



TRICHODERMA UNE SOLUTION DE BIOCONTROLE

ARTICLE

Mode d'action et synthèse des publications scientifiques disponibles sur les graminées à gazon.

Auteur : R. GIRAUD

Les premières publications scientifiques sur *Trichoderma* datent des années 30. A cette époque, les *Trichoderma* sont déjà connus pour leur production d'antibiotiques affectant d'autres microorganismes mais également pour leur aptitude à agir en tant qu'organismes de biocontrôle^{1,2}. Depuis ce temps, le monde scientifique a beaucoup appris sur leurs mécanismes d'action et sur leurs diverses applications commerciales. Les premières formulations commerciales à base de souches sélectionnées datent des années 80³. Sur le marché gazon, le produit *Bio-Trek 22G®* à base de la souche de *Trichoderma Harzianum* T22 a été introduit en 1996 aux USA par la société *Wilbur-Ellis*. Cette souche T22 est issue du travail effectué par des chercheurs de l'université de Cornell³. C'est probablement la souche la plus connue et la plus étudiée à l'heure actuelle pour sa compétitivité et pour son efficacité en tant que biocontrôle. Sur gazon, c'est quasiment la seule souche documentée avec de nombreux essais sur différents champignons pathogènes⁴⁻⁸.

En France, les premiers travaux effectués pour isoler et commercialiser des souches de *Trichoderma* datent également des années 80⁹ et concernent les cultures maraîchères. La première et seule spécialité commerciale homologuée sur gazon date de 2012 avec la gamme *Trianum®* de la société *Koppert* qui utilise sans surprise la souche T22. Différentes études ont d'ailleurs été



Figure 1 : *Trichoderma* sur milieu V8 en boîte de Pétri. La thalle est plus ou moins hyaline devenant blanc et vert en vieillissant avec des amas duveteux bleu-verts de conidies très caractéristiques du champignon. En général, sa croissance sur milieu gélosé est extrêmement rapide après germination des spores.

menées en France par la société afin de prouver l'efficacité de ses produits sur *Dollar Spot*^{4,10}.

Deux propriétés concernant *Trichoderma spp.* peuvent être citées et seront développées plus loin dans cet article : ils améliorent la croissance et la productivité des plantes¹¹ et ils possèdent un effet suppressif des maladies dans le sol¹² en tant que champignons antagonistes mais également en tant qu'éliciteurs¹³.

Trichoderma déploie d'ailleurs les mécanismes suivants pour tenir ses adversaires en échec :

- **Mycoparasitisme** : l'antagoniste attaque le pathogène en perçant les hyphes et en les envahissant. *Trichoderma* pénètre dans les hyphes de *Rhizoctonia Solani* par lyse des parois au moyen des enzymes glucanases et chitinase¹⁴.
- **Antibiose** : *Trichoderma* exerce une action fongistatique à distance (antibiotiques volatils) atteignant surtout les jeunes hyphes. C'est surtout le fait de *Trichoderma Viride*, tandis qu'une autre espèce *Trichoderma Harzianum* inhibe la formation de sclérotés chez *Botrytis Cinerea* et *Sclerotinia Sclerotiorum*¹⁵.
- **Compétition nutritive**, en relation avec une occupation rapide du milieu : Elle a été mise en évidence surtout dans la rhizosphère mais elle est également vraie dans une moindre mesure dans la phyllosphère. *Trichoderma* est capable de se développer avec des concentrations faibles en éléments nutritifs par rapport à d'autres champignons¹⁶.

Le Saviez-vous?

Il est couramment admis que certains composts peuvent avoir un effet fongicide. Il est possible d'attribuer cet effet à l'activité de *Trichoderma spp.* par le biais de différents mécanismes¹⁷.

TRICHODERMA SPP., UN CHAMPIGNON OPPORTUNISTE ET SYMBIOTIQUE

De nombreux microorganismes en symbiose avec les plantes leur sont extrêmement bénéfiques. En ce sens, les champignons du genre *Trichoderma*¹⁸, les bactéries de la rhizosphère comme les *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Streptomyces* ou *Entérobactéries* ont développé au fil du temps différents mécanismes induisant une amélioration de la résistance des plantes aux maladies mais également une stimulation de leur croissance et de leur productivité^{19,20}. *Trichoderma spp.* sont des champignons naturellement présents dans le sol et représentent des constituants des communautés fongiques de la rhizosphère. Ils sont présents sur la surface des racines de nombreuses plantes, sur les écorces en décomposition mais également sur les sclérotés et propagules d'autres champignons²⁰. Ils sont d'excellents compétiteurs saprophytes car ils possèdent une croissance rapide et sont capables de se développer avec des teneurs en éléments nutritifs faibles par rapport à d'autres champignons saprophytes¹⁶. Par exemple, dans les plantations de thé, ils font efficacement concurrence au champignon pathogène *Armillaria mellea*²¹.

Pour assurer leur croissance,

les champignons ont besoin d'une source d'énergie : l'azote, le carbone et certains minéraux essentiels comme le phosphore et le potassium²². Différentes études ont montré que *Trichoderma* peut utiliser de nombreuses sources de carbone comme les monosaccharides, les disaccharides, les polysaccharides complexes, les purines, pyrimidines et acides aminés, tanins condensés, catéchines, aldéhydes et acides organiques ; mais aussi le méthanol, le méthylamine et le formate^{23,24}. Bien que l'ammonium soit la source d'azote la plus rapidement utilisable par le champignon en milieu gélosés, d'autres sources comme les acides aminés, l'urée, les nitrates et même les nitrites peuvent permettre une croissance abondante du champignon²⁵.

Trichoderma est capable de se développer aussi bien dans des sols acides qu'alcalins. Ceci expliquerait en partie sa capacité de recolonisation des sols mais également de biocontrôle à spectre large¹⁶. Une étude anglaise a d'ailleurs montré que *Trichoderma Virens* était capable de parasiter les sclérotés du pathogène *Sclerotia sclerotiorum* sur de larges gammes d'humidités (10 à 80%) et de pHs (entre 5 et 8)¹⁶.



Figure 2 : *Trichoderma Viride* sur une écorce d'arbre. Les trichodermes sont fréquemment rencontrés sur les écorces en décomposition.



COMPÉTENCES DE COLONISATION DE LA RHIZOSPHERE

Les compétences de colonisation de la rhizosphère (milieu racinaire) par *Trichoderma* sont connues et étudiées depuis 1987²⁶. Contrairement aux idées reçues, cette capacité à coloniser la rhizosphère n'est pas un trait commun chez *Trichoderma spp.* et peu de souches compétentes ont été observées²⁷⁻²⁹. En effet, la plupart des trichodermes ne se développent pas en-dessous de 2 à 8 cm de profondeur⁶. Les souches diffèrent donc drastiquement dans leur capacité à coloniser la rhizosphère. Naturellement, leur nombre et leur physiologie ne permettent donc pas un contrôle satisfaisant des pathogènes⁵. En ce sens, la mutagenèse et la méthode de fusion de protoplaste^{3,29} ont permis d'obtenir des souches de biocontrôle fortement colonisatrices de la rhizosphère et résistantes à certains fongicides. Les meilleures souches seront d'ailleurs capables de coloniser la rhizosphère et d'apporter leurs bienfaits durant toute la vie des plantes annuelles³⁰. La souche T22 est à ce titre probablement celle dont le pouvoir colonisateur est le plus élevé à ce jour⁶. Le schéma de colonisation et la distribution des populations autour des racines est singulière. Elle permet d'obtenir une colonisation dense dans toutes les portions des racines, contrairement à la plupart des souches dont la densité est en général plus forte sur les parties supérieures et inférieures des racines²⁹. Les mécanismes à l'origine de cette capacité sont mal élucidés. A priori, les souches fortement colonisatrices produisent plus de cellulase ce qui leur permettrait d'obtenir plus de nutriments autour des racines et particulièrement au niveau de la couche de mucigel²⁷. A noter que les premières souches sélectionnées pour leurs compétences colonisatrices étaient des souches résistantes au *bénomyl* qui par coïncidence, produisaient plus de cellulase²⁶.

ACTION DIRECTE SUR LES CHAMPIGNONS PATHOGENES ET MYCOPARASITISME

De nouveaux modèles décrivant les mécanismes d'action directe de *Trichoderma spp.* sur les champignons pathogènes ont été proposés au début des années 2000¹⁸. Ces mécanismes incluent :

- La production d'antibiotiques toxiques pour les champignons cibles et le mycoparasitisme⁶
- L'inhibition d'enzymes nécessaires aux pathogènes pour pénétrer la surface des plantes³¹
- La compétition pour les nutriments³² incluant ceux nécessaires à la germination des propagules des champignons pathogènes proche des graines^{33,34}

MÉCANISMES A L'ORIGINE DU MYCOPARASITISME

Les mécanismes complexes à l'origine du mycoparasitisme

incluent la croissance directe vers la cible, l'attachement et l'enroulement autour de ce même champignon ainsi que la production d'une gamme d'enzymes antifongiques extracellulaires^{12,20}. Récemment, la compréhension génétique du mycoparasitisme a changé de manière substantielle¹⁹. Il a notamment été montré que *Trichoderma* peut « sentir » la présence d'un champignon cible et croître en direction de ce dernier³⁵. Lorsque celui-ci détecte la présence d'un champignon cible, la production d'enzyme exo-chitinase démarre, catalysant la libération de fragments de paroi cellulaire de la cible. La présence de ces fragments aux alentours de *Trichoderma* induit alors la production de nouvelles enzymes toxiques pour les parois cellulaires de la cible³⁶. En se diffusant, ces nouvelles enzymes dégradent enfin ces parois avant même le contact direct entre *Trichoderma* et sa cible^{36,37}. Ces fragments stimulent de manière considérable la production d'enzymes

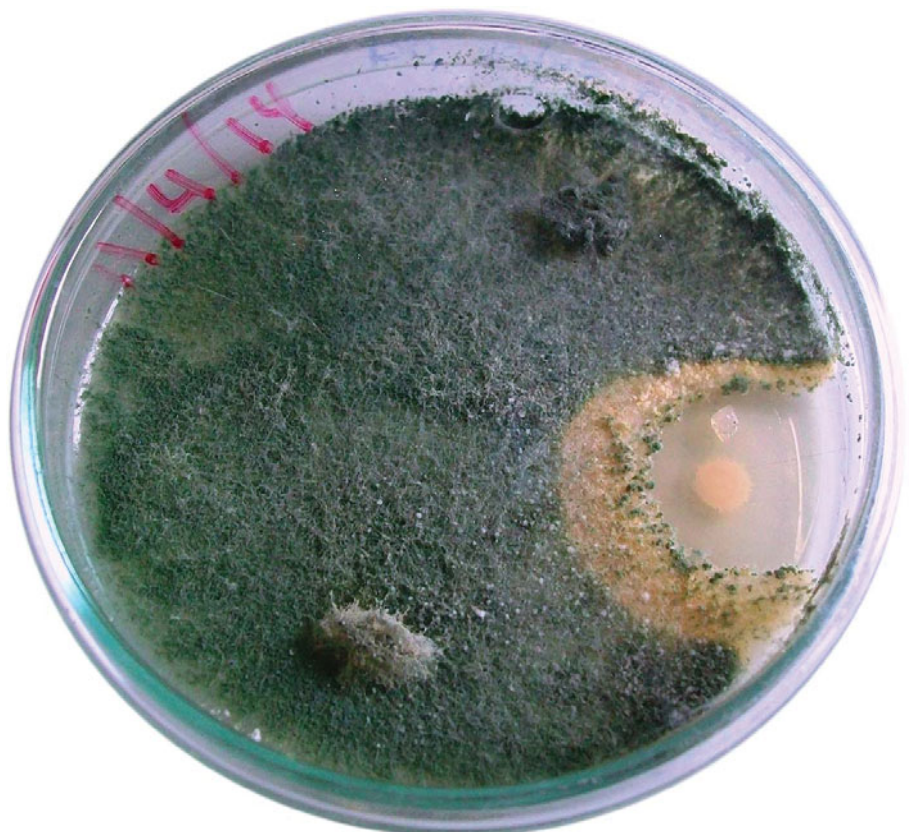


Figure 3 : Mycoparasitisme de *Trichoderma* contre le champignon pathogène : *Rhizoctonia Solani*. Ce dernier est contenu sur la droite de la boîte de Pétri.

mais également une cascade de changements physiologiques au sein de *Trichoderma* dont une stimulation de sa croissance¹⁹.

PROPRIÉTÉS DES ENZYMES PRODUITES PAR TRICHODERMA SPP.

Comme expliqué dans le paragraphe précédent, *Trichoderma spp.* sont des producteurs efficaces d'enzymes diverses et variées comme la cellulase qui permet la dégradation de la cellulose^{38,39}. Il a également été montré que ces champignons produisaient une large gamme d'enzymes extracellulaires impliquées dans la suppression de maladies des plantes⁴⁰.

Une gamme complexe d'enzymes chitinolitiques ou glucanolitiques sont impliquées dans le biocontrôle des champignons pathogènes chez *Trichoderma*¹⁹. Il existe par exemple³⁰ *chitinases* différentes en termes de composition ou de structure génétique (exo ou *endochitinases*) mais aussi diverses *glucanases*. Ces enzymes exercent en général un effet antifongique. Elles sont impliquées dans la dégradation des parois cellulaires du

pathogène et facilitent la pénétration de *Trichoderma* dans le champignon cible mais exercent également une action toxique sur son développement. Prises séparément, elles agissent d'une manière spécifique mais lorsqu'elles sont en mélange, une forte synergie est observée et l'activité antifongique peut être jusqu'à 40 fois plus élevée⁴¹. Les gènes encodant ces protéines ont d'ailleurs été isolés puis insérés dans certaines plantes où ils ont permis d'induire une résistance à certains champignons pathogènes⁴²⁻⁴⁴. De plus, ces enzymes exercent une activité synergique avec les antibiotiques également produits par le champignon. Une autre étude a montré que *Trichoderma Harzianum* produisait des enzymes hydrolytiques et des antibiotiques peptidol qui agissent de manière synergique sur la germination des spores fongiques et sur le développement mycélien⁴⁵.

Enfin, ces enzymes sont également fortement synergiques dans leur activité antifongique lorsqu'elles sont combinées avec des fongicides dont le mode d'action affecte les membranes cellulaires des champignons pathogènes⁴⁶. Il

est pourtant étonnant de constater qu'aucune spécialité commerciale n'inclue une ou plusieurs de ces enzymes à l'heure actuelle¹⁹.

TRICHODERMA SPP., UN ÉLICITEUR DES PLANTES

Outre l'action directe sur les champignons pathogènes, *Trichoderma spp.* possède également une action remarquable sur les plantes qui n'a été étudiée que récemment¹⁹.

D'abord, *Trichoderma spp.* sont d'excellents éliciteurs de résistance locale ou systémique induite des plantes face aux pathogènes¹³. Le spectre d'action est large et englobe les champignons, les oomycètes, les bactéries et même certains virus¹⁸. Les trichodermes, spécialement les souches compétentes de la rhizosphère, colonisent la surface des racines et pénètrent l'épiderme et le cortex⁴⁷. Lorsque les hyphes de trichodermes pénètrent à l'intérieur des racines, une série de métabolites bioactives produite par le champignon induisent des mécanismes biochimiques qui limitent ensuite sa croissance à l'intérieur de la plante¹⁹. Cette réaction n'a pas toujours lieu, il existe en effet des

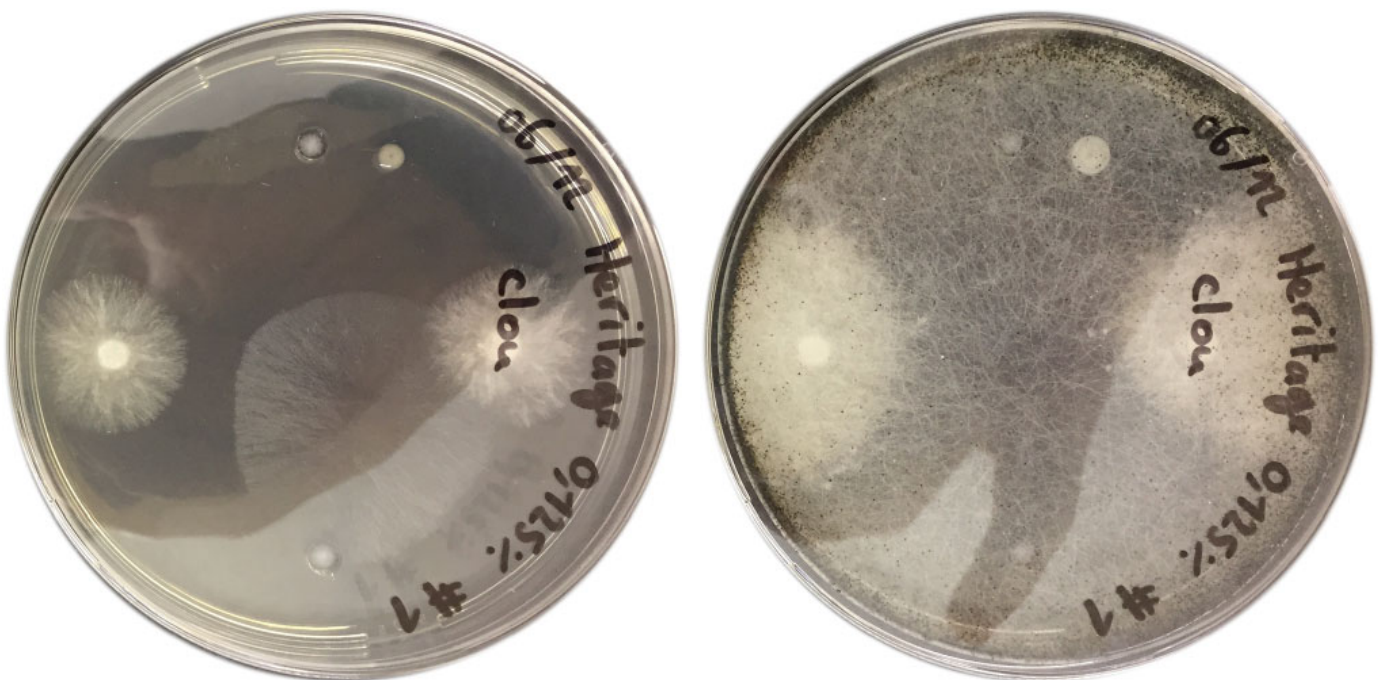


Figure 4 : A gauche : 2 souches de fusariose froide (*Microdochium Nivale* : les deux "cercles" à droite et à gauche) ont été incubées dans une boîte de Pétri avec une souche de *Trichoderma Harzianum* (cercle central avec plus de transparence). A droite : 5 jours plus tard, *Trichoderma* a colonisé toute la boîte, la fusariose est contenue sur les extrémités et ne croît plus. Ceci n'est malheureusement possible qu'à 20°C.



trichodermes endophytes qui colonisent le système vasculaire de certaines plantes.

De cette interaction résulte une résistance locale et systémique pour la plante colonisée¹⁸. Ainsi, contrairement aux croyances, le contrôle d'une des maladies du coton (*Rhizoctonia Solani*) par *Trichoderma Virens* n'est pas due à la production d'antibiotiques ou au mycoparasitisme mais par la capacité du trichoderme à induire la production de phytoalexines (terpènes)⁴⁸. Pour la plupart des trichodermes, la résistance induite dans la plante est systémique¹⁸. Cette résistance peut d'ailleurs être temporairement et spatialement distante du site d'application de *Trichoderma*. Par exemple, au cours d'une étude, la souche de *Trichoderma Harzianum* T22³ a été appliquée au moment de la transplantation sur les racines de tomates. Après 120 jours, les symptômes du mildiou aérien (*Phytophthora infestans*) apparurent sur les feuilles mais au bout de 2 ans d'essais, alors que celle-ci étaient seulement présente sur les racines, il y avait jusqu'à 80% de diminution de la maladie en présence de la souche de *Trichoderma*¹⁸.

STIMULATION DE LA CROISSANCE DES PLANTES

Lorsque Certaines souches de trichodermes symbiotiques permettent également de stimuler la croissance des plantes. Cet effet a notamment été largement étudié sur maïs et les effets bénéfiques pour cette plante sont les suivants^{30,49} :

- Changements dans la composition microflorale des racines
- Amélioration du prélèvement en nutriments dont l'azote
- Amélioration de la solubilisation des nutriments du sol
- Amélioration de la croissance racinaire
- Stimulation du chevelu racinaire
- Développement racinaire plus profond

Cette stimulation de la croissance est en partie due à une meilleure disponibilité des éléments nutritifs et notamment à l'aptitude de la souche à solubiliser le phosphate, le zinc, le manganèse, le fer et le cuivre⁵⁰. Certaines plantes réagissent différemment suivant la souche d'organisme de biocontrôle. *Trichoderma* est quant à lui actif sur de nombreuses espèces végétales et il ne semble pas

exister de forte interaction génétique avec les plantes¹⁹. Pourtant, cette remarque n'est pas vraie avec le maïs en ce qui concerne la stimulation de la croissance. La génétique du maïs semble avoir une forte influence sur sa manière de réagir en présence de *Trichoderma*. Une étude a d'ailleurs identifié les gènes impliqués dans l'amélioration de sa croissance en présence du champignon⁴⁹. Suivant la variété de maïs, le trichoderme peut même avoir des effets négatifs sur la croissance de la plante. Cette composante génétique pourrait ainsi expliquer la variabilité observée dans les essais ou applications commerciales. Selon un scientifique spécialiste de *Trichoderma*, si les souches sélectionnées n'étaient appliquées qu'aux variétés répondant de manière positive au champignon symbiotique, le rendement moyen augmenterait et la variabilité dans les résultats diminuerait systématiquement¹⁹. De plus, la souche T22 étant colonisatrice forte des racines, une dose faible peut avoir des effets sur le long terme, réduisant fortement le coût des applications de fongicides. Ainsi il semble essentiel, afin de garantir une efficacité pour des applications commerciales, de bien connaître l'interaction *Trichoderma*/champignon pathogène/plante¹⁹. Jusque dans les années 2000, la plupart des sélections ou améliorations de souches étaient basées sur la production d'antibiotiques ou sur le mycoparasitisme des souches. Cette sélection se faisait d'ailleurs in-vitro sur boîte de Pétri et milieux gélosés. Outre les excellents résultats obtenus en laboratoire, les essais au champ n'étaient pas toujours au rendez-vous. Une des raisons explicatives est l'interaction *Trichoderma*/champignon pathogène/plante évoquée dans le paragraphe précédent. La résistance locale ou systémique induite par *Trichoderma* possède un rôle important dans le biocontrôle du champignon pathogène et dépend de cette interaction. Les méthodes modernes de screening permettent désormais d'améliorer les souches existantes avec une



Figure 5 : mycélium caractéristique en "arborescence" de *Trichoderma Harzianum* au microscope.

meilleure prise en compte de ces interactions pour des résultats sûrement plus fiables⁴⁹.

TRICHODERMA ET MALADIES DU GAZON - LA SOUCHE T22

DÉVELOPPEMENT AUX USA : 2 ÉTUDES MAJEURES SUR GAZON

Dans les années 80, plusieurs chercheurs développèrent la souche de *Trichoderma Harzianum* T22 à l'aide de techniques de mutagenèse et de fusion de protoplaste^{3,29}. Celle-ci avait l'avantage, outre le biocontrôle de certains champignons pathogènes des plantes, de coloniser de manière très efficace la zone racinaire, caractéristique peu commune chez l'espèce. Cette souche fut rapidement inscrite à l'US Environmental Protection Agency pour être ensuite utilisée par des industriels et mise sur le marché.

Les premiers essais sur gazon avec la souche T22 ont démarré en 1990 à l'université de Cornell, dans la région de New York⁸. Ces essais ont été menés sur 4 saisons, sous serre mais également au champ sur gazonnière en agrostide stolonifère entretenue comme un green de golf (tonte à 5 mm). A l'époque, le produit se trouvait sous forme de granulés à épandre, inoculés sur différents supports (mélange de son de blé avec de la tourbe ou support argileux de type montmorillonite)⁸. Les champignons pathogènes étudiés étaient *Dollar Spot*, *Brown Patch* et *Pythium*. Les résultats de cette étude ont montré :

- A nouveau la forte capacité de la souche T22 à coloniser la rhizosphère et le milieu racinaire du gazon (agrostide stolonifère). Sous serre, la population de *Trichoderma* est restée proche de 5.10^5 cfu/g de sol pendant les 45 jours d'essais après seulement une application. Au champ, suite à une application mensuelle depuis Mai jusqu'à Septembre, la population s'est maintenue pendant 8 mois aux alentours de $3-5.10^5$ cfu/g de sol et ceci

avec l'hiver rigoureux de la région de New York. De plus, la souche semble s'installer aussi bien en conditions alcalines (pH 8) qu'en conditions plus acides (pH 6.4).

- Sous serre, la souche T22 limite la sévérité des trois maladies du gazon durant les 14 jours d'essais de manière significative au-delà de 10^5 cfu/g de sol. A 10^6 cfu/g de sol, le contrôle devient acceptable (environ 50% de contrôle par rapport au témoin).
- Au champ, la souche T22 limite également la sévérité et les dégâts foliaires causés par *Dollar Spot* lors des stades initiaux de la maladie. La vitesse d'infestation n'est pas réduite par rapport au témoin mais seulement retardée, de 33 jours en 1993 et de 17 jours en 1994. De 1990 à 1994, les essais menés avec deux applications en début de saison ou une application par mois ont permis d'obtenir un contrôle moyen de 54% par rapport au témoin (38 à 71% suivant le traitement). Le propiconazole, appliqué une fois en début de saison ne contrôle pas aussi bien les champignons pathogènes mais son efficacité monte jusqu'à 100% lorsqu'il est appliqué une fois par mois pendant la période de forte pression des pathogènes. Il est cependant important de prendre du recul sur les résultats : la souche ne permet pas d'éliminer *Dollar Spot*, *Brown Patch* et *Pythium* mais seulement d'en réduire les symptômes et de retarder leur apparition et concerne principalement les premiers stades de développement des maladies.
- Au champ, les différents protocoles (deux applications en début de saison ou une application par mois à partir de Mai-Juin) ont maintenu les populations de *Trichoderma* à des valeurs de $3-5.10^5$ cfu/g de sol. Cette densité diminue significative les dégâts causés par les trois champignons pathogènes. Pour cela, des

applications de 6.4 g/m^2 sont nécessaires avec un produit concentré à 5.10^8 cfu/g.

En 1995, suite à la précédente étude, la société *TGT* démarra la fabrication de produits de biocontrôle à base de cette souche et la société *Wilbur-Ellis* mis sur le marché le premier produit de biocontrôle contenant *Trichoderma Harzianum* : *Bio-Trek 22G*[®]. La première année, le produit était formulé sur base de montmorillonite granulée jugée trop poussiéreuse^{5,8}. La formulation posait également des problèmes d'efficacité de colonisation lorsqu'elle était appliquée en surface. Les meilleurs résultats étaient obtenus lorsque le produit était directement incorporé au sol (aérations).

Au même moment, l'équipe de chercheurs développait déjà un autre produit pour pulvérisation foliaire⁷. En effet, la précédente étude concluait sur la difficulté à contrôler les symptômes foliaires des maladies du gazon par un épandage granulé (impliquant seulement une colonisation des racines du gazon par *Trichoderma*). A l'époque, la pulvérisation de suspensions sporales de *Trichoderma* avait été utilisée avec succès sur les cultures fruitières ou maraîchères^{51,52}. *Trichoderma* est en effet capable de survivre sur le phylloplan (feuillage) des tomates pendant 2 semaines⁵³. L'idée était donc de voir si ces observations étaient transposables sur gazon. Les résultats de cette seconde étude ont montré que :

- Suite à une application foliaire sous serre, la souche T22 peut survivre à la surface des feuilles au moins 7 jours avec des populations suffisantes pour contrôler les symptômes foliaires de *Dollar Spot*, *Brown Patch* et *Pythium*. La densité de population nécessaire est de l'ordre de 10^5 sur la surface foliaire. Sans surprise, l'application de granules n'augmente pas les populations de *Trichoderma* sur le feuillage par rapport au témoin.
- Quel que soit le mode d'application (granulés, foliaire,



fréquence hebdomadaire ou mensuelle) il est observé une colonisation efficace de *Trichoderma* dans la rhizosphère (de l'ordre de $5 \cdot 10^5$ cfu/g de sol). Les applications foliaires hebdomadaires permettent notamment d'obtenir la densité de population la plus élevée 10^6 cfu/g de sol.

- Au champ, les applications foliaires hebdomadaires de la souche T22 sont aussi efficaces que les applications mensuelles de fongicide (*propiconazole*). Toutefois, sous forte pression du champignon pathogène, les applications foliaires mensuelles sont significativement moins efficaces que les applications hebdomadaires.
- Les applications mensuelles de la souche sous forme de granulés sont efficaces pour limiter le développement des trois champignons pathogènes lors des stades initiaux. Cependant, les applications à base de granulés ne permettent pas, comme dans l'étude précédente de limiter suffisamment les symptômes foliaires.
- Les auteurs de l'étude remarquent un reverdissement des parcelles obtenu avec les épandages granulés et ceci jusqu'à 4 mois après la dernière application. Différents facteurs dont

la meilleure disponibilité des éléments nutritifs ou encore la production de substances stimulatrices de croissance par *Trichoderma* peuvent expliquer cette dernière observation.

- Enfin, l'ajout d'un agent tensioactif (ou agent mouillant) à 0,1% permet d'obtenir les meilleurs résultats. Il retarde la croissance des champignons pathogènes et répartie mieux les différentes spores de *Trichoderma* sur la surface foliaire.

Les auteurs discutent également des cycles du *Brown Patch* (*Rhizoctonia Solani*) et du *Dollar Spot* (*Sclerotinia Homoeocarpa*). Dans certaines cultures, ces champignons sont généralement monocycliques c'est-à-dire qu'ils ne réalisent qu'un seul cycle d'infection par saison. Sur les plantes entretenues à forte densité comme le gazon, ces pathogènes deviennent polycycliques c'est-à-dire que plusieurs cycles d'infection peuvent avoir lieu au cours d'une saison. Tendu très régulièrement, les greens ou fairways de golfs sont propices à la propagation des champignons pathogènes.

Le contrôle de ces champignons implique donc une suppression de l'infection initiale de la plante mais également de la réduction de la vitesse d'infection⁷. L'étude précédente a montré que les

applications au sol de la souche T22 de *Trichoderma* permettent en ce sens de diminuer significativement la sévérité des maladies **durant les stades initiaux de leur développement**, principalement en réduisant les quantités d'inoculum dans le sol et le feutre 8. Pourtant, l'intensité des attaques de *Dollar Spot* augmente durant la saison. Il apparaît donc évident que les applications au sol ne permettent pas un contrôle efficace des symptômes foliaires. Les deux types d'applications sont donc complémentaires et permettent de limiter le développement de *Dollar Spot* durant l'intégralité de son cycle.

L'étude, complétée par un article de vulgarisation dans le magazine « *Turfgrass Trends* »⁵ recommande enfin un itinéraire technique pour optimiser l'efficacité de la souche T22 :

- 1 à 2 applications au sol au printemps suffisent à coloniser efficacement la zone racinaire et à stimuler la croissance du gazon. La seconde application peut être espacée de 4 à 6 semaines. Cette première étape limite la source primaire d'inoculum des trois champignons. *Dollar Spot* par exemple, survie dans les sols principalement à l'aide de sclérotites que *Trichoderma* peut altérer. Les premières applications doivent avoir lieu lorsque la température du sol dépasse 10-15°C.
- 1 application mensuelle par voie foliaire pour limiter les phases foliaires de développement des champignons pathogènes. En cas de forte pression, la fréquence d'application peut devenir hebdomadaire. En général, la pression fongique de ces trois champignons diminue à partir de Septembre.
- Une dernière application au sol peut être réalisée à l'automne pour consolider les populations (facultatif).

Depuis la parution de ces études et l'introduction sur le marché de *Bio-Trek 22G®*, d'autres spécialités commerciales vivent le jour

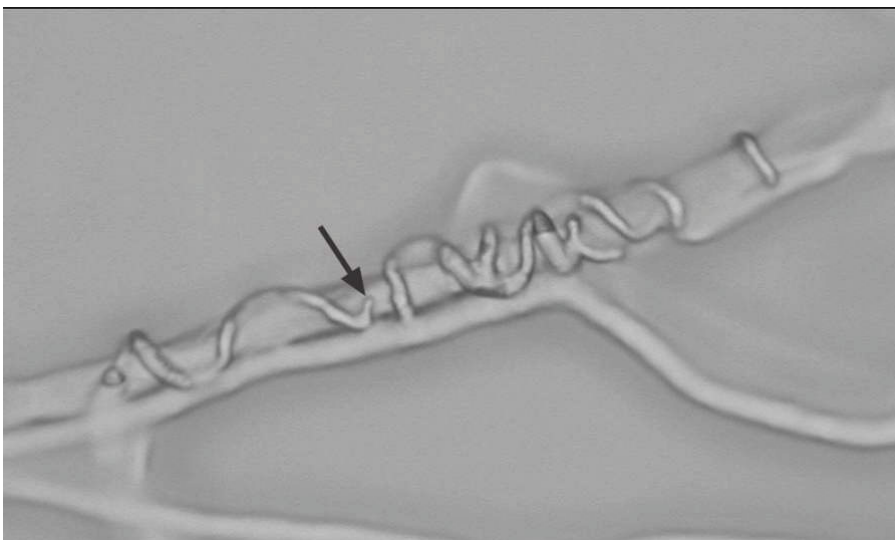


Figure 6 : Enroulement des hyphes de *Trichoderma* autour de *Botrytis Cinerea*.

dans le monde entier.

Il est utile de citer, avant d'évoquer le cas de la France, une dernière étude réalisée par l'université du Mississippi⁵⁴. Celle-ci teste différents produits de biocontrôle sur l'incidence de *Dollar Spot* pour le bermudagrass (chiendent). L'essai teste principalement une souche de *Bacillus licheniformis* mais également un mélange de *Trichoderma Harzianum* (souche T22) et *Trichoderma Virens* (souche G-41) avec le produit *Turfshield*® de la société *Bioworks*. Dans l'essai, les trichodermes sont appliqués au sol à raison d'une fois par mois d'Avril à Septembre avec un produit concentré à $1,5 \cdot 10^7$ spores/g à $9,08 \text{ g/m}^2$ soit $1,4 \cdot 10^8$ spores/g/m² par application.

Appliqué seul tous les 28 jours, le produit à base de trichodermes a obtenu une efficacité de 78% par rapport au témoin et 85% en alternance avec le chlorothalonil efficace sur *Dollar Spot*⁵⁵.

UTILISATION DE LA SOUCHE T22 EN FRANCE SUR GAZON

En France, la société *Koppert* homologue en 2009 la gamme *Trianum*® à base de la souche de T22 de *Trichoderma Harzianum* sur culture maraîchère. *Trianum P*® est une version en poudre mouillable à pulvériser (10^9 spores/g) alors que *Trianum G*® ($1,5 \cdot 10^8$ spores/g) est une version à épandre au sol^{50,56}.

En 2012, suite à un essai réalisé avec succès sur *Dollar Spot* dans un golf du Sud-Ouest de la France^{4,10} et 5 essais menés au Royaume-Uni^{50,56}, elle obtient une extension d'homologation en traitement du sol sur gazon. Les champignons visés sont également *Dollar Spot* et *Pythium*.

Les résultats de l'étude française, menée par le CETEV, sont synthétisés et vulgarisés dans un article du magazine *Phytoma* de 2014 4. Deux séries d'essais sont réalisées sur *Dollar Spot* :

- Une première en 2011 avec les deux références à base de *Trichoderma* comparées à deux fongicides de synthèse



Figure 6 : Autre antagonisme entre *Trichoderma* (à droite) et un champignon pathogène (à gauche) sur milieu gélosé.

(propiconazole et iprodione).

- Une seconde en 2012 avec un plan intégrant *Trichoderma* et fongicides de synthèse lorsque le seuil de contrôle de *Trichoderma* identifié par la première série d'essais est dépassé.

Dans la première série d'essais, une application par mois des deux formulations a été réalisée à partir d'Avril jusqu'à mi-Aout. La première application a été suivie d'une autre à 15 jours d'intervalle pour les deux produits. Le programme de fongicides alterne iprodione et propiconazole une fois par mois. Au total, 5 à 6 applications ont été réalisées sur la saison pour l'ensemble des produits.

Les applications de *Trianum-P*® sont dosées de 0,15 à 0,3 g/m² avec un produit concentré à 10^9 spores/g. Les applications de *Trianum-G*® sont dosées de 1,5 à 3 g/m² avec un produit concentré à 10^8 spores/g.

L'efficacité des deux formulations (granulés et foliaire) est de

l'ordre de 40 à 50% par rapport au témoin. Elle est significativement plus faible que celle des fongicides qui garantissent une efficacité moyenne de l'ordre de 80%. Les auteurs remarquent que les applications seules de *Trianum*® ne suffisent pas à contrôler la maladie. C'est pourquoi la seconde série propose d'utiliser la souche T22 dans un programme d'entretien alternant biocontrôle et fongicides de synthèse. La stratégie consiste à utiliser la souche de trichodermes une fois par mois et d'appliquer un fongicide de synthèse si la pression du *Dollar Spot* dépasse le seuil de 8-10 tâches/m² qui correspond à un contrôle de 40% par rapport au témoin. Au total, 6 applications de *Trianum*® ont été réalisées plus une application de fongicide suivant les modalités soit 7 applications au maximum sur 6 mois.

La formulation à base de granulés semble être significativement plus efficace que la formulation à pulvériser (46-48% contre 27%



d'efficacité par rapport au témoin). L'utilisation de la souche T22 permet de retarder les interventions avec des fongicides de synthèse. Cette dernière observation va dans le sens de l'étude décrite précédemment⁸. Enfin, le maintien des applications de trichoderme après l'application d'*iprodione* augmente l'efficacité par rapport aux applications d'*iprodione* seules : 88 % d'efficacité en cas du maintien des applications de trichoderme contre 76 % en cas d'arrêt. Le programme de protection intégré aura donc permis d'obtenir des résultats proches de ceux des fongicides de synthèse avec 6 applications de *Triatum*® et 1 application seulement de fongicide de synthèse (déclenchée lorsque la pression de *Dollar Spot* dépasse le seuil de 8-10 tâches/m²). Ainsi, l'utilisation de *Trichoderma* dans un plan de gestion intégré permet de réduire la fréquence de traitement (IFT) sur les parcours de golf. Enfin, deux rapports de l'ANSES évoquent les résultats de 5 essais menés sur *Dollar Spot* au Royaume-Uni. Les deux préparations *Triatum-G*® et *Triatum-P*® présentent une efficacité de 30 à 50 %, inférieure ou égale à une préparation de référence à base de *propiconazole*.

La comparaison de ces résultats avec les premières études américaines décrites plus haut dans cet article est intéressante⁹. Les niveaux de contrôle d'efficacité sur *Dollar Spot* sont en moyenne similaires (30 à 50% d'efficacité par rapport au témoin). Dans chacune d'entre-elles, la souche T22 ne permet pas d'éliminer la maladie et n'atteint pas l'efficacité des fongicides de synthèse. Ceci montre une certaine cohérence entre les différentes études. Toutefois, les quantités épandues de *Trichoderma* en spores/g/m² sont inférieures d'un facteur 10 pour les essais menés en France sur *Triatum*® ce qui est plutôt étonnant compte tenu des résultats similaires.

Enfin, un paramètre intéressant aurait pu être relevé dans celle de la société *Koppert* : la mesure de la dynamique des populations de *Trichoderma* au cours

des deux essais. Il aurait pu être comparé aux deux études américaines^{7,8}. Pour l'utilisateur, c'est un paramètre important pour vérifier la bonne colonisation du champignon dans la rhizosphère et permettrait de déclencher de nouvelles applications lorsqu'elles deviennent nécessaires.

LES AUTRES SOUCHES DE TRICHODERMA DISPONIBLES SUR LE MARCHÉ FRANÇAIS DU GAZON

La seule souche homologuée en France sur gazon est la souche T22 avec la gamme *Triatum*® de la société *Koppert*. Cependant, différents produits mis sur le marché en tant qu'engrais contiennent également des souches de *Trichoderma Harzianum*.

La société Biophytech commercialise différents produits à base de souches de *Trichoderma* ou d'extraits de *Trichoderma*. Le produit *Solsain*® contient une souche propriétaire de *Trichoderma Harzianum*. Le produit est principalement utilisé en arboriculture, cultures maraîchères et grandes cultures mais également depuis une dizaine d'années sur gazon. La société réalise des comptages avant et après application pour vérifier la bonne installation des trichodermes. Elle propose enfin d'isoler les trichodermes indigènes intéressants vis-à-vis de la colonisation de la rhizosphère et du pouvoir antagoniste. L'idée est de réintroduire des souches de trichodermes efficaces déjà présentes dans le sol.

Peu d'informations sont disponibles sur les caractéristiques et l'efficacité de la souche utilisée par la société mais des essais ont été menés sur *Dollar Spot* en 2010 et 2011 à l'université de Guelph au Canada^{57,58}. Les deux études testent différents plans de protection en utilisant deux produits : un premier contenant 5.10⁸ spores/ml d'une souche inconnue de *Trichoderma Harzianum* (*Solsain*®) et un autre contenant des extraits de *Trichoderma* (*Plantsain*®).

Le principe des différentes modalités consiste à appliquer d'abord en

Juillet des extraits de *Trichoderma* ayant une action suppressive sur les champignons pathogènes déjà présents (*Plantsain*®) afin de libérer la place pour une prochaine application de *Trichoderma Harzianum* (*Solsain*®). Plusieurs pulvérisations d'extraits de *Trichoderma* sont ensuite réalisées jusqu'à Octobre toutes les 3 semaines. Le fongicide de synthèse témoin est le *chlorothalonil*, dont l'efficacité est reconnue sur *Dollar Spot*⁵⁸.

Au final, une seule application de *Trichoderma* est réalisée avec une formulation concentrée à 5.10⁸ spores/ml sur l'intégralité de la saison. Ce nombre est faible s'il est comparé aux essais décrits précédemment qui incluent entre 3 et 6 applications par an de *Trichoderma*.

Pour la saison 2010⁵⁸ seul le fongicide de synthèse a montré une réelle efficacité par rapport au témoin. Deux des modalités à base de *Trichoderma Harzianum* ont été légèrement plus efficaces que le témoin mais la différence est peu significative.

Pour la saison 2011⁵⁷ les modalités et résultats sont similaires, seul le fongicide de synthèse montre encore une réelle efficacité.

Les deux années, la couleur du gazon a été significativement plus verte dans les parcelles traitées au *Plantsain*® et *Solsain*®. Outre la présence de *Trichoderma* et sa capacité à mettre à disposition de la plante certains éléments nutritifs, les deux produits contiennent déjà de l'azote et des oligo-éléments qui peuvent expliquer les différences de couleur avec le témoin.

Le protocole et les méthodes d'observations de ces deux études sont fiables. Les plans de protection utilisés sont discutables. Comme expliqué plus haut, une seule application de *Trichoderma Harzianum* a été réalisée sur toute la saison pour toutes les modalités, comparée à plusieurs dans les études effectuées sur la souche T22^{4,7,8}. Or, il est probable qu'une application ne soit pas suffisante pour contenir la pression de *Dollar Spot* sur une saison entière^{7,8}. Ceci

Etude	Souche	Mode d'application	Nombre de spores/m ² /application	Fréquence	Efficacité sur Dollar Spot
Lo et al. 1997	T22	Foliaire	2,5.10 ⁹	1 app. par mois 1 app. par mois ou 1 toutes les semaines (forte pression)	Environ 50%
Lo et al. 1996	T22	Epandage au sol	1,7 à 3,4.10 ⁹	2 app. en début de saison 1 application par mois	54%
Koppert	T22	Foliaire	1,5 à 3.10 ⁸	1 app. par mois	29%
Koppert	T22	Epandage au sol	1,5 à 3.10 ⁸	1 app. par mois	47%
Carey et al. 2010,2011	Souche Biophytech	Foliaire	2,5.10 ⁹	1 app. par an	Faible Non significative

Tableau 1 : comparaison des différents protocoles issus des études effectuées sur les champignons pathogènes du gazon.

expliquerait également le manque d'efficacité des produits. De plus, peu d'informations sont disponibles sur l'origine et l'efficacité des extraits de *Trichoderma* contenus dans le *Plantsain*® qui constitue tout de même la majorité du programme.

Enfin, dans son article sur *Trianum*®, la société *Koppert* mentionne quelques-unes des publications citées dans cet article en insistant à juste titre sur l'origine des souches. Il est clair que des études fiables sur l'efficacité de la souche utilisée dans le *Solsain*® en ce qui concerne les champignons pathogènes du gazon ne sont pas suffisants. Toutefois, des essais dans différents golfs à travers la France sont en cours à l'heure actuelle.

COMPARAISON DES DOSAGES ENTRE LES DIFFÉRENTES ÉTUDES DISPONIBLES

Le tableau 1 compare les différents protocoles des études effectuées sur les champignons pathogènes du gazon citées dans les paragraphes précédents.

COMPATIBILITÉ DES FONGICIDES AVEC TRICHODERMA

Les souches sélectionnées de *Trichoderma Harzianum* sont tolérantes à certains fongicides, c'est une des caractéristiques intéressantes du champignon. Les premières souches sélectionnées pour leurs compétences colonisatrices étaient d'ailleurs des souches résistantes au bénomyl²⁶. Ainsi, il est possible d'utiliser *Trichoderma* dans des programmes de protection des plantes avec parfois un effet synergique selon les fongicides et notamment avec ceux dont le mode d'action affecte les membranes cellulaires des champignons pathogènes⁴⁶.

Une étude datant de 1996 liste quelques-uns des fongicides avec lesquels la souche de *Trichoderma Harzianum* T22 est compatible 5. Elle mentionne d'ailleurs le *propiconazole* (*Banner Maxx 2*®) comme incompatible avec la souche T22.

Plus récemment, sur son site internet la société *Koppert* a diffusé une liste complète des substances actives avec lesquelles la souche

T22 est compatible ou non. Cet outil très complet est disponible sur le lien suivant :

https://www.koppert.fr/effets-secondaires/?tx_koppertsideeffects_beneficialeffect%5Bbiology%5D=582&cHash=fed45befbfc786c80210383774b89d1e

Le tableau 2 récapitule l'ensemble des matières actives disponibles sur le marché du gazon avec leur toxicité potentielle pour la souche T22. On notera la toxicité élevée des triazoles sur la souche.

L'AVIS ET LES RECOMMANDATIONS DE LA CLINIQUE DU GAZON

Officiellement, un seul produit à base de *Trichoderma Harzianum* est disponible sur le marché avec la souche T22 largement connue et étudiée. Officieusement, différentes références sont aujourd'hui vendues sur le marché du gazon, avec plus ou moins de succès.

La variabilité des résultats obtenus dépend d'une part des conditions d'application mais également de l'origine de la souche utilisée.



Comme décrit dans cet article, la seule souche dont l'efficacité est prouvée sur les pathogènes du gazon avec une rigueur scientifique est la souche T22. Cela ne veut pas dire que les autres souches sont mauvaises mais simplement qu'aucune donnée scientifique fiable ne valide leur efficacité et dans une moindre mesure leur innocuité vis-à-vis de l'utilisateur et l'environnement. La concentration de spores viables dans le produit ainsi que leur conservation est enfin une donnée que l'homologation assure.

En conclusion, l'utilisation de la souche T22 permet de :

- diminuer l'intensité des attaques de *Dollar Spot/Pythium* et *Rhizoctonia*. En aucun cas, son utilisation ne permet de stopper une attaque ou supprimer son apparition.
- diminuer la vitesse de développement de ces pathogènes et donc de retarder l'apparition des symptômes qui obligent le greenkeeper, lorsqu'un certain seuil visuel est dépassé à employer des fongicides de

synthèse pour stopper de manière curative la maladie

- stimuler la croissance racinaire du gazon mais également de lui mettre à meilleure disposition certains éléments nutritifs. Les applications de *Trichoderma Harzianum* peuvent ainsi rentrer dans les stratégies de diminution des quantités d'engrais des plans de fertilisation

Ces résultats très intéressants sont toutefois valables si les conditions d'application sont respectées. Ces bonnes pratiques permettent au champignon de coloniser correctement la zone racinaire et atteindre une population au sol de l'ordre de 10⁶ cfu/g de sol, seuil en-dessous duquel son activité n'est pas suffisante pour exercer une action de biocontrôle. Différents laboratoires permettent aujourd'hui de réaliser ces comptages de population.

Pour coloniser de manière efficace la zone racinaire à l'aide de *Trichoderma Harzianum*, le protocole suivant doit ainsi être respecté

- Les applications ne doivent

être réalisées que lorsque la température du sol atteint 10°C. En général, les premières applications peuvent être réalisées à partir d'Avril/Mai suivant la localisation et suivant les années.

- Les premières applications doivent de préférence être réalisées au sol lors des aérations pour faciliter le positionnement du champignon dans le sol (*Trianium-G®* à 15-30 kg/ha). La fenêtre de tir idéal pour positionner *Trichoderma* au sol est donc l'aération de printemps, qui devrait se situer au mieux en Avril. Malheureusement, afin de respecter le calendrier des compétitions, de nombreux golfs aèrent de plus en plus tôt à partir de Mars. Il n'est pas envisageable de réaliser une application du champignon à cette période, sauf climat exceptionnel. La première application peut être suivie d'une seconde, 2 à 3 semaines après, pour maximiser les chances d'installation du champignon.
- Une fois les applications au sol de printemps réalisées, il est possible de démarrer les traitements par voie foliaire.
- Ces traitements par voie foliaire doivent être réalisés seuls. Les produits compatibles avec la survie de la souche T22 peuvent être appliqués dans un délai de 3 jours et l'application de *Trichoderma* doit attendre 3 jours après la pulvérisation d'un fongicide. Bien évidemment, un fongicide incompatible sera évité au maximum dans la saison afin de ne pas réduire les populations.
- Une application mensuelle par voie foliaire (*Trianium-P®* à 1,5-3 kg/ha). Cette sans doute la qui méthode permet d'obtenir les meilleurs résultats sur les symptômes et le développement foliaire des pathogènes. Cette méthode limite notamment le développement des pathogènes ou du moins de retarder l'apparition de symptômes nécessitant une application de fongicide

Matière active	Fongicide associé	Toxicité pour les spores	Toxicité sur le développement mycélien
propiconazole	Banner Maxx 2®	Elevée	Elevée
tébuconazole	Dedicate®	Elevée	Elevée
fludioxonil	Medallion TL®	Faible	Faible
cyprodinil + fludioxonil	Glazenn®	Moyenne	-
azoxystrobine	Heritage®	Faible	Faible
fluopyram	Exteris Stressgard®	Faible	Faible
metalaxyl	Subdue Gold®	Faible	Faible
foséthyl aluminium	Aliette EV®	Faible	Faible
phosphites de potassium	Différents produits	-	Moyenne

Tableau 2 : liste de matières actives compatibles avec la souche T22 de *Trichoderma Harzianum*.

de synthèse.

- Si la pression devient trop forte, les applications par voie foliaire peuvent devenir hebdomadaires (1,5 kg/ha suffit alors). Toutefois, il est préférable dans ce cas de recourir aux fongicides de synthèse qui peuvent stopper la maladie de manière curative. Il est évident que le seuil de traitement dépend de la qualité visuelle attendue par l'intendant.
- Une fois le mois de Septembre, il est possible de réaliser une dernière application au sol (*Trianium-G®* à 15-30 kg/ha), pour maintenir une population suffisante jusqu'à la saison prochaine. Cette dernière application est toutefois facultative.

Remarque 1 : la société *Koppert* recommande des applications au sol plutôt que foliaires, suite à des essais réalisés dans le Sud-Ouest. Ce résultat est cependant difficile à généraliser et il est tout de même préférable de réaliser des apports par voie foliaire une fois les apports de printemps effectués.

Remarque 2 : Si des applications de *Trichoderma* sont réalisées, il est évident que l'intendant devra se soucier des fongicides de synthèse qu'il utilise et ceci même pendant la période hivernale. Certains fongicides comme les triazoles par exemple, sont toxiques pour le champignon (voir le paragraphe sur la compatibilité). Au final, en commençant par exemple les applications en Mai :

- 1 à 2 applications au sol seront nécessaires en début de saison ou en début et fin de saison
- 4 applications par voie foliaire seront nécessaires au cours de la saison estivale

Au total, 5 à 6 applications de *Trichoderma Harzianum* seront réalisées pour maximiser les chances de résultats. Il est clair que les applications ont un coût et il est peu probable de réaliser des économies sur l'ensemble de la saison par rapport à des

traitements de synthèse. Toutefois, ce type de traitement permettra potentiellement de réduire le nombre d'applications de fongicides de synthèse sur les maladies estivales et d'aller dans le sens d'une meilleure prise en compte de l'environnement dans les golfs et terrains de sports.

Remarque 3 : *Trichoderma Harzianum* croît peu en-dessous de 10°C. Son utilité sur *Microdochium Nivale* ou maladies de saison froide se limite à son action lors de la saison chaude. *Trichoderma Harzianum* peut en effet altérer les formes de survie de la fusariose froide (spores, mycélium dormant) ce qui peut en pratique et au fil du temps limiter l'intensité des attaques, une fois la saison froide revenue. *Trichoderma Harzianum* ne peut en aucun cas supprimer l'apparition de la maladie.

Les produits à base de *Trichoderma Harzianum* conviennent à ceux :

- Qui souhaitent diminuer le nombre de traitements fongicides sur les maladies de saison chaude. Intégré dans un plan de gestion phytosanitaire, *Trichoderma Harzianum* retarde en effet les symptômes nécessitant des applications de fongicides de synthèse.
- Qui sont conscients que son utilisation ne permet pas de supprimer ou stopper les maladies.
- Qui souhaitent diminuer l'impact de leurs pratiques sur l'environnement.

Les produits à base de *Trichoderma Harzianum* ne conviennent pas à ceux :

- Qui souhaitent réaliser des économies par rapport aux fongicides de synthèse. Une application de *Trichoderma Harzianum* a un certain coût et doit être renouvelée régulièrement.
- Qui souhaitent une qualité irréprochable : c'est-à-dire un contrôle et une suppression totale des champignons pathogènes.
- Qui souhaitent contrôler la

fusariose froide. *Trichoderma* n'est pas actif en-dessous de 10°C. Son action lors de la saison froide sur les spores ou le mycélium dormant peut néanmoins limiter les dégâts.

REFERENCES

1. Weindling, R. *Studies on a lethal principle effective in the parasitic action of Trichoderma lignorum on Rhizoctonia solani and other soil fungi.* Phytopathology 24, 1153–1179 (1934).
2. Weindling, R. & Fawcett, H. *Experiments in the control of Rhizoctonia damping-off of citrus seedlings.* Hilgardia 10, 1–16 (1936).
3. Stasz, T. E., Harman, G. E. & Weeden, N. F. *Protoplast Preparation and Fusion in Two Biocontrol Strains of Trichoderma harzianum.* Mycologia 80, 141–150 (1988).
4. Piron, M., Lascaux, E. & Dours, O. *Trianium contre dollar spot sur gazon : extension attendue.* Phytoma Juin-Juillet, (2014).
5. Harman, G. E. (Cornell U.) & Lo, C. T. *The first registered biological control product for turf disease: Bio-Trek 22G.* Turf Grass Trends USA (1996).
6. Lo, C. T. *Biological control of turf diseases using Trichoderma harzianum.* Plant Prot. Bull. Taipei 39, 207–225 (1997).
7. Lo, C.-T., Nelson, E. B. & Harman, G. E. *Improved Biocontrol Efficacy of Trichoderma harzianum 1295-22 for Foliar Phases of Turf Diseases by Use of Spray Applications.* Plant Dis. 81, 1132–1138 (1997).
8. Lo, C.-T., Nelson, E. B. & Harman, G. E. *Biological Control of Turfgrass Diseases with a Rhizosphere Competent Strain of Trichoderma harzianum.* Plant Dis. 80, 736–741 (1996).
9. Besnard, O. & Davet, P. *Mise en évidence de souches de Trichoderma spp à la fois*



- antagonistes de *Pythium ultimum* et stimulatrices de la croissance des plantes. *Agronomie* 13, 413–421 (1993).
- 10. Lascaux, E., Piron, M. & Dours, O.** Réduire les IFT en gazons : performance des solutions biologiques et optimisation par des outils d'application. AFPP - 3ème Conférence Sur Entret. Espac. Verts Jard. Gazons For. Zones Aquat. Autres Zones Non Agric. (2013).
- 11. Lindsey, D. L. & Baker, R.** Effect of certain fungi on dwarf Tomatoes grown under gnotobiotic conditions. *Phytopathology* 57, 1262–1263 (1967).
- 12. Chet, I. & Baker, R.** Isolation and Biocontrol Potential of *Trichoderma hamatum* from Soil Naturally Suppressive to *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 71, 286–290 (1981).
- 13. Bigirimana, J., Meyer, G. de, Poppe, J., Hoefte, M. (Gent U. (Belgium) F. of A. and A. B. S. L. of P. & Elad, Y.** Induction of systemic resistance on bean (*Phaseolus vulgaris*) by *Trichoderma harzianum*. in Mededelingen - Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen Universiteit Gent (Belgium) (1997).
- 14. Elad, Y., Chet, I., Boyle, P. & Henis, Y.** Parasitism of *Trichoderma* spp. on *Rhizoctonia solani* and *Sclerotium rolfsii* - Scanning Electron Microscopy and Fluorescence Microscopy. *Phytopathology* 73, 85–88 (1983).
- 15. Corbaz, R.** Principes de phytopathologie et de lutte contre les maladies des plantes. (Presses polytechniques et universitaires romandes, 1990).
- 16. Jeffries, P. & Young, T. W. K.** Interfungal parasitic relationships. *Interfungal Parasit. Relatsh.* (1994).
- 17. A. J. Hoitink, H., Stone, A. & Y. Han, D.** Suppression of Plant Diseases by Composts. *HortScience* 32, (1997).
- 18. Harman, G. E., Howell, C. R., Viterbo, A., Chet, I. & Lorito, M.** *Trichoderma* species - opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nat. Rev. Microbiol.* 2, 43–56 (2004).
- 19. Harman, G. E.** Overview of Mechanisms and Uses of *Trichoderma* spp. *Phytopathology* 96, 190–194 (2006).
- 20. Harman, G. E. & Kubicek, C. P.** *Trichoderma* And *Gliocladium*, Volume 2: Enzymes, Biological Control and commercial applications. 2, (1998).
- 21. Cook, R. J. & Baker, K. F.** The nature and practice of biological control of plant pathogens. *Nat. Pract. Biol. Control Plant Pathog.* (1983).
- 22. Fungal Ecology.** (Springer Netherlands, 1995).
- 23. Hoeven, E. P. van der & Bollen, G. J.** Effect of benomyl on soil fungi associated with rye. 1. Effect on the incidence of sharp eyespot caused by *Rhizoctonia cerealis*. *Neth. J. Plant Pathol.* 86, 163–180 (1980).
- 24. Nelson, E. B., Harman, G. E. & Nash, G. T.** Enhancement of *Trichoderma* -induced biological control of pythium seed rot and pre-emergence damping-off of peas. *Soil Biol. Biochem.* 20, 145–150 (1988).
- 25. Danielson, R. M. & Davey, C. B.** Carbon and nitrogen nutrition of *Trichoderma*. *Soil Biol. Biochem.* 5, 505–515 (1973).
- 26. Ahmad, J. S. & Baker, R.** Rhizosphere competence of *Trichoderma harzianum*. *Phytopathol. USA* (1987).
- 27. Baker, R.** Induction of rhizosphere competence in the biocontrol fungus *Trichoderma*. in *The Rhizosphere and Plant Growth* 221–228 (Springer, Dordrecht, 1991). doi:10.1007/978-94-011-3336-4_48
- 28. Chao, W. L., Nelson, E. B., Harman, G. E. & Hoch, H. C.** Colonization of the Rhizosphere by Biological Control Agents Applied to Seeds. *Phytopathology* 76, 60–65 (1986).
- 29. Sivan, A. & Harman, G. E.** Improved rhizosphere competence of *Trichoderma harzianum* by protoplast fusion. in *The Rhizosphere and Plant Growth* 304–304 (Springer, Dordrecht, 1991).
- 30. Harman, G. E.** Myths and Dogmas of Biocontrol Changes in Perceptions Derived from Research on *Trichoderma harzianum* T-22. *Plant Dis.* 84, 377–393 (2000).
- 31. Zimand, G. (aro, Elad, Y. & Chet, I.** Effect of *Trichoderma harzianum* on *Botrytis cinerea* pathogenicity. *Phytopathology* 86, 1255–1260 (1996).
- 32. Elad, Y.** Mechanisms involved in the biological control of *Botrytis cinerea* incited diseases. *Eur. J. Plant Pathol.* 102, 719–732 (1996).
- 33. Howell, C. R.** Mechanisms Employed by *Trichoderma* Species in the Biological Control of Plant Diseases: The History and Evolution of Current Concepts. *Plant Dis.* 87, 4–10 (2003).
- 34. Howell, C. R.** Cotton Seedling Preemergence Damping-Off Incited by *Rhizopus oryzae* and *Pythium* spp. and Its Biological Control with *Trichoderma* spp. *Phytopathology* 92, 177–180 (2002).
- 35. Chet, I., Harman, G. E. & Baker, R.** *Trichoderma hamatum*: Its Hyphal Interactions with *Rhizoctonia solani* and *Pythium* spp. *Microb. Ecol.* 7, 29–38 (1981).
- 36. Brunner, K. et al.** The Nag1 *N*-acetylglucosaminidase of *Trichoderma atroviride* is essential for chitinase induction by chitin and of major relevance to biocontrol. *Curr. Genet.* 43, 289–295 (2003).
- 37. Viterbo, A. et al.** Expression regulation of the endochitinase chit36 from *Trichoderma asperellum* (*T. harzianum* T-203). *Curr. Genet.* 42, 114–122 (2002).

- 38. Mandels, M.** *Microbial sources of cellulase*. Biotechnol. Bioeng. Symp. 81–105 (1975).
- 39. Mandels, M. & Reese, E. T.** *Induction of cellulase in trichoderma viride as influenced by carbon sources and metals*. J. Bacteriol. 73, 269–278 (1957).
- 40. Elad, Y., Chet, I. & Henis, Y.** *Degradation of plant pathogenic fungi by Trichoderma harzianum*. Can. J. Microbiol. 28, 719–725 (1982).
- 41. Lorito, M., Di Pietro, A., Hayes, C. K., Woo, S. L. & Harman, G. E.** *Antifungal, Synergistic Interaction Between Chitinolytic Enzymes from Trichoderma harzianum and Enterobacter cloacae*. Phytopathology 83, 721–728 (1993).
- 42. Bolar, J. P., Norelli, J. L., Harman, G. E., Brown, S. K. & Aldwinckle, H. S.** *Synergistic activity of endochitinase and exochitinase from Trichoderma atroviride (T. harzianum) against the pathogenic fungus (Venturia inaequalis) in transgenic apple plants*. Transgenic Res. 10, 533–543 (2001).
- 43. Bolar, J. P. et al.** *Expression of Endochitinase from Trichoderma harzianum in Transgenic Apple Increases Resistance to Apple Scab and Reduces Vigor*. Phytopathology 90, 72–77 (2000).
- 44. Lorito, M. et al.** *Genes from mycoparasitic fungi as a source for improving plant resistance to fungal pathogens*. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 95, 7860–7865 (1998).
- 45. Schirmböck, M. et al.** *Parallel formation and synergism of hydrolytic enzymes and peptidol antibiotics, molecular mechanisms involved in the antagonistic action of Trichoderma harzianum against phytopathogenic fungi*. Appl. Environ. Microbiol. 60, 4364–4370 (1994).
- 46. Lorito, M., Peterbauer, C., Hayes, C. K. & Harman, G. E.** *Synergistic interaction between fungal cell wall degrading enzymes and different antifungal compounds enhances inhibition of spore germination*. Microbiology 140, 623–629 (1994).
- 47. Yedidia, I., Benhamou, N. & Chet, I.** *Induction of Defense Responses in Cucumber Plants (Cucumis sativus L.) by the Biocontrol Agent Trichoderma harzianum*. Appl. Environ. Microbiol. 65, 1061–1070 (1999).
- 48. Howell, C. R., Hanson, L. E., Stipanovic, R. D. & Puckhaber, L. S.** *Induction of Terpenoid Synthesis in Cotton Roots and Control of Rhizoctonia solani by Seed Treatment with Trichoderma virens*. Phytopathology 90, 248–252 (2000).
- 49. Harman, G. E., Petzoldt, R., Comis, A. & Chen, J.** *Interactions Between Trichoderma harzianum Strain T22 and Maize Inbred Line Mo17 and Effects of These Interactions on Diseases Caused by Pythium ultimum and Colletotrichum graminicola*. Phytopathology 94, 147–153 (2004).
- 50. ANSES.** *Avis de l'Anses suite à une demande d'autorisation de mise sur le marché et une extension d'usages pour la préparation phytopharmaceutique TRIANUM P, à base de Trichoderma harzianum souche T-22, de la société Koppert France*. 15 pages (ANSES, 2014).
- 51. Gullino, M. L.** *Control of Botrytis Rot of Grapes and Vegetables with Trichoderma Spp. in Biological Control of Plant Diseases* 125–132 (Springer, Boston, MA, 1992).
- 52. Harman, G. E. et al.** *Biological and Integrated Control of Botrytis Bunch Rot of Grape Using Trichoderma spp.* Biol. Control 7, 259–266 (1996).
- 53. Migheli, Q., Herrera Estrella, A., Avataneo, M. & Gullino, M. L.** *Fate of transformed Trichoderma harzianum in the phylloplane of tomato plants*. Mol. Ecol. 3, 153–159 (1994).
- 54. Tomaso-Peterson, M.** *A Demonstration Trial of Biofungicides with Efficacy for Controlling Dollar Spot in Turfgrasses*. Res. Rep. Mississippi State University 23, 5 pages (2006).
- 55. Vincelli, P. & Munshaw, G.** *Chemical Control of Turfgrass Disease 2017*. UKnowledge University of Kentucky, 1–32 (2017).
- 56. ANSES.** *Avis de l'Anses suite à une demande d'autorisation de mise sur le marché et une extension d'usages pour la préparation phytopharmaceutique TRIANUM G, à base de Trichoderma harzianum souche T-22, de la société Koppert France*. 14 pages (2014).
- 57. Carey, K., Porter, A. J., Lyons, E. M. & Jordans, K. M.** *Trichoderma harzianum as a biocontrol for Dollar spot disease (Sclerotinia homoeocarpa) on creeping bentgrass turf - 2011 trial*. Guelph Turfgrass Inst. Annu. Res. Rep. 1–6 (2011).
- 58. Carey, K., Porter, A. J., Lyons, E. M. & Jordans, K. M.** *Trichoderma harzianum as a biocontrol for Dollar spot disease (Sclerotinia homoeocarpa) on creeping bentgrass turf - 2010 trial*. Guelph Turfgrass Inst. Annu. Res. Rep. (2010).

Romain GIRAUD
Agronome

Clinique du Gazon©.
Tous droits réservés