarium* wilt of tomato. In *Phytopathology* (Vol. 43, No. 9, pp. 472-472). 3340 Pilot Knob Road, St Paul, Mn 55121: Amer Phytopathological Soc.
 - **Goudjal, Y., Toumatia, O., Yekkour, A., Sabaou, N., Mathieu, F., & Zitouni, A.** (2014). Biocontrol of *Rhizoctonia solani* damping-off and promotion of tomato plant growth by endophytic actinomycetes isolated from native plants of Algerian Sahara. *Microbiological Research*, 169 (1), 59-65.
 - **Haggag, W. M., & Mohamed, H. A. A.** (2007). Biotechnological aspects of microorganisms used in plant biological control. *American-Eurasian Journal of Sustainable Agriculture*, 1(1), 7-12.
 - **Hajlaoui, M. R., Hamza, N., Gargouri, S., & Guermech, A.** (2001). Apparition en Tunisie de *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*, agent de la pourriture des racines et du collet de la tomate. *EPPO Bulletin*, 31(4), 505-507.

- **Hinsinger, Ph. & Marschner, P. (2006)** Rhizosphere -perspectives and Challenges-a tribute to Lorenz Hiltner 12-17 september 2004-Munich,Germany. *Plant Soil*, 283: vii–viii
- **Ito, S. I., Nagata, A., Kai, T., Takahara, H., & Tanaka, S. (2005).** Symptomless infection of tomato plants by tomatinase producing *Fusarium oxysporum* formae speciales nonpathogenic on tomato plants. *Physiological and molecular plant pathology*, 66(5), 183-191.
- **Jarvis W.R., Shoemaker R.A. (1978).** Taxonomic status of *Fusarium oxysporum* causing foot and root rot of tomato. *Phytopathology* 68: 1679–1680.
- **Jarvis, W. R. (1989).** Allelopathic Control of *Fusarium oxysporum* f. sp. *Radici-Lycopersici*. In *Vascular Wilt Diseases of Plants* (pp. 479-486). Springer, Berlin, Heidelberg.
- **Jiang C, Song J, Cong H, Zhang J, Yang Q. (2016).** Expression and characterization of a novel antifungal exo- β -1,3-glucanase from *Chaetomium cupreum*. *Appl Biochem Biotechnol*
- **Jiang, C., Song, J., Zhang, J., & Yang, Q. (2017).** Identification and characterization of the major antifungal substance against *Fusarium sporotrichioides* from *Chaetomium globosum*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33(6), 108.
- **Jones, J. B., Zitter, T. A., Momol, T. M., & Miller, S. A. (Eds.). (2014).** Compendium of tomato diseases and pests.
- **Khalifa, N. A., Abou-Zeid, N. M., Noher, A. M., Abbas, M. S., & Sobhy, H. M. (2016).** Enzyme activity and biochemical changes associated with induction of systemic resistance of faba bean against damping off disease. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 26(2).
- **Kılıç, A., & Akay, M. T. (2008).** A three generation study with genetically modified Bt corn in rats: Biochemical and histopathological investigation. *Food and Chemical Toxicology*, 46(3), 1164–1170.
- **Kistler, H. C., Alabouvette, C., Baayen, R. P., Bentley, S., Brayford, D., Coddington, A., Correll, J., Daboussi, M. J., Elias, K., Fernandez, D., Gordon, T. R., Katan, T., Kim, H. G., Leslie, J. F., Martyn, R. D., Migheli, Q., Moore, N. Y., O'Donnell, K., Ploetz, R. C., Rutherford, M. A., Summerell, B., Waalwijk, C., & Woo, S. (1998).** Systematic numbering of vegetative compatibility groups in the plant pathogenic fungus *Fusarium oxysporum*. *Phytopathology*, 88(1), 30-32.
- **Karfa, Z. (2018).** Etude de quelques aspects physiologiques d'une souche de *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* race 2, agent causal du Fusarium wilt sur tomate. Relation avec l'extension de la maladie. Mémoire de Master, Univ. Mohammed Khider-Biskra.
- **La Guerche, S., Chamont, S., Blancard, D., Dubourdiou, D. and Darriet, Ph., (2005).** Origin of (-)-geosmin on grapes: on the complementary action of two fungi, *Botrytis cinerea* and *Penicillium expansum*. *Antonie van Leeuwenhoek*, 88:131–139.
- **Labuschagne, N., Pretorius, T., & Idris, A. H. (2010).** Plant growth promoting rhizobacteria as biocontrol agents against soil-borne plant diseases. In *Plant growth and health promoting bacteria* (pp. 211-230). Springer, Berlin, Heidelberg.
- **Lagopodi, A. L., Ram, A. F., Lamers, G. E., Punt, P. J., Van den Hondel, C. A., Lugtenberg, B. J., & Bloemberg, G. V. (2002).** Novel aspects of tomato root colonization and infection by *Fusarium oxysporum* f. sp. *radici-lycopersici* revealed by confocal laser scanning microscopic analysis using the green fluorescent protein as a marker. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 15(2), 172-179.
- **Lairini, K., Perez-Espinosa, A., Pineda, M., & Ruiz-Rubio, M. (1996).** Purification and characterization of tomatinase from *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Applied and environmental microbiology*, 62(5), 1604-1609.
- **Laradjazou, K. (2017).** Isolement et caractérisation des rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes capables de lutter contre le *Fusarium* (Doctoral dissertation).
- **Larkin, R. P., Hopkins, D. L., & Martin, F. N. (1993).** Ecology of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* in soils suppressive and conducive to Fusarium wilt of watermelon. *Phytopathology*, 83(10), 1105-1116.

- **Larkin, R. P., Hopkins, D. L., & Martin, F. N.** (1996). Suppression of *Fusarium* wilt of watermelon by nonpathogenic *Fusarium oxysporum* and other microorganisms recovered from a disease-suppressive soil. *Phytopathology*, *86*, 812-819.
- **Las Heras-Vazquez, F. J., Mingorance-Cazorla, L., Clemente-Jimenez, J. M., & Rodriguez-Vico, F.** (2003). Identification of yeast species from orange fruit and juice by RFLP and sequence analysis of the 5.8 S rRNA gene and the two internal transcribed spacers. *FEMS yeast research*, *3*(1), 3-9.
- **Lemanceau, P.** (1992). Effets bénéfiques de rhizobactéries sur les plantes: exemple des *Pseudomonas* spp. fluorescents.
- **Lemanceau, P., Bakker, P. A., De Kogel, W. J., Alabouvette, C., & Schippers, B.** (1992). Effect of pseudobactin 358 production by *Pseudomonas putida* WCS358 on suppression of *Fusarium* wilt of carnations by non pathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47. *Applied and environmental microbiology*, *58*(9), 2978-2982.
- **Leslie JF, Summerell BA** (2006). The *Fusarium* laboratory manual. Edition Blackwell, Iowa. 388 p.
- **Louvet J, Rouxel F, Alabouvette C.** (1976). Recherches sur la résistance du sol aux maladies. I. Mise en évidence de la nature microbiologique de la résistance d'un sol au développement de la fusariose vasculaire du melon. *Ann Phytopathol.*, *8*(4): 425-436.
- **Ma, Y.** (2016). Unraveling of Plant soil-microbe Interactions for Phytoremediation of Heavy Metal Contaminated Soils Considering Future Climate Change Impacts. Nova Science Publishers, Inc. pp 153
- **Mandeel, Q. and Baker, R.** (1991). Mechanisms involved in biological control of *Fusarium* wilt of cucumber with strains of nonpathogenic *Fusarium oxysporum*, *Phytopathology* 81:462-469.
- **Martinez-Viveros, O., Jorquera, M.A., Crowley, G., Gajardo, G and Mora, M.L.** (2010)_Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* *10* (3): 293 – 319
- **Mauchline, T. H., Kerry, B. R., & Hirsch, P. R.** (2002). Quantification in soil and the rhizosphere of the nematophagous fungus *Verticillium chlamydosporium* by competitive PCR and comparison with selective plating. *Applied and Environmental Microbiology*, *68*(4), 1846-1853.
- **Mota MS, Gomes CB, Souza Júnior IT, Moura AB.** (2017) Bacterial selection for biological control of plant disease: criterion determination and validation. *Braz J Microbiol* *48*(1):62–70.
- **Mwangi, M. W., Muiru, W. M., Narla, R. D., Kimenju, J. W., & Kariuki, G. M.** (2018). Effect of soil sterilisation on biological control of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* and *Meloidogyne javanica* by antagonistic fungi and organic amendment in tomato crop. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B—Soil & Plant Science*, *68*(7), 656-661.
- **Naika, S., de Jeude, J. V. L., de Goffau, M., Hilmi, M., & Van Dam, B.** (2005). La culture des tomates. *Production transformation et commercialisation*.
- **Nelson, P. E., Dignani, M. C., & Anaissie, E. J.** (1994). Taxonomy, biology, and clinical aspects of *Fusarium* species. *Clinical microbiology reviews*, *7*(4), 479-504.
- **Ohara, T., & Tsuge, T.** (2004). FoSTUA, encoding a basic helix-loop-helix protein, differentially regulates development of three kinds of asexual spores, macroconidia, microconidia, and chlamydospores, in the fungal plant pathogen *Fusarium oxysporum*. *Eukaryotic cell*, *3*(6), 1412-1422.
- **Ohara, T., Inoue, I., Namiki, F., Kunoh, H., & Tsuge, T.** (2004). REN1 is required for development of microconidia and macroconidia, but not of chlamydospores, in the plant pathogenic fungus *Fusarium oxysporum*. *Genetics*, *166*(1), 113-124.
- **Pal, K. K., & McSpadden Gardener, B.** (2006). Biological Control of Plant Pathogens. *The Plant Health Instructor*, 1-25

- **Raaijmakers, J. M., Paulitz, T. C., Steinberg, C., Alabouvette, C., & Moënne-Loccoz, Y.** (2009). The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant and soil*, 321(1-2), 341-361.
- **Rakotoarimanga, N., Zananirina, J., Ramamonjisoa, D., & Ramanankierana, H.** (2014). Lutte biologique antifongique: actinomycètes du sol rhizosphérique antagonistes de *Fusarium* isolé du fruit de tomate (*Solanum lycopersicum* L., 1753) pourri. *Afrique Science: Revue Internationale des Sciences et Technologie*, 10 (3).
- **Rapilly, F.** (1968). Les techniques de mycologie en pathologie végétale. Annales des Epiphyties Volume 19. Edition INRA, Paris. pp. 25-39.
- **Richard C. & Boivin G.** (1994). Fusariose vasculaire de la tomate. Dans *Maladies et Ravageurs des Cultures Légumières au Canada*. La Société Canadienne de Phytopathologie et la Société d'Entomologie du Canada, Canada. p. 302 et 380-381.
- **Roberti R, Zakrisson E, Flamigni F, De Vero L, Cesari A.** (2002). Antagonistic fungi producing hydrolytic enzymes, active in degrading the cell wall of some foot rot pathogens (*Fusarium* spp.) of wheat/Antagonistische Pilze, die hydrolytische Enzyme erzeugen, welche zellwandabbauende Aktivität an einigen Erregern der Halmbasiskrankheiten (*Fusarium* spp.) des Weizens zeigen. *Zeitschrift Für Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz/J Plant Dis Protect* 109 (1):101–108.
- **Roddick J.G.** (1974). The steroidal glycoalkaloid α -tomatine. *Phytochemistry* 13 (1): 9–25.
- **Roddick, J. G., & Drysdale, R. B.** (1984). Destabilization of liposome membranes by the steroidal glycoalkaloid α -tomatine. *Phytochemistry*, 23(3), 543-547.
- **Rouxel, T.** (1989). Les phytoalexines et leur intervention dans la résistance hypersensible aux champignons phytopathogènes. *agronomie*, 9(6), 529-545.
- **Schneider R.W.** (1984). Effects of nonpathogenic strains of *Fusarium oxysporum* on celery root infection by *F. oxysporum* f. sp. *apii* and a novel use of the Lineweaver-Burk double reciprocal plot technique. *Phytopathology*, 76:646-653.
- **Selosse, M.-A.** (2000). La symbiose. Structures et fonctions, rôle écologique et évolutif. Vuibert, Paris.
- **Shivanna, M. B., Meera, M. S., & Hyakumachi, M.** (1996). Role of root colonization ability of plant growth promoting fungi in the suppression of take-all and common root rot of wheat. *Crop Protection*, 15(6), 497-504.
- **Siegel-Hertz, K., Edel-Hermann, V., Chapelle, E., Terrat, S., Raaijmakers, J. M., & Steinberg, C.** (2018). Comparative microbiome analysis of a *Fusarium* wilt suppressive soil and a *Fusarium* wilt conducive soil from the Chateaufort region. *Frontiers in Microbiology*, 9, 568.
- **Siou D.** (2013). Développement épidémique de la fusariose des épis de blé et conséquences des interactions entre espèces du complexe fusarien (Thèse de Doctorat, Université Paris-Sud)
- **Smahi, A.** (2008). Contrôle biologique de la Fusariose vasculaire de la Tomate causé par (*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*) (Thèse de magister, Université d'Oran1-Ahmed Ben Bella).
- **Sneh, B., Pozniak, D., & Salomon, D.** (1987). Soil suppressiveness to *Fusarium* wilt of melon, induced by repeated croppings of resistant varieties of melons. *Journal of Phytopathology*, 120(4), 347-354.
- **Steinkellner, S., Mamerler, R., & Vierheilig, H.** (2005). Microconidia germination of the tomato pathogen *Fusarium oxysporum* in the presence of root exudates. *Journal of plant interactions*, 1(1), 23-30.
- **Sun, S. K., & Huang, J. W.** (1985). Formulated soil amendment for controlling *Fusarium* wilt and other soilborne diseases. *Plant disease*, 69(11), 917-920.
- **Szczuchura, W., Staniaszek, M., & Habdas, H.** (2013). *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*—the cause of *Fusarium* crown and root rot in tomato cultivation. *Journal of plant protection research*, 53(2).

- **Tivoli, B.** (1988). Guide d'identification des différentes espèces ou variétés de *Fusarium* rencontrées en France sur la pomme de terre et dans son environnement.
- **Triolet, M.** (2014). Evaluation de l'efficacité de différents produits de biocontrôle à base de micro-organismes pour lutter contre la fusariose du *Dipladenia*. Approches biologiques et moléculaires (Mémoire de fin d'études, Université de Rennes I).
- **Wang YJ, Yang Q.** (2009). Cloning and expression of a novel chitinase chi58 from *Chaetomium cupreum* in *Pichia pastoris*. *Biochem Genet* 47:547–558.
- **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..
- **Windels, C. E.** (1991). Current status of *Fusarium* taxonomy. *Phytopathology*, 81(9), 1048-1051.
- **Zhang Q, Li HQ, Zong SC, Gao JM, Zhang AL.** (2012). Chemical and bioactive diversities of the genus *Chaetomium* secondary metabolites. *Mini Rev Med Chem* 12:127.