

Effets allélopathiques des Brassicacées via leurs actions sur les agents pathogènes telluriques et les mycorhizes : analyse bibliographique.

Partie II

Raymond REAU¹
 Jean-Marie BODET²
 Jean-Paul BORDES³
 Thierry DORE³
 Sabah ENNAIFAR⁴
 Anne MOUSSART⁵
 Bernard NICOLARDOT⁶
 Sylvain PELLERIN⁷
 Christian PLENCHETTE⁸
 Alain QUINSAC¹
 Christophe SAUSSE¹
 Bernard SEGUIN²
 Bernard TIVOLI⁵

¹ CETIOM, BP 4, 78 850 Thiverval-Grignon
 <reau@cetiom.fr>

² ARVALIS institut du végétal, 91 720 Boigneville

³ INA Paris-Grignon, UMR d'agronomie

INRA/INA P-G, BP 1, 78 850 Thiverval-Grignon

⁴ INRA, UMR d'agronomie INRA/INA P-G, BP 1,
 78 850 Thiverval-Grignon

⁵ INRA, UMR INRA-ENSA Rennes Bio3P, BP
 35 327, 35 653 Le Rheu, cedex

⁶ INRA, Unité d'agronomie Laon-Reims-Mons,
 BP 224, 51 686 Reims, cedex 2

⁷ INRA, UMR INRA-ENITA Bordeaux "Transfert
 sol-plante et Cycle des Eléments Minéraux dans
 les écosystèmes cultivés", BP 81, 33 883
 Villenave d'Ornon, cedex

⁸ INRA Dijon, BP 86 510, 21065 Dijon cedex

Article reçu le 2 décembre 2004
 accepté le 12 mars 2005

Abstract: Brassicas contain glucosinolates (GSL) which decomposition is able to reduce the growth of populations of soil-borne fungi, bacteria or nematodes. These biocid effects on soil-borne microorganisms make a form of allelopathy phenomenon. The allelopathic properties depends on the GLS composition of the Brassicas: Indian mustard and in a lower extend Oilseed rape could have the most powerful action, White mustard would have a weaker action. These properties also depends on crop residues: green manure with quick decomposition would result with a higher action than crop residues after grain harvest. The main mechanisms are known. In vitro, isothiocyanates obtained from the GSL decomposition inhibit all the phases of the cycle of *Aphanomyces euteiches*, the fungus responsible for root rot of peas. The mycelian growth of *Gaeumannomyces graminis tritici*, the fungus responsible for the wheat take all is inhibited by some isothiocyanates at low concentration. Furthermore, several studies give the evidence that the incorporation of Brassicas residues into the soil does inhibit the growth of both soil-borne pathogens. At last, the presence of roots of Brassicas inhibits the germination of the mycorrhizas known to improve the mineral nutrition of its host plant. This phenomenon could explain the depressive effect of oilseed rape on the nutrition of a subsequent maize. This knowledge of Brassicas effects into cropping systems offers issues for a better management of precedent effects of Brassicas; these effects being positive (integrated crop protection) or negative (management of subsequent crop nutrition after Brassicas).

Key words: allelopathy, Brassicas, glucosinolates, soil-borne pathogens, mycorrhizas

Effet allélopathiques des Brassicacées sur les champignons telluriques

Cas d'*Aphanomyces euteiches*, responsable de la pourriture molle du pois

Nous nous intéresserons ici plus particulièrement à l'influence des cultures de Brassicacées sur un premier champignon pathogène tellurique, le champignon pathogène tellurique : *Aphanomyces euteiches*, responsable de la pourriture molle du pois.

La pourriture molle du pois (*Pisum sativum*) due à *A. euteiches*

La pourriture molle du pois (*Pisum sativum*) est due à un champignon oomycète, *Aphanomyces euteiches*. Ce champignon est capable de provoquer des pertes de rendement très conséquentes suite à la destruction plus ou moins précoce du système racinaire. Ces pertes peuvent atteindre 10 à 30 q/ha, selon le niveau d'infestation du champ et les conditions climatiques. De nouveaux cas de nécroses racinaires dus à *A. euteiches* sont signalés chaque année. L'absence de méthodes de protection, hormis la prévision des risques, explique que ce problème soit devenu, depuis les années 1993-1994, une grande préoccupation pour les agriculteurs des régions les plus touchées (grand Bassin parisien en particulier). Parmi les méthodes de lutte envisagées, la réduction du potentiel infectieux du sol par un choix judicieux de plantes « de coupure » semble être une piste intéressante.

Plusieurs études concernant l'effet précédent des Brassicacées sur la pourriture molle du pois (*A. euteiches*) ont été réalisées aux États-Unis à partir des années 60. Nous nous intéresserons dans un premier temps à l'effet des amendements organiques constitués par des enfouissements de Brassicacées sur le potentiel infectieux d'un sol infesté par *A. euteiches*. Dans un deuxième temps, nous essaierons d'analyser les mécanismes d'action.

Voir la première partie dans OCL ; volume 12, n° 3, mai-juin 2005.

Effet des amendements à base de Brassicacées sur le potentiel infectieux du sol

L'effet des amendements constitués de Brassicacées sur l'évolution de la pourriture molle due à *A. euteiches* a été étudié en conditions contrôlées (serre) dans des sols infestés naturellement ou artificiellement et/ou en conditions naturelles (champ). Ces études mettent en évidence l'influence de plusieurs facteurs sur l'efficacité des amendements.

Toutes les espèces de Brassicacées testées en conditions contrôlées permettent de diminuer les nécroses racinaires dues à *A. euteiches*. En revanche, le niveau d'efficacité peut varier en fonction de l'espèce considérée [81]. Comme précisé dans la première partie de cette revue (voir OCL n° 3, mai-juin 2005) les produits issus de la décomposition des GSL ainsi que leurs concentrations varient d'une espèce à l'autre. Lewis et Papavizas [82] expliquent l'efficacité supérieure du chou (*Brassica oleracea*) par rapport à la moutarde blanche par les fortes concentrations en composés volatils soufrés libérés par cette espèce. Les auteurs en déduisent que la quantité de matériel végétal à incorporer doit dépendre des teneurs en GSL de l'espèce considérée. Muehlchen *et al.* [83] précisent que l'âge des plantes au moment de l'incorporation, le type d'organe incorporé ainsi que l'utilisation de tissus secs ou frais influencent les résultats. Les auteurs obtiennent en effet de meilleurs résultats avec la moutarde blanche que Chan et Close [81]. Or, ces derniers utilisaient uniquement des plantes ayant poussé à l'extérieur pendant 4 mois et n'incorporaient au sol que les tiges et les feuilles séchées.

Les résultats dépendent également du potentiel infectieux initial du sol. Chan et Close [81] mettent en évidence, lors d'un essai réalisé en conditions contrôlées, que la diminution des nécroses racinaires observées sur des plantes de pois ayant poussé dans un sol amendé par différentes espèces de Brassicacées est d'autant plus importante que le taux d'inoculum initial du sol est faible. Ainsi, les résultats décevants obtenus au champ par Papavizas et Lewis en 1971 [84] pourraient être expliqués au moins en partie par le fort niveau d'infestation de la parcelle : la majorité des espèces utilisées, très efficaces en serre pour diminuer les nécroses racinaires, n'ont eu aucun effet bénéfique au champ. Les auteurs expliquent que dans un sol très infesté la diminution du potentiel infectieux doit être très importante pour pouvoir en observer les conséquences sur les plantes.

En serre, Chan et Close [81] font également varier la durée de la phase de décomposition : les pois sont semés 3 ou 6 semaines après enfouissement. L'efficacité de l'amendement est supérieure après 6 semaines de décomposition quelle que soit l'espèce de Brassicacée considérée. En revanche, la durée optimale de la période de décomposition semble dépendre de la culture. Dans le cas de la moutarde blanche, les résultats obtenus après 3 ou 6 semaines de décomposition sont proches, alors que l'efficacité du chou est améliorée de 50 %. Lewis et Papavizas [82] avaient effectivement observé que les composés volatils issus de la décomposition du chou étaient encore détectables cinq semaines après enfouissement.

Les résultats au champ semblent dépendre des conditions climatiques. Papavizas et Lewis [83] expliquent que si l'humidité du sol est trop importante, les composés volatils soufrés ne sont pas libérés lors de la décomposition des Brassicacées. Les stress environnementaux peuvent également affecter la croissance et le développement des Brassicacées, altérant ainsi leurs propriétés [84].

Les travaux de Lewis et Papavizas en 1971 mettent en évidence que les vapeurs issues des composés de synthèse sont plus efficaces que les vapeurs issues de la décomposition naturelle du chou dans le sol. Or, de fortes concentrations en sulfures et ITC sont mises en évidence suite à la décomposition du chou. Les auteurs suggèrent que les caractéristiques physico-chimiques du sol doivent être prises en compte. Les composés issus de la dégradation des GSL pourraient en effet être adsorbés par les colloïdes du sol ou transformés en composés instruments. Munnecke et

Martin [85] avaient en effet observé que les concentrations en MethylITC (MIT) étaient très faibles dans certains sols riches en matière organique et en argile. Lloyd [86] a effectivement montré que le MIT réagissait avec NH₄OH pour former un composé non volatil et non toxique.

Mécanismes d'action : effet des dérivés des glucosinolates sur les différentes phases du cycle infectieux d'*A. euteiches*

Afin de comprendre les mécanismes impliqués dans l'effet négatif des Brassicacées, utilisées comme engrais vert, sur le champignon pathogène *A. euteiches*, des essais ont été réalisés au laboratoire. Les auteurs se sont intéressés à l'action des composés issus de la dégradation des GSL sur les différentes phases du cycle infectieux.

En 1971, Lewis et Papavizas étudient l'effet des composés volatils issus de la décomposition des GSL sur la croissance mycélienne du champignon. Les composés volatils provenant d'un sol amendé avec du chou inhibent de façon irréversible la croissance mycélienne à partir du deuxième jour après enfouissement, et ce, pendant 21 jours. En utilisant des ITC (MethylITC, ButylITC, AllylITC, PhenethylITC) et des sulfures (carbon disulfure, methanethiol, dimethyl sulfure, dimethyl disulfure) de synthèse, les auteurs montrent que l'effet varie en fonction du composé et de sa concentration. Les vapeurs de sulfures ne sont pas aussi toxiques que les vapeurs d'ITC : selon le sulfure utilisé, des concentrations de 10 à 30 ppm sont nécessaires pour inhiber la croissance contre seulement 0,07 ppm pour les vapeurs d'ITC. Smolinska *et al.* [87, 88] comparent l'effet des GSL bruts provenant de graines de colza avec celui des composés volatils et solubles issus de leur décomposition (essentiellement ITC et nitriles). Ils mettent en évidence que les GSL non hydrolysés ont une faible action sur la croissance mycélienne alors que les composés solubles et volatils sont inhibiteurs, les ITC étant plus efficaces que les nitriles. Les auteurs ne précisent cependant pas si cette différence d'efficacité entre ITC et nitriles est due à une plus faible concentration en nitriles ou à une toxicité inférieure.

Lewis et Papavizas [89] s'intéressent également à l'action des composés volatils sur les zoospores, forme infectieuse du champignon. Les vapeurs d'ITC et sulfures de synthèse inhibent non seulement la formation des zoospores mais également leur mobilité et leur germination. Comme pour la croissance mycélienne, les auteurs montrent que les vapeurs d'ITC sont plus efficaces que les vapeurs de sulfures et que l'efficacité dépend du composé et de sa concentration. Smolinska *et al.* [87] mettent également en évidence l'inhibition de la germination des zoospores par les composés volatils issus de graines de colza en décomposition.

La formation des oospores, forme de conservation du champignon, est affectée par les vapeurs provenant du chou en décomposition [89] : les oogones restent immatures et sont déformées. Les auteurs précisent cependant que seuls les ITC auraient une action négative sur les oospores.

Conséquences pour la protection contre *A. euteiches*

L'ensemble des travaux cités dans cette étude bibliographique met en évidence un manque de concordance, d'une part, entre les essais réalisés en conditions contrôlées et les essais réalisés au champ, et d'autre part entre les résultats des différents auteurs. Ce problème semble être dû principalement au fait que l'effet assainissant des Brassicacées dépend d'un grand nombre de facteurs (conditions climatiques, conduite de culture...). Or, les essais décrits dans les différentes publications relèvent d'objectifs souvent similaires, mais les conditions d'expérimentation (variété utilisée, température, type de sol, niveau d'infestation...) varient d'un auteur à l'autre. Il est par ailleurs nécessaire de préciser qu'une culture dérobée peut, d'une façon générale et indépendamment de ses effets allélopathiques, avoir une action indirecte sur un pathogène interférant avec les effets fongicides : en particulier, le travail du sol peut diluer l'inoculum en modifiant les horizons et/ou en perturbant le réseau

mycélien du champignon [90, 91], et l'enfouissement de matières organiques peut modifier les caractéristiques physico-chimiques et/ou modifier les populations microbiennes du sol [10, 92].

Néanmoins, les cultures de Brassicacées, utilisées en engrais vert, pourraient constituer un moyen de protection efficace contre *Aphanomyces*. Toutes les phases du cycle infectieux du pathogène sont en effet susceptibles d'être affectées par l'action des composés libérés lors de la dégradation des GSL contenus dans les plantes. L'action étant irréversible, elle peut être qualifiée de fongicide. Parmi ces produits, les composés volatils et plus précisément les vapeurs d'ITC seraient les plus efficaces. L'efficacité de ces cultures dérobées dépend toutefois de plusieurs facteurs, qui peuvent agir en interaction : l'espèce de Brassicacée cultivée, voire la variété au sein d'une espèce, les conditions climatiques et les caractéristiques physico-chimiques du sol, enfin la conduite de la culture. Au sein de celle-ci, la densité de semis, la durée de la culture, la méthode d'enfouissement, la durée de la phase de décomposition sont susceptibles d'avoir un effet significatif.

Cas de *Gaeumannomyces graminis*, responsable du piétin échaudage du blé d'hiver

Gaeumannomyces graminis (Sacc.) Arx & Olivier var. *tritici* Walker, agent pathogène responsable de la maladie du piétin-échaudage des céréales, constitue un deuxième cas d'étude intéressant. Il s'agit également d'un champignon tellurique ; contrairement au cas précédent, ce sont à l'heure actuelle autant des cultures commerciales de Brassicacées (en l'occurrence le colza) que des cultures intermédiaires qui, dans les systèmes de culture, sont susceptibles d'avoir un effet assainissant, et ont été étudiées de ce point de vue.

Le piétin échaudage des céréales

Le piétin échaudage (*Gaeumannomyces graminis*) devient est un problème récurrent des systèmes de culture céréaliers dans les situations où le blé revient trop souvent sur les mêmes parcelles. Il est à l'origine d'une grande partie des pertes de rendement observées en monoculture. Ce champignon attaque le collet et les racines des céréales, entraînant une stérilité totale ou partielle de l'épi. Certaines conditions climatiques sont favorables au développement de la maladie, en particulier les semis précoces suivis d'hiver doux et humides. Des solutions de lutte chimiques par traitement des semences existent mais restent coûteuses et d'une efficacité variable et incomplète. L'évitement des situations à risque dans le cadre de successions culturales adaptées reste un moyen de lutte privilégié.

On connaît bien l'effet de la succession de culture sur la dynamique de l'agent pathogène. De manière schématique, les populations du champignon s'accroissent en cas de monoculture, jusqu'à un palier atteint au bout de quatre ans, qui précède une phase de déclin de la maladie [93]. Cette dynamique serait liée au développement, avec un certain retard par rapport à l'agent pathogène, d'une flore antagoniste constituée de bactéries, entre autres des *Pseudomonas* [94-96]. Le développement du champignon est ainsi fonction de la succession de culture, et varie selon le caractère hôte ou non des espèces présentes (le lin, le pois et le colza par exemple sont non-hôtes) et de leur effet sur la flore antagoniste, qui peut amener à un rôle amplificateur sur la maladie.

Les effets précédents des Brassicacées sur le rendement du blé et sur le piétin échaudage

Plusieurs essais sur les effets de différentes plantes de coupure dans une monoculture de blé tendre d'hiver ont été réalisés en Angleterre à la fin des années 1980 par l'ADAS [97]. Ces travaux ont montré que le premier blé suivant un colza d'hiver dans une monoculture présente un rendement plus important que le premier blé suivant une féverole d'hiver. En revanche, dans ces essais, la production du deuxième blé suivant le colza

d'hiver est équivalente voire inférieure à celle du deuxième blé suivant la féverole d'hiver. L'une des principales explications avancées pour expliquer ces résultats est que les attaques de piétin échaudage sont plus importantes derrière une féverole d'hiver que derrière un colza d'hiver. Le deuxième blé après féverole serait, au contraire, moins sujet aux attaques de piétin échaudage que le deuxième blé après colza.

Effets des Brassicacées sur le piétin échaudage

De leur côté, les Australiens de la Nouvelle Galle du Sud [98] et les suisses de la station de Changins [99] en Suisse constatent que les attaques de piétin échaudage sont nettement moins importantes dans un premier blé suivant un colza d'hiver que dans un blé venant immédiatement après une pâture ou un autre blé. Ces différences entre précédents en ce qui concerne les attaques de piétin échaudage observées sur les premiers blés ont tendance à disparaître voire à s'inverser avec les deuxièmes blés [100].

En France, les résultats récents obtenus dans l'Yonne par la délégation régionale de l'ITCF de Dijon et la chambre d'agriculture de l'Yonne montrent aussi que le premier blé tendre d'hiver suivant un colza d'hiver peut présenter des rendements nettement supérieurs à un blé tendre d'hiver suivant un blé tendre d'hiver, et que ces différences peuvent en grande partie s'expliquer par une réduction des dégâts de piétin échaudage dans le premier blé suivant le colza.

Comme évoqué ci-dessus, on sait de manière bien documentée la différence entre une monoculture de blé et une succession céréalière avec coupure par une culture non hôte, du point de vue de la dynamique du piétin échaudage. Cet effet du colza sur l'agent pathogène ne peut ainsi être uniquement attribué aux ITC : le seul fait que la plante de coupure soit non hôte de la maladie suffit à diminuer la présence du champignon, par contre la différence entre les plantes non hôtes pourrait être attribuée aux ITC.

Néanmoins, même si moins d'études semblent avoir été réalisées que sur *A. euteiches*, néanmoins, il semble vraisemblable que dans ce cas également une partie de la réduction des attaques par l'agent pathogène de piétin échaudage observée au champ dans le premier blé suivant une Brassicacée serait liée à la présence de GSL dans les tissus végétaux des plantes de cette famille. Au cours de leur décomposition dans le sol, ces GSL produisent des isothiocyanates. Plusieurs études, menées avec différentes espèces de Brassicacées ou directement avec des ITC, convergent en effet en ce sens. Ainsi, en conditions contrôlées sur des cultures de champignon, Brown et Morra [3] ont montré que certains ITC (Méthyl ITC, Allyl ITC, Benzyl ITC) ont un effet dépressif sur le piétin échaudage à très faible concentration (0,1 à 0,2 µg/mL).

Parallèlement, plusieurs études menées en Australie [101-104] établissent que la dégradation des résidus de Brassicacées a un effet dépressif sur l'inoculum pathogène du piétin-échaudage. Les mécanismes seraient globalement les mêmes que dans le cas de la pourriture molle du pois.

Lors de la période de décomposition des tissus végétaux issus des Brassicacées, il se produirait une biofumigation défavorable au développement du piétin échaudage, par altération de certaines fonctions biologiques. Cette biofumigation semble plus importante suite à l'enfouissement de tissus frais que des tissus âgés. En effet, ces tissus frais contiennent plus de GSL que les tissus anciens. Certaines études montrent que l'effet répressif des Brassicacées sur le pathogène dépend du type de sol [105], du type de résidu, de son âge et de son degré de décomposition – phénomènes tous compatibles avec les mécanismes de la biofumigation par libération des GLS et leur transformation en ITC. Angus *et al.* [11] ont observé que des racines sèches et irradiées (donc désinfectées) de différentes espèces de Brassicacées diminuent significativement la croissance de *Gaeumannomyces graminis tritici*, mais que tant que les racines sont vivantes cet effet n'est pas significatif – ce qui de nouveau est cohérent avec l'hypothèse d'une nécessité de décomposi-

tion des tissus contenant les GLS. Les résidus frais sont réputés ne pas avoir d'effet notable sur l'agent pathogène [11] mais réduisent la levée et la croissance du blé suivant [72], alors que les résidus bien décomposés inhibent la croissance de l'agent pathogène et favorisent la croissance du blé. Enfin, en ce qui concerne les teneurs en GLS, Kirkegaard et Sarwar [103] ont montré qu'elles varient fortement entre les espèces et les variétés ; Angus *et al.* [11] et Kirkegaard *et al.* [102] observent pour leur part un effet plus important de la moutarde brune par rapport à celui du colza sur l'agent pathogène.

Conséquences pour la protection contre *G. graminis tritici*

Les résultats obtenus en conditions contrôlées d'une part et au champ d'autre part sont plus convergents que dans le cas d'*A. euteiches*, et semblent ainsi ouvrir des perspectives plus rapides d'utilisation des propriétés allélopathiques des Brassicacées dans des stratégies intégrées de lutte contre la maladie. Au champ, l'effet potentiellement répressif des Brassicacées sur la maladie est cependant variable, et dépend des conditions climatiques et des conditions de survie de l'inoculum [104]. Il est bien évident que cet effet de la précédente Brassicacée ne se manifeste que les années où les conditions climatiques sont favorables au développement de la maladie : semis précoces du blé suivis d'hivers doux et humides. Il est par ailleurs reconnu que l'effet du colza diminue quand la pression de la maladie est faible [102].

Pour extérioriser un effet, il importe, en outre, que les modalités de conduite de la Brassicacée ne favorisent pas le développement du piétin échaudage dans le blé suivant. C'est ainsi qu'une surfertilisation azotée du colza favorise la survie saprophytique du champignon après la récolte de la Brassicacée [93]. De même, la présence de repousses de blé contaminé dans un colza sert de relais entre les blés précédant et suivant le colza. Ces phénomènes peuvent masquer partiellement ou totalement les effets positifs des isothiocyanates issus de la décomposition des GSL. Enfin, dans le deuxième blé suivant la Brassicacée, l'effet protecteur des isothiocyanates disparaîtrait et le piétin échaudage pourrait, à nouveau, se développer, d'autant plus que les isothiocyanates auraient un effet dépressif non seulement sur le piétin échaudage, mais aussi sur sa flore antagoniste. Ceci pourrait expliquer pourquoi les deuxièmes blés venant après une Brassicacée peuvent présenter des dégâts de piétin échaudage plus importants que les deuxièmes blés venant d'autres plantes de coupure.

Cas des mycorhizes et de l'alimentation phosphatée du maïs

Les Brassicacées, et en particulier le colza et le chou, sont réputées induire des carences en phosphore sur le maïs qui les suit. Peu d'expérimentations en plein champ ont été menées sur ce sujet. Gavito et Miller [106, 107] ont montré l'effet dépressif d'un précédent colza sur la nutrition en phosphore du maïs à un stade précoce, avec des répercussions sur le rendement final. Petersen *et al.* (1999) [108] ne constatent pas d'effets notables sur la croissance et le rendement après une culture intermédiaire de navet. La présente revue examine l'hypothèse d'une inhibition des mycorhizes par des molécules fongostatiques produites par les Brassicacées.

Fonctionnement des champignons mycorhiziens à arbuscules

De nombreux micro-organismes vivent dans le sol au voisinage des racines des plantes. Parmi eux, on trouve les champignons mycorhiziens à arbuscules (MA) dont le développement est complètement inféodé aux cultures en place (on parle de plantes hôtes) puisque ce sont des symbiotes obligatoires. Ils s'associent de manière intime aux racines des plantes pour former un nouvel organe appelé *mycorhize à arbuscule*. Cette association à bénéfice réciproque constitue une symbiose mutualiste [109, 110]. Une mycorhize est donc constituée par une racine colonisée par des structures fongiques de transport (le mycélium), de

transfert (l'arbuscule) et de stockage (la vésicule), et par un réseau de mycélium se développant dans le sol rhizosphérique. Schématiquement, la plante fournit au champignon les sucres qu'il n'est pas capable de synthétiser et qui sont nécessaires à son développement, et le champignon fournit à la plante de l'eau et des éléments minéraux. Les plantes agricoles et horticoles, à l'exception de celles appartenant aux familles des Brassicacées et des Chénopodiacées, forment des mycorhizes à arbuscules. La symbiose permet (i) d'assurer la croissance et la reproduction du champignon sous la forme de mycélium et de spores dans le sol, et de mycélium, de vésicules ou de spores dans la racine grâce aux sucres fournis par la plante; (ii) une amélioration de la nutrition minérale de la plante, en particulier pour les éléments peu mobiles comme le phosphore et des oligo-éléments tels que le cuivre, le zinc et le fer, ce qui se traduit généralement par une stimulation de la croissance [111]. Par ailleurs, on observe chez les plantes mycorhizées une résistance accrue aux stress (hydrique, thermique, salin), ainsi qu'une protection contre certains agents pathogènes des systèmes racinaires.

Dans les sols agricoles, les champignons MA se propagent en fonction des rotations des différentes cultures sous la forme de spores (organes de réserve et de reproduction) libres dans le sol, sous la forme de mycélium et sous la forme de morceaux de racines colonisées par le champignon et portant, même après leur mort, des hyphes (mycélium) et des vésicules (organes de réserve et de reproduction) viables. L'ensemble de ces structures fongiques ou propagules constitue le potentiel infectieux mycorhizogène du sol [112].

L'influence de la culture est prédominante pour le développement de ces champignons puisqu'elle favorise ou non la formation et le développement de la symbiose. On parle alors de la *dépendance mycorhizienne* des plantes [113] qui varie en fonction des exigences de la plante et de la fertilité du sol. La dépendance mycorhizienne est élevée chez les plantes à système racinaire peu ramifié, faible chez les graminées et nulle pour quelques espèces qui ne forment pas de mycorhizes à arbuscules (Brassicacées, Chénopodiacées). Les facteurs biotiques ou abiotiques qui ont une action sur le sol et le développement des plantes ont des actions directes ou indirectes sur la population de champignons MA d'un sol. Parmi les facteurs abiotiques, les techniques culturales peuvent avoir des effets favorables ou défavorables.

Bien que l'observation de structures fongiques ait pu être faite chez quelques Brassicacées [114], il est admis que celles-ci ne forment pas de mycorhizes à arbuscules, ce qui ne favorise pas le développement des champignons MA. L'hypothèse la plus souvent avancée met en cause les GSL et les ITC [16,115]. Certains d'entre eux seraient responsables de l'absence de mycorhizes à arbuscules chez les Brassicacées [5,116-118]. Schreiner et Koide [116, 117] ont montré qu'en présence de racines d'espèces du genre *Brassica*, la germination des spores d'un champignon mycorhizien était inhibée. L'ajout de composés inactivant les ITC supprime l'effet inhibiteur, ce qui démontre bien l'implication de ces molécules dans l'inhibition de la germination des spores du champignon.

Effet précédent des espèces du genre *Brassica* sur le potentiel infectieux mycorhizogène du sol et la nutrition phosphatée du maïs

Le potentiel infectieux mycorhizogène du sol peut être affecté par les techniques culturales (travail du sol, traitements fongicides, etc.) mais aussi par la succession de cultures [119]. Il a été déjà observé que la présence d'une chénopodiacée (espèce non mycotrophe) dans une rotation diminue le potentiel infectieux mycorhizogène du sol [120]. Plusieurs auteurs ont relaté une moindre mycorhization des racines du maïs lorsqu'il est cultivé après colza plutôt qu'après maïs [106, 121]. Dans certains cas cette moindre mycorhization des racines est associée à un moindre prélèvement de phosphore [107, 119]. Deux mécanismes, non exclusifs l'un de l'autre, sont susceptibles d'expliquer ces effets : i) diminution de la population de champignons MA par l'absence de

plante-hôte : pendant la culture de la Brassicacée, espèce non mycotrophe, les propagules (spores, vésicules, mycélium) de champignons MA qui germent ne trouvent pas la plante-hôte qui leur convient et elles dégèrent rapidement ; cela conduit à une diminution progressive de la population de champignons indigènes du sol ; ii) élimination des champignons MA par des molécules fongistatiques produites pendant la culture de la Brassicacée ou après, lors de la décomposition des résidus enfouis. Le rôle des mycorhizes vis-à-vis de la nutrition phosphatée de plantes poussant en sol moyennement ou faiblement pourvu en phosphore est bien connu. L'hypothèse selon laquelle la carence en phosphore observée chez le maïs derrière une Brassicacée pourrait être due à une élimination des champignons mycorrhiziens par les mécanismes qui viennent d'être mentionnés mérite donc d'être vérifiée.

Conclusion

La présente analyse bibliographique montre que beaucoup de connaissances sont déjà disponibles quant aux capacités des Brassicacées à produire puis libérer dans le sol des métabolites secondaires dont on sait qu'ils ont, via leurs produits de dégradation, des actions inhibitrices sur la croissance de populations de champignons telluriques. On connaît également (quoiqu'avec un degré de précision variable dans la connaissance des mécanismes affectés) la sensibilité de certains champignons pathogènes à ces molécules organiques. Par ailleurs, différents indices portent à croire que plusieurs manifestations de l'effet précédent des Brassicacées au champ pourraient au moins en partie être dues à cet effet allélopathique. C'est le cas pour les effets des Brassicacées sur *Aphanomyces* chez le pois, et sur le piétin échaudage des céréales ; l'effet sur les mycorhizes du maïs et sa nutrition phosphorique reste quant à lui du domaine de l'hypothèse pure, aucun effet des glucosinolates ou de leurs produits de dégradation n'ayant été montré sur les champignons mycorrhiziens en conditions contrôlées.

Ces constats ouvrent des perspectives intéressantes pour une meilleure maîtrise des effets précédents des Brassicacées, qu'ils soient positifs ou négatifs. Cependant, plusieurs obstacles demeurent, avant de pouvoir réellement envisager ces applications agronomiques, même pour le cas qui paraît le plus favorable en raisons des connaissances déjà capitalisées, celui d'une contribution de l'allélopathie à des stratégies de protection intégrée des cultures contre des champignons phytopathogènes. Ces obstacles semblent être de trois ordres, et ouvrent vers trois types de travaux.

La première difficulté a trait à la grande diversité (i) des molécules produites, (ii) des niveaux de concentration en ces molécules selon les espèces et cultivars de Brassicacées, (iii) des niveaux de sensibilité des agents pathogènes à ces molécules. Dès lors, il est nécessaire de réaliser un long travail de « screening » pour identifier les couples matériel végétal X agent pathogène pour lesquels on peut espérer un effet biocide du premier sur le second. Ce travail serait d'autant plus difficile s'il existait chez les espèces de champignons phytopathogènes, une variabilité génétique de sensibilité aux isothiocyanates, autrement dit un « effet souche », qui n'a pas pour l'instant, à notre connaissance fait l'objet d'investigations, mais est tout à fait plausible.

La seconde difficulté tient, comme cela a été montré pour la lutte contre *Aphanomyces* chez le pois, au fossé important qui sépare la mise en évidence d'un effet en conditions contrôlées, et l'expression de cet effet dans des conditions agronomiques [119]. L'analyse bibliographique réalisée sur les facteurs de variation de la minéralisation des résidus montre que les techniques de conduite des cultures (fertilisation, date de destruction, proportion d'organes exportés, travail du sol...), en interaction avec les caractéristiques du sol et du climat, sont de nature à faire varier de manière considérable les rythmes de dégradation des résidus contenant les glucosinolates, et donc les quantités instantanées de

composés libérés et les durées de production de ces composés. Ces deux variables (intensité et durée de production) sont certainement des clés de l'efficacité de l'effet biocide des métabolites secondaires ; on notera que même en conditions contrôlées, l'effet des durées d'exposition est moins documenté que celui des intensités. Par ailleurs, les techniques culturales influencent d'autres facteurs de variation probables de l'effet, par exemple la position des résidus dans le profil de sol, qui peut jouer sur la proximité des molécules biocides vis-à-vis des champignons. Il existe donc tout un champ de recherches à mener pour identifier les conditions agronomiques d'expression au champ d'un effet allélopathique des Brassicacées. Elles devraient débiter, sur un couple matériel végétal X agent pathogène pour lequel un effet est avéré en conditions contrôlées, par une analyse de sensibilité du pathogène aux variables de flux (intensité et durée) de composés biocides. Elles devraient se poursuivre par la réalisation d'expérimentations comparant différents systèmes de culture choisis sur la base des connaissances bibliographiques comme étant susceptibles de provoquer des flux variés de libération de composés. Correctement instrumentés, ces sites expérimentaux devraient permettre de tester des hypothèses relatives à ces flux et aux conséquences sur l'effet biocide qui s'ensuit. Les connaissances issues de ces expérimentations devraient permettre de paramétrer un modèle de ces effets allélopathiques, utilisable pour concevoir des itinéraires de conduite des Brassicacées dans l'optique de bénéficier de ces effets.

Enfin, la troisième difficulté tient à un degré de complexité supplémentaire des relations entre présence et conduite des Brassicacées dans la succession d'une part, et effet sur les cultures suivantes d'autre part. En effet, on ne peut ignorer, comme cela a été souligné dans cette analyse, que les pratiques agricoles dans les systèmes à Brassicacées vont jouer sur les champignons phytopathogènes et sur le fonctionnement de la culture suivante par d'autres moyens que la production de composés à effet biocide. Par ailleurs, lorsque ces composés affectent les populations microbiennes du sol, rien ne permet de penser qu'elles ne touchent que celles qui ont un effet néfaste, et préservent celles qui ont un rôle positif. En conséquence, l'évaluation de systèmes de conduite des Brassicacées mis au point dans une optique de bénéficier de leurs effets allélopathiques ne pourra faire l'économie d'une évaluation plus générale, faisant le bilan complet des gains mais aussi des coûts liés à ces pratiques.

L'ensemble de ces travaux nécessite des collaborations de recherche dans des domaines aussi variés que la sélection variétale, la biochimie, la mycologie et l'agronomie.

RÉFÉRENCES

- HAN MKY, CLOSE RC. *Aphanomyces* root rot of peas 3. Control by the use of cruciferous amendments. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 1987 ; 30 : 225-33.
- LEWIS JA, PAPAIVIZAS GC. Evolution of volatile sulfur-containing compounds from decomposition of crucifers in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 1970 ; 2 : 239-46.
- MUELCHEN AM, RAND RE, PARKE JL. Evaluation of crucifer green manures for controlling *Aphanomyces* root rot of peas. *Plant Dis* 1990 ; 74 : 651-4.
- PAPAIVIZAS GC, LEWIS JA. Effect of amendments and fungicides on *Aphanomyces* root rot of peas. *Phytopathology* 1971 ; 61 : 215-20.
- MUNNECKE DE, MARTIN JP. Release of methylisothiocyanate from soils treated with Mylone (3,5-dimethyl-tetrahydro-1,3,5,2H-thiadiazine-2-thione). *Phytopathology* 1964 ; 54 : 941-5.
- LLOYD GA. The elimination of methyl isothiocyanate from soil after treatment with metham-sodium. *J Sci Food Agric* 1962 ; 19 : 273-7.
- SMOLINSKA U, KNUDSEN GR, MORRA MJ. Inhibition of *Aphanomyces euteiches* f. sp. *pisi* by volatiles produced by hydrolysis of *Brassica napus* seed meal. *Plant Dis* 1997 ; 81 : 288-92.

88. SMOLINSKA U, MORRA M, KNUDSEN GR, BROWN PD. Toxicity of glucosinolate degradation products from *Brassica napus* seed meal toward *Aphanomyces euteiches* f. sp. *lisi*. *Phytopathology* 1997 ; 87 : 77-82.
89. LEWIS JA, PAPAVIDAS GC. Effect of sulfur-containing volatile compounds and vapors from cabbage decomposition on *Aphanomyces euteiches*. *Phytopathology* 1971 ; 61 : 208-14.
90. DAVET P. *Vie microbienne du sol et production végétale*. INRA édition, 1996 ; (07 p3).
91. COLBACH N. Modélisation de l'influence des systèmes de culture sur les maladies du pied et des racines du blé tendre d'hiver. Thèse INA-PG, 258 p. + annexes, 1995.
92. SHETTY KG, SUBBARO KV, HUISMAN OC, HUBBARD JC. Mechanism of broccoli-mediated Verticillium wilt reduction in cauliflower. *Phytopathology* 1999 ; 90 : 305-10.
93. HORNBY D, BATEMAN GL, GUTTERIDGE RJ, ET AL. *Take-all disease of cereals. A regional perspective*. Wallingford, UK : CAB International, 1998 ; (384 p).
94. BRISBANE PG, ROVIRA AD. Mechanisms of inhibition of *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* by fluorescent pseudomonas. *Plant Pathol* 1988 ; 37 : 104-11.
95. SARNIGUET A, LUCAS P, LUCAS M, SAMSON R. Soil conduciveness to take-all of wheat : Influence of the nitrogen fertilizers on the structure of populations of fluorescent pseudomonads. *Plant Soil* 1992 ; 145 : 29-36.
96. WELLER DM, COOK RJ. Suppression of take-all of wheat by seed treatment with Fluorescent *Pseudomonas*. *Phytopathology* 1983 ; 73 : 463-9.
97. BOWERMAN P, BANFIELD CF. The effect of break crops on winter wheat. *Experimental husbandry* 1982 ; 38 : 10-9.
98. LEMERLE D, TANG HONG Y, MURRAY GM, MORIS S. Survey of weeds and diseases in cereal crops in the southern wheat belt of New South Wales. *Australian journal of Experimental Agriculture* 1996 ; 36(C1, C3) : 545-54.
99. JADOT R. Influence du système de rotation et de la monoculture sur le niveau d'infection du piétin échaudage, *Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) var. *tritici*. *Revue Suisse de l'agriculture* 1981 ; 43 : 1299-319.
100. KOLLMORGEN JF, GRIFFITHS JB, WALSGOTT DN. The effects of various crops on the survival and carry-over of the wheat take-all fungus *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. *Plant Pathol* 1983 ; 32 : 73-7.
101. KIRKEGAARD JA, GARDNER PA, ANGUS JF, KOETZ E. Effect of Brassica Break Crops on the Growth and Yield of Wheat. *Aust J Agric Res* 1994 ; 45 : 529-45.
102. KIRKEGAARD JA, HOCKING PJ, ANGUS JF, HOWE GN, GARDNER PA. Comparison of Canola, Indian mustard and Linola in two contrasting environments. II. Break-crops and nitrogen effects on subsequent wheat crops. *Field Crops Res* 1997 ; 52 : 179-91.
103. KIRKEGAARD JA, SARWAR M. Glucosinolate profiles of Australian canola (*Brassica napus annua* L.) and Indian mustard (*Brassica juncea* L.) cultivars : implications for biofumigation. *Aust J Agric Res* 1999 ; 50 : 315-24.
104. KIRKEGAARD JA, SARWAR M, WONG PTW, MEAD A, HOWE G, NEWELL M. Field studies on the biofumigation of take-all by Brassica break crops. *Aust J Agric Res* 2000 ; 51 : 445-56.
105. BENDING GD, LINCOLN SD. Characterisation of volatile sulphur compounds produced during decomposition of Brassica juncea in soil. *Soil Biol Biochem* 1999 ; 31 : 695-703.
106. GAVITO ME, MILLER MH. Changes in mycorrhizae development in maize induced by crop management practices. *Plant Soil* 1998 ; 198 : 185-92.
107. GAVITO ME, MILLER MH. Early phosphorus nutrition, mycorrhizae development, dry matter partitioning and yield of maize. *Plant Soil* 1998 ; 199 : 177-86.
108. PETERSEN J, BELZ R, WALKER F, HURLE K. Weed suppression by release of isothiocyanates from turnip-rape mulch. *Agron J* 2001 ; 93-1 : 37-43.
109. SMITH SE, READ DJ. *Mycorrhizal symbiosis*. London : Academic Press, 1997 ; (605 p).
110. STRULLU DG, GARBAYE J, PERRIN R, PLENCHETTE C. *Les mycorrhizes des arbres et des plantes cultivées*. Paris : Technique et Documentation, Lavoisier, 1991 ; (250 p).
111. PLENCHETTE C. Utilisation des mycorrhizes en agriculture et horticulture. In : Strullu D, Garbaye J, Perrin R, Plenchette C, eds. *Les mycorrhizes des arbres et des plantes cultivées*. Paris : Technique et Documentation, Lavoisier, 1991 : 131-96.
112. PLENCHETTE C, PERRIN R, DUVERT P. *The concept of soil infectivity and a method for its determination as applied to endomycorrhizas* 1989 ; 67 : 112-5.
113. PLENCHETTE C, FORTIN JA, FURLAN V. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. *I Mycorrhizal dependency under field conditions* 1983 ; 70 : 199-209.
114. DE MARS BG, BOENER REJ. Vesicular arbuscular mycorrhizal development in the Brassicaceae in relation to plant life span. *Flora* 1996 ; 191 : 179-89.
115. STOEWESAND GS. Bioactive organosulfur phytochemicals in Brassica oleracea vegetables. *Food and chemical toxicity* 1995 ; 33 : 537-43.
116. SCHREINER PR, KOIDE RT. Mustards, mustard oils and mycorrhizas. *New Phytol* 1993 ; 123 : 107-13.
117. SCHREINER PR, KOIDE RT. Antifungal compounds from the roots of mycotrophic and non-mycotrophic plant species. *New Phytol* 1993 ; 123 : 99-105.
118. VIERHEILIGH, BENNETT R, KIDDLE G, KALDORF M, LUDWIG-MÜLLER J. Difference in glucosinolate patterns and arbuscular mycorrhizal status of glucosinolate-containing plant species. *New Phytol* 2000 ; 146 : 3650-60.
119. CREPIN F. *Les endomycorrhizes V.A. dans les agro-écosystèmes : influence des facteurs édaphiques et des pratiques culturales. Mémoire d'Etudes de l'ENSSAA*. Dijon, 1988 ; (63 p).
120. PLENCHETTE C. *Potentiel infectieux mycorrhizogène du sol des parcelles du dispositif Dehérain* 1989 ; 75 : 23-9.
121. ARIHARA J, KARASAWA T. Effect of previous crops on arbuscular mycorrhizal formation and growth of succeeding maize. *Soil Sci Plant Nutr* 2000 ; 46-1 : 43-51.