



HAL
open science

Le Rôle des mycorhizes dans la protection des arbres forestiers contre les agents pathogènes du sol.

Elna Stenström, Eva Damm, T. Unestam

► **To cite this version:**

Elna Stenström, Eva Damm, T. Unestam. Le Rôle des mycorhizes dans la protection des arbres forestiers contre les agents pathogènes du sol.. *Revue forestière française*, 1997, 49 (sp), pp.121-128. 10.4267/2042/5662 . hal-03443806

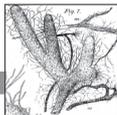
HAL Id: hal-03443806

<https://hal.science/hal-03443806>

Submitted on 23 Nov 2021

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

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



LE RÔLE DES MYCORHIZES DANS LA PROTECTION DES ARBRES FORESTIERS CONTRE LES AGENTS PATHOGÈNES DU SOL

Elna STENSTRÖM - Eva DAMM - T. UNESTAM

En conditions naturelles, la très grande majorité des végétaux, y compris les arbres forestiers, vivent en association symbiotique avec des champignons mycorhiziens qui, non seulement, approvisionnent leurs hôtes en eau et en éléments minéraux, mais assurent une protection des racines contre les champignons pathogènes (Smith et Read, 1997).

En forêt, les racines courtes des jeunes semis sont, dès leur naissance, colonisées par des champignons mycorhiziens. La mycorrhizosphère, définie comme l'espace entourant immédiatement la mycorhize mais comprenant aussi la zone où se développe le mycélium extramatriciel, héberge un grand nombre d'autres micro-organismes. Ces micro-organismes peuvent n'avoir aucun effet sur la plante, avoir un rôle néfaste ou au contraire un rôle bénéfique (Schönhar, 1987).

En pépinière, les jeunes plants sont généralement produits en monoculture avec fertilisation et irrigation. Dans ces conditions, ils peuvent avoir moins besoin d'associés mycorhiziens. Néanmoins, dans la plupart des pépinières forestières, au moins si le niveau de fertilité n'est pas trop élevé, les jeunes semis sont naturellement mycorhizés. Depuis quelques années, de l'inoculum mycorhizien est aussi commercialement disponible aux États-Unis et en France.

Les sols de pépinière, comme les sols naturels forestiers, contiennent à la fois des micro-organismes favorables à la croissance des semis et des micro-organismes ayant un effet néfaste. Les semis sont souvent atteints par des champignons pathogènes. Ils sont particulièrement sensibles aux attaques en pépinières forestières où les pathogènes peuvent se développer massivement en raison de l'arrosage et de la monoculture. Des fongicides et des désinfectants du sol sont généralement utilisés pour maintenir le potentiel d'inoculum pathogène à un niveau aussi bas que possible. Mais ces produits peuvent aussi détruire les champignons bénéfiques. La tendance est maintenant à l'utilisation d'un système de lutte intégrée (IPM pour Integrated Pest Management). L'objectif est de réduire le plus possible le niveau des pesticides et de coupler leur utilisation avec la lutte biologique, en maintenant ou en inoculant des micro-organismes pouvant avoir un effet favorable. Nous présentons ici les résultats les plus prometteurs de contrôle des maladies des racines par inoculation de champignons ectomycorhiziens.

LES SYMPTÔMES ET LES AGENTS PROVOQUANT LES MALADIES DES RACINES

Les racines des semis des arbres forestiers sont fréquemment attaquées par divers champignons pathogènes. Les maladies des racines sont aussi communes que les maladies des parties aériennes, mais beaucoup plus graves. Le premier symptôme d'une maladie des racines est souvent une perte de vigueur suivie d'une chlorose. Ces premiers symptômes peuvent être suivis de flétrissement puis de la mort des semis ; le suber, au niveau du collet, peut tomber ; une partie ou la totalité des racines se nécrosent (Landis *et al.*, 1990). La présence de semis attaqués, en taches dispersées dans toute une planche, suggère l'implication d'un pathogène. Les attaques de racines peuvent parfois être sous-estimées en raison du fait que les dommages ne sont visualisés que par les symptômes affectant les parties aériennes. Les symptômes foliaires apparaissent avec retardement, et les nécroses des racines peuvent être beaucoup plus graves que ne le laisserait supposer un jaunissement des aiguilles.

Les propagules de champignons pathogènes des racines arrivent fréquemment dans les sols de pépinière et peuvent rapidement entraîner la fonte des jeunes semis ou la nécrose des racines de semis plus âgés. Les pathogènes des racines les plus fréquents sont des espèces appartenant aux genres *Phytophthora*, *Pythium*, *Fusarium*, *Rhizoctonia* et *Cylindrocarpon* (Landis *et al.*, 1990 ; Butin, 1995). Beaucoup de ces champignons sont opportunistes. Ce sont souvent des composants normaux de la rhizosphère. Ils deviennent pathogènes seulement lorsque les semis subissent un stress : pH élevé, mauvais drainage, basse température, lumière insuffisante, etc.

À l'opposé, les *Phytophthora* sont des pathogènes des racines parmi les plus dangereux ; ils sont en effet de véritables parasites, capables d'attaquer les semis en dehors d'un état de stress. Ces champignons sont difficiles à éradiquer une fois qu'ils ont été introduits. Ils peuvent même survivre à une désinfection du sol. Les *Rhizoctonia* peuvent aussi se comporter comme de véritables pathogènes et causer des dommages considérables. Certaines espèces de *Fusarium* sont également de dangereux pathogènes. Les nécroses de racines dues aux *Fusarium* sont considérées comme les maladies des semis de résineux les plus fréquentes dans le monde (Bloomberg, 1981). D'autres pathogènes ont également une distribution plus ou moins mondiale. Les *Pythium* infectent en général les racines tôt dans l'année, lorsque la température est encore basse. Les *Fusarium* se manifestent plus tard, lorsque la température est plus clémente. Les *Phytophthora* et les *Pythium* sont souvent introduits dans les pépinières par l'intermédiaire des eaux d'irrigation. *Fusarium* et *Rhizoctonia* peuvent aussi provenir de graines contaminées. Les symptômes provoqués par ces différents champignons sont très voisins, voire identiques. La détermination au laboratoire est le plus souvent nécessaire pour identifier l'agresseur.

MÉTHODES DE LUTTE BIOLOGIQUE

Les maladies dues aux pathogènes des racines sont habituellement traitées par la mise en œuvre de pratiques culturales adéquates ou par la désinfection des sols. L'utilisation des fongicides s'avère délicate. Sur le plan de la systématique, les pathogènes des racines sont assez éloignés les uns des autres. En conséquence, leur comportement vis-à-vis des fongicides est très variable. Les *Pythium* et les *Phytophthora* sont résistants à beaucoup de fongicides courants. L'utilisation des pesticides est de plus en plus réglementée en raison des risques pour ceux qui les manipulent et des risques pour l'environnement. En conséquence, la mise au point de méthodes de lutte biologique présente le plus grand intérêt.

La lutte biologique en forêt a essentiellement été mise en œuvre contre les insectes. Elle est restée au stade de la recherche dans le cas des champignons. Jusqu'à présent, la lutte biologique contre les champignons pathogènes a été moins efficace, et ses résultats plus aléatoires, que l'utilisation

Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

de pesticides. Un des problèmes a été la détermination de la survie de l'organisme utilisé. Cette difficulté pourrait être bientôt résolue grâce aux nouvelles méthodes immunologiques ou moléculaires. Ces méthodes permettent d'apprécier à la fois l'évolution des populations de pathogènes et celle des organismes antagonistes. Une autre difficulté est liée à la faible affinité de beaucoup de ces micro-organismes antagonistes avec la rhizosphère, ce qui diminue leurs possibilités d'action contre les pathogènes des racines.

La possibilité d'utiliser des champignons ectomycorhiziens en lutte biologique a été démontrée dans de nombreuses expériences. Ces champignons pourraient constituer dans l'avenir un des éléments des systèmes de lutte intégrée. Beaucoup de champignons mycorhiziens sont bien adaptés aux conditions de pépinière. Ils ont l'avantage de s'associer rapidement aux racines. De l'inoculum commercial est maintenant disponible dans un objectif général d'amélioration de la croissance. Mais les souches proposées ne sont pas considérées comme agents de lutte biologique (Whipps et Mc Quilken, 1991). Cependant, Sinclair *et al.* (1982) et Sampangi *et al.* (1986) ont démontré que *Laccaria laccata* était capable à la fois de stimuler la croissance des semis et de les protéger contre les pathogènes du sol.

Pour être efficace, un pesticide de synthèse doit être appliqué à intervalles réguliers en raison de la dégradation dont il est l'objet dans la nature. La lutte biologique par introduction de champignons ectomycorhiziens aurait l'avantage de ne pas nécessiter plusieurs interventions successives. Le champignon introduit peut en effet, une fois établi, coloniser les nouvelles racines formées ou les racines d'autres semis. L'inconvénient est la nécessité d'intervenir avant que les pathogènes des racines ne se manifestent.

LES MÉCANISMES DE L'EFFET PROTECTEUR DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS

Les champignons ectomycorhiziens peuvent protéger les racines par différentes voies (Zak, 1964 ; Marx, 1972).

- Le manteau des ectomycorhizes agit comme une barrière mécanique contre les pathogènes qui tenteraient de pénétrer dans la racine. La racine elle-même construit un autre obstacle mécanique grâce à la paroi externe des cellules de l'épiderme ou des cellules subérimées. Le manteau mycorhizien est un obstacle unique à la pénétration des pathogènes par la formation d'un réseau d'hyphes enchevêtrées et agglomérées, recouvrant aussi bien les méristèmes apicaux que les zones corticales (Marx, 1972). De plus, la partie active du manteau agit aussi comme une barrière physiologique en dégradant les toxines et les enzymes produites par les pathogènes pour dégrader les tissus des racines (Damm et Unestam, 1997a).
- Les champignons mycorhiziens peuvent produire des substances antibiotiques. Ces observations ont essentiellement été effectuées en culture pure ou sur des carpophores. Marx, en 1972, a donné une liste des champignons ectomycorhiziens capables de produire des antibiotiques et une liste de leurs effets sur les pathogènes du sol. Bien que beaucoup de champignons ectomycorhiziens présents dans les pépinières ne soient pas considérés comme producteurs d'antibiotiques, il n'est pas impossible qu'ils puissent acquérir ces propriétés dans certaines circonstances (Duchesne *et al.*, 1988a).
- Les champignons ectomycorhiziens agissent contre les pathogènes par compétition dans l'utilisation des substances carbonées exsudées par la racine. La présence de champignons symbiotiques limite la quantité totale de substances exsudées par la racine et utilisables par les pathogènes. La plupart des exsudats de la racine doivent passer par le réseau de Hartig et le manteau. Marx (1972) estime que les exsudats non utilisés par les champignons ectomycorhiziens, ou les métabolites qu'ils produisent et excrètent eux-mêmes, pourraient avoir un effet contre les pathogènes.

- Les mycorhizes pourraient stimuler le développement d'une microflore protectrice dans la rhizosphère. La rhizosphère de racines mycorhizées pourrait contenir dix fois plus de micro-organismes que celle de racines non mycorhizées. Diverses études des interactions dans la rhizosphère ont montré l'existence de bactéries améliorant la mycorhization (BAM) (Garbaye, 1994). D'autre part des bactéries associées aux mycorhizes peuvent elles-mêmes avoir un effet protecteur contre les pathogènes des racines, comme les *Phytophthora* ou les *Pythium* (Linderman, 1988 ; Malajczuk, 1985).
- Après la colonisation des racines par les champignons mycorhiziens, l'hôte peut produire des inhibiteurs contre les pathogènes. Plusieurs auteurs (Sampangi et Perrin, 1986 ; Sylvia et Sinclair, 1983) ont démontré la production par l'hôte de terpènes et de composés phénoliques en réponse à la colonisation mycorhizienne. Ces composés peuvent avoir un effet antagoniste sur certains pathogènes du sol.

LA LUTTE CONTRE LES PATHOGÈNES PAR LES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS

La plupart des études de possibilités de lutte biologique par l'utilisation des champignons mycorhiziens ont été menées dans des conditions très contrôlées, très éloignées des pratiques courantes de pépinière. La plupart des essais ont été réalisés en conditions axéniques ou semi-stériles. Cependant quelques-uns ont été menés en serre ou en pépinière. Dans ces conditions, il y a de nombreuses interactions entre symbiotes mycorhiziens, pathogènes et autres micro-organismes. Néanmoins, aussi bien en conditions contrôlées qu'en conditions plus naturelles, il a été souvent observé que les champignons mycorhiziens introduits pouvaient avoir un effet antagoniste sur les pathogènes. Il ne semble donc pas impossible que les champignons mycorhiziens puissent être utilisés dans la lutte biologique contre les pathogènes du sol.

Déjà en 1962, Katznelson *et al.* avaient démontré que les racines mycorhizées et non mycorhizées avaient une microflore rhizosphérique très différente. Les *Pythium* et *Fusarium* étaient moins fréquents autour des racines mycorhizées qu'autour des racines non mycorhizées. En contrepartie, les racines mycorhizées hébergeaient une microflore plus diversifiée que les non mycorhizées.

Marx et Davey, en 1969, ont été les premiers à démontrer que les champignons ectomycorhiziens pouvaient protéger les semis contre les infections des racines. Les semis de pins inoculés avec différents champignons étaient protégés contre *Phytophthora cinnamomi*, en raison du double mécanisme : barrière mécanique et production de substances antibiotiques. L'inoculation mycorhizienne peut assurer une protection contre les pathogènes de faiblesse. Chakravarty et Unestam ont montré en 1987 que *Laccaria laccata* pouvait protéger les semis de Pin sylvestre contre les attaques de *Cylindrocarpon*, habituellement considéré comme un pathogène qui ne se manifeste que lorsque les semis sont en conditions de stress.

Les nécroses des racines par les *Fusarium* sont considérées dans le monde comme les maladies les plus courantes des semis de résineux (Bloomberg, 1981). En conséquence, la plupart des travaux concernant la lutte biologique par l'utilisation des champignons mycorhiziens ont été orientés vers la lutte contre les *Fusarium*. En conditions stériles, le mycélium de beaucoup de champignons mycorhiziens est capable de protéger les semis contre ce pathogène (Duchesne *et al.*, 1988b ; Sylvia et Sinclair, 1983 ; Chakravarty et Hwang, 1991). Il y a aussi diminution du nombre de spores de *Fusarium* dans la rhizosphère (Duchesne *et al.*, 1988b). En conditions non stériles, *Laccaria laccata* est capable de protéger les semis de Douglas aussi bien qu'une application de bénomyl (Sinclair *et al.*, 1982).

Quelques jours après l'inoculation d'un champignon ectomycorhizien, les jeunes semis qui viennent de lever, même sans avoir encore formé de racines courtes, peuvent être protégés de la fonte

Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

causée par *Fusarium* sp. (cf. Duchesne *et al.*, 1988b ; Sylvia et Sinclair, 1983 ; Chakravarty et Unestam, 1987). La protection des racines de l'Épicéa commun par *Laccaria laccata* contre *Fusarium oxysporum* semble résulter de l'augmentation de la production de substances inhibitrices par l'hôte lui-même (Sampangi et Perrin, 1986). Tous ces résultats semblent montrer que l'effet protecteur n'est pas dû à la production d'antibiotiques par les champignons mycorhiziens. Il n'est guère possible non plus d'invoquer l'effet mécanique du manteau puisque cet effet protecteur peut se manifester avant que le manteau n'ait pu se former.

Dans des expériences réalisées en conditions stériles sur du Douglas inoculé par *Laccaria laccata*, Sylvia (1983) et Sylvia et Sinclair (1983) suggèrent que des composés phénoliques, dont la production par l'hôte est induite par *Laccaria laccata* dans les racines primaires, sont associés à l'expression de la résistance. Ils pourraient même constituer le mécanisme principal de développement de l'effet protecteur. Cependant, ces résultats sont difficiles à extrapoler aux conditions de pépinière. En conditions non axéniques en effet, beaucoup d'autres micro-organismes sont capables d'induire la production de composés phénoliques chez les semis de résineux. Dans d'autres expériences menées en conditions stériles, Duchesne *et al.* (1989) ont montré que les exsudats des racines de Pin pouvaient stimuler l'exsudation d'acide oxalique par *Paxillus involutus*. Cet acide organique, très commun dans les exsudats de champignons ectomycorhiziens, peut se comporter en composé fongicide contre les *Fusarium*.

Les champignons pathogènes du sol n'attaquent pas que les racines courtes. Les nécroses sont souvent plus profondes sur les racines longues. Damm et Unestam (1997a) ont montré que les racines longues pouvaient aussi être protégées par l'inoculation de champignons ectomycorhiziens. Ils ont par exemple démontré que les racines longues de semis de Pin sylvestre, inoculés par *Laccaria laccata*, étaient en partie protégées contre une infection par *Rhizoctonia* sp. Le potentiel d'infection du sol par *Rhizoctonia* était diminué là où des semis mycorhizés s'étaient développés. Les semis de Pin sylvestre protégés par *Laccaria laccata* avaient aussi une plus grande activité photosynthétique que les semis attaqués et non associés à ce symbiote ectomycorhizien. Cette amélioration de la photosynthèse avait pour conséquence la possibilité de formation de nouvelles racines secondaires (Damm et Unestam, 1997b). Dans ces essais, les *Rhizoctonia* détruisaient surtout les extrémités des racines longues. En conséquence, ces auteurs ont observé une augmentation du nombre de dichotomies sur les racines courtes survivantes, colonisées par *Laccaria laccata*. De plus, il y a stimulation de la colonisation de ces racines dichotomisées supplémentaires par un champignon ectomycorhizien spontané : *Thelephora terrestris*. La même stimulation du potentiel de mycorhization a été observée après section des racines longues ou "habillage" (Unestam et Damm, 1994).

LES PROBLÈMES À RÉSOUDRE POUR LE FUTUR

Un des problèmes est que l'inoculation par un champignon mycorhizien ne détruit que rarement complètement les pathogènes et ne réduit que le nombre de spores dans la mycorhizosphère. L'association de l'inoculation ectomycorhizienne avec l'utilisation modérée de fongicides pourrait être une solution. Chakravarty *et al.* (1990) ont montré que l'association du champignon mycorhizien, *Paxillus involutus*, avec de très faibles doses de fongicides (bénomyl ou oxine benzoate) pouvait être très efficace contre les infections par *Fusarium*. Il a été plusieurs fois démontré que les champignons mycorhiziens résistent mieux aux traitements fongicides que les pathogènes cibles (Trappe *et al.*, 1984 ; Unestam *et al.*, 1992). Certains fongicides, et en particulier les fongicides systémiques, peuvent cependant inhiber le développement mycorhizien.

Un grand espoir pour améliorer le rôle des mycorhizes et leur utilisation en pépinière réside dans la compréhension des phénomènes qui conditionnent leur vitalité. Des mycorhizes en pleine activité sont beaucoup plus efficaces dans la lutte contre les pathogènes que les mycorhizes sénescentes

(Damm et Unestam, 1997b). La vitalité des mycorhizes dépend de nombreux facteurs : la vitalité propre des racines, l'état nutritionnel des semis, le pH, la saison, etc. Des efforts doivent être faits pour déterminer les facteurs dont le contrôle permettrait de maintenir les mycorhizes actives pendant toute la période de production des plants en pépinière.

Beaucoup de mycorhizes en pépinière n'ont que de faibles effets protecteurs et ne produisent que de faibles quantités de substances antagonistes. Leur transformation par des gènes connus pour leur rôle dans le contrôle de la production d'inhibiteurs pourrait permettre d'augmenter la capacité protectrice des champignons ectomycorhiziens de pépinière. Ces gènes semblent exister dans certains champignons ectomycorhiziens normalement présents en forêt ou chez d'autres basidiomycètes. Cependant, en dehors du problème de la faisabilité de telles transformations, il se poserait une question d'éthique. Avons-nous le droit d'introduire en forêt des micro-organismes modifiés ?

CONCLUSIONS

L'utilisation des champignons ectomycorhiziens est probablement un des meilleurs moyens possibles pour promouvoir la lutte biologique contre les pathogènes du sol dans les pépinières forestières. Certains champignons mycorhiziens ont manifestement la capacité de réduire le niveau d'attaque des racines. Il est cependant vrai que la plupart des résultats ont été obtenus dans des conditions très contrôlées. Néanmoins, la recherche dans ce domaine est relativement récente, comparée à celle qui est menée pour améliorer les possibilités de lutte biologique en agriculture. La lutte biologique en pépinière forestière nécessite plus d'efforts de recherche. Avec plus de connaissances sur les mécanismes qui induisent la diminution des effets des pathogènes par les champignons ectomycorhiziens, il devrait être possible de réaliser des essais à plus grande échelle dans de véritables conditions de pépinière. L'effet protecteur est sous l'influence des facteurs du milieu, du comportement de la plante-hôte, du comportement des champignons symbiotiques et des interactions multiples avec les autres micro-organismes du sol. En conséquence, il est parfois difficile de répéter une expérience de lutte biologique couronnée de succès dans des conditions réelles et à grande échelle.

Comme les champignons ectomycorhiziens ne peuvent à eux seuls être utilisés pour éradiquer les pathogènes du sol, il faut les utiliser en association avec les autres possibilités de lutte. Dans l'état actuel de nos connaissances, leur utilisation peut être associée à l'utilisation raisonnée de certains fongicides. Les champignons ectomycorhiziens doivent être introduits avant que les pathogènes aient pu atteindre un niveau de population trop agressif.

L'utilisation des champignons ectomycorhiziens ne peut, à elle seule, être un moyen de contrôle des pathogènes des racines. Elle doit cependant être intégrée dans un ensemble plus large de moyens de lutte.

Elna STENSTRÖM - Eva DAMM - T. UNESTAM
SWEDISH UNIVERSITY OF AGRICULTURAL SCIENCES
Box 7026
S-75007 UPPSALA (SUÈDE)

BIBLIOGRAPHIE

- BLOOMBERG (W.J.). — Diseases caused by *Fusarium* in forest nurseries. In : *Fusarium*, diseases, biology and taxonomy / P.E. Nelson, T.A. Toussoun, R.J. Cook Eds. — University Park, Pennsylvania State University Press, 1981. — pp. 178-187.
- BUTIN (H.). — Tree diseases and disorders / D. Lonsdale Eds. — Oxford : Oxford University Press, 1995. — 252 p.
- CHAKRAVARTY (P.), HWANG (F.). — Effect of an ectomycorrhizal fungus, *Laccaria laccata*, on *Fusarium* damping-off in *Pinus banksiana* seedlings. — *European Journal of Forest Pathology*, vol. 21, 1991, pp. 97-106.
- CHAKRAVARTY (P.), PETERSON (R.L.), ELLIS (B.E.). — Integrated control of *Fusarium* damping-off in red pine seedlings with the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* and fungicides. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 20, 1990, pp. 1283-1288.
- CHAKRAVARTY (P.), UNESTAM (T.). — Mycorrhizal fungi prevent disease in stressed pine seedlings. — *J. Phytopathology*, vol. 118, 1987, pp. 335-340.
- DAMM (E.), UNESTAM (T.). — Protection of *Pinus sylvestris* seedlings by ectomycorrhiza. I- Dammage caused by *Rhizoctonia* sp. on non mycorrhizal and mycorrhizal roots. — *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1997a (accepted).
- DAMM (E.), UNESTAM (T.). — Protection of *Pinus sylvestris* seedlings by ectomycorrhiza. II- Interaction between *Rhizoctonia* sp., mycorrhiza and seedling photosynthesis. — *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1997b (accepted).
- DUCHESNE (L.C.), ELLIS (B.E.), PETERSON (R.L.). — Disease suppression by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* : contribution of oxalic acid. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 67, 1989, pp. 2726-2730.
- DUCHESNE (L.C.), PETERSON (R.L.), ELLIS (B.E.). — Pine root exudate stimulates the synthesis of antifungal compounds by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. — *New Phytologist*, vol. 108, 1988a, pp. 471-476.
- DUCHESNE (L.C.), PETERSON (R.L.), ELLIS (B.E.). — Interaction between the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* and *Pinus resinosa* induces resistance to *Fusarium oxysporum*. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 66, 1988b, pp. 558-562.
- GARBAYE (J.). — Helper bacteria : a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. — *New Phytologist*, vol. 128, 1994, pp. 197-210.
- KATZNELSON (H.), ROUATT (J.W.), PETERSON (E.A.). — The rhizosphere effect of mycorrhizal and nonmycorrhizal roots of yellow birch seedlings. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 40, 1962, pp. 257-276.
- LANDIS (T.D.), TINUS (R.W.), MC DONALD (S.E.), BARNETT (J.P.). — The container tree nursery manual. Volume five : The biological component : Nursery pests and mycorrhiza. — Washington DC : Public Affairs Office, 1990 (USDA Forest Service, Agriculture Handbook 674).
- LINDERMAN (R.G.). — Mycorrhizal interactions with the rhizospheric microflora ; The mycorrhizosphere effect. — *Phytopathology*, vol. 76, n° 3, 1988, pp. 366-371.
- MALAJCZUK (N.). — Perspective on ectomycorrhizal-pathogen interactions. In : Proceedings 6th North American Conference on Mycorrhizae, 1984, Bend, Oregon (USA) / Randy Molina Ed. . — Forest Research Laboratory, 1985. — pp. 123-124.
- MARX (D.H.). — Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. — *Annual Review of Phytopathology*, 10, 1972, pp. 429-454.
- MARX (D.H.), DAVEY (C.B.). — The influence of ectotropic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. III- Resistance of aseptically formed mycorrhizae to infection by *Phytophthora cinnamomi*. — *Phytopathology*, vol. 59, 1969, pp. 549-558.
- SAMPANGI (R.), PERRIN (R.), LE TACON (F.). — Disease suppression and growth promotion of Norway spruce and Douglas-fir seedlings by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in forest nurseries. In : Physiological and Genetical aspects of mycorrhizae. 1st Eur. Symp. Mycorrhizae, Dijon, France, 1985 / V. Gianinazzi-Pearson, S. Gianinazzi Eds. — 1986. — pp. 799-806.
- SAMPANGI (R.), PERRIN (R.). — Attempts to elucidate the mechanisms involved in the protective effect of *Laccaria laccata* against *Fusarium oxysporum*. In : Physiological and Genetical aspects of mycorrhizae. 1st Eur. Symp. Mycorrhizae, Dijon, France, 1985 / V. Gianinazzi-Pearson, S. Gianinazzi Eds. — 1986. — pp. 807-810.
- SCHÖNHAR (S.). — Untersuchung über das vorkommen pilzlicher Parasiten an Feinwurzeln 70- bis 90 jähriger Fichten (*Picea abies* Karst.). — *Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde und Forstpflanzenschüchtung*, vol. 33, 1987, pp. 77-80.
- SINCLAIR (W.A.), SYLVIA (D.M.), LARSEN (A.O.). — Disease suppression and growth promotion in Douglas-fir seedlings by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata*. — *Forest Science*, vol. 28, 1982, pp. 191-201.
- SMITH (S.E.), READ (D.J.). — Mycorrhizal symbiosis. — London : Academic Press, 1997. — 605 p.
- SYLVIA (D.M.). — Role of *Laccaria laccata* in protecting primary roots of Douglas-fir from root rot. — *Plant and Soil*, vol. 71, 1983, pp. 299-302.
- SYLVIA (D.M.), SINCLAIR (W.A.). — Phenolic compounds and resistance to fungal pathogens induced in primary roots of Douglas-fir seedlings by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata*. — *Phytopathology*, vol. 73, 1983, pp. 390-397.
- TRAPPE (J.M.), MOLINA (R.), CASTELLANO (M.). — Reactions of mycorrhizal fungi and mycorrhiza formation to pesticides. — *Annual Review of Phytopathology*, vol. 22, 1984, pp. 331-359.
- UNESTAM (T.), DAMM (E.). — Biological control of seedling diseases by ectomycorrhizae. In : Diseases and insects in forest nurseries, Dijon, France, 1993. — Paris : INRA, 1994. — pp. 173-178 (Les Colloques ; n° 68).
- UNESTAM (T.), CHAKRAVARTY (P.), DAMM (E.). — Fungicides : *in vitro* tests not useful for evaluating effects on ectomycorrhizae. — *Agric., Ecosystems Environ.*, vol. 28, 1992, pp. 535-538.

- WHIPPS (J.M.), MC QUILKEN (M.P.). — Aspects of biocontrol of fungal plant pathogens. *In* : Exploitation of microorganismes / D.G. Jones Ed. . — London : Chapman and Hall, 1993. — pp. 45-79.
- ZAK (B.). — Role of mycorrhiza in rootdisease. — *Annual Review of Phytopathology*, vol. 2, 1964, pp. 377-392.

LE RÔLE DES MYCORRHIZES DANS LA PROTECTION DES ARBRES FORESTIERS CONTRE LES AGENTS PATHOGÈNES DU SOL (Résumé)

Dans les pépinières forestières, les racines des semis sont souvent attaquées par des champignons pathogènes. Diverses techniques culturales et des fongicides sont utilisés pour lutter contre ces maladies et éviter leur développement. Des méthodes de lutte biologique peuvent aussi être utilisées, comme l'inoculation de champignons mycorrhiziens. De nombreux essais ont montré que la lutte biologique à l'aide de champignons ectomycorhiziens pouvait être efficace. Néanmoins, cette méthode demande encore à être affinée pour pouvoir être utilisée à grande échelle. Même si le contrôle des pathogènes des racines par les mycorrhizes n'est pas la seule méthode possible de lutte, il devrait être, dans le futur, une des méthodes à utiliser dans la lutte biologique intégrée contre les pathogènes du sol.

THE ROLE OF MYCORRHIZAE IN PROTECTING FOREST TREES FROM SOIL PATHOGENS (Abstract)

Planting stock roots in forest nurseries are often attacked by pathogenic fungi. Various tilling techniques and fungicides are used to prevent infection and spreading of the pathogens. Alternatively, biological control methods such as inoculation with mycorrhizal fungi can be used. Many trials have shown that biological control using ectomycorrhizal fungi can be effective. However, this method will require further refinement before it can be used on a large scale. Although not the only method for root pathogen control, mycorrhizae are likely to be part of integrated pest and disease management in the future.
