

Effets *in vitro* et *in vivo* du compost sur *Verticillium dahliae*, agent causal de la verticilliose de la tomate

Btissam MOURIA, Amina OUZZANI TOUHAMI et Allal Douira

Laboratoire de Botanique et de Protection des Plantes, Université Ibn Tofail, Faculté des Sciences, Kénitra, Maroc

Résumé.

Les milieux à base d'extraits d'un compost (MEC) de déchets urbains solides additionnés ou non de glucose et stérilisés à 80°C ont inhibé respectivement de 95,95% et à 100% la croissance mycélienne et la sporulation de *Verticillium dahliae*. Les milieux MEC stérilisés à 120°C ont plutôt réduit la densité du mycélium que la croissance diamétrale. Ils ont par ailleurs permis une forte inhibition de la sporulation respectivement de 80,93% sur le milieu MECG 120° et 86,53% sur le milieu MECsG 120°. *In vivo*, le compost utilisé comme amendement du sol a réduit le rabougrissement et l'altération foliaire des plants de tomate inoculés par *V. dahliae* en pépinières de 75,04% et 81,05% respectivement. Ces pourcentages sont proches ou similaires à ceux obtenus par la tourbe amendée de compost. Les deux traitements ont surpassé l'effet de la tourbe seule qui n'a assuré que 7,01% de réduction de l'altération foliaire. La correction du sol avec le compost a permis l'inhibition de la pénétration et de la colonisation des tissus vasculaires des plants de tomate par *V. dahliae* et a confiné le pathogène au niveau de 41,66% des racines analysées et a inhibé de 100% son ascension vers l'hypocotyle des plantes inoculées.

Mots clés : compost, extrait, *Verticillium dahliae*, milieu de culture, pépinière, *in vitro*, *in vivo*.

Abstract.

Media prepared with compost extract (MEC) of MSW added or not by glucose and sterilized at 80°C inhibited respectively 95,95% and 100% mycelial growth and sporulation of *Verticillium dahliae*. MEC sterilized at 120°C have rather reduced the density of the mycelium than its growth diameter. They also allowed a strong inhibition of sporulation, respectively 80,93% on the MECG 120° and 86,53% on MECsG 120°. *In vivo*, the compost used as soil amendment reduced stunting and leaf damage tomato plants inoculated with *V. dahliae* in nursery by 75,04% and 81,05% respectively. These percentages are close or similar to those obtained by peat amended with compost. Both treatments surpassed the effect of peat alone that has ensured only 7,01% reduction of leaf damage. The correction of the soil with compost resulted in the inhibition of the penetration and colonization of vascular tissues of tomato plants by *V. dahliae* and confined the pathogen at 41,66% of analyzed roots and inhibited 100% its propagation into the hypocotyl of inoculated plants.

Keywords : compost, extract, *Verticillium dahliae*, culture media, nursery, *in vitro*, *in vivo*.

I. INTRODUCTION

La verticilliose, causée par *Verticillium dahliae* Kleb. et *V. albo-atrum* Reinke & Berthold est l'une des maladies vasculaires les plus importantes rapportée sur des plantes appartenant à 45 familles botaniques (Harrington et Dobinson 2000). Ces deux espèces sont

d'une importance économique majeure (McCain *et al.*, 1981) et sont distribuées dans le monde entier (Pegg, 1984).

Durant les dernières années, l'apparition de résistance chez les populations de champignons (Hmouni *et al.*, 2003), le coût élevé des fongicides, leurs effets sur l'environnement (Mills *et al.*, 2002) et leur incompatibilité avec l'agriculture durable ont fait que l'utilisation des fongicides est devenue de plus en plus limitée et l'intérêt pour d'autres alternatives de lutte a ainsi augmenté (Blok *et al.*, 2000).

Parmi ces alternatives, le compost présente des effets hautement suppressifs sur les maladies causées par les pathogènes telluriques comme *Pythium*, *Phytophthora*, *Fusarium* et *Rhizoctonia* aussi bien sous serre qu'en plein champ (Schönfeld *et al.*, 2003). L'aptitude suppressive des composts aux maladies des plantes a été attribuée à leur composition chimique, à la disponibilité des éléments nutritifs et à la composition microbienne due aussi bien à l'apport de microorganismes qu'à la stimulation de ceux du sol (Pérez-Piqueres *et al.*, 2006).

Néanmoins, tous les composts ne possèdent pas la même capacité d'inhiber efficacement les agents phytopathogènes. La variabilité observée entre les effets de différents composts est assurément le plus gros écueil à leur utilisation à large échelle (Berner *et al.*, 2004). En effet, l'efficacité des composts et de leurs extraits varie considérablement en raison de la différence des procédures de préparation de ces extraits, de la source, de la composition, de la qualité, de la maturité du compost et de la durée de compostage (Hibar *et al.*, 2006).

L'objectif de ce travail est d'étudier (i) l'effet *in vitro* de différents milieux à base d'un compost de déchets urbains solides sur deux stades principaux du cycle de vie de *Verticillium dahliae* et (ii) *in vivo* sur l'infection de la tomate par la verticilliose de la tomate.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

II.1 Étude de l'effet *in vitro* des extraits de compost sur *V. dahliae*

II.1.1 Matériel fongique

L'isolat P3 de *V. dahliae* très agressif, a été isolé à partir d'une tige de tomate atteinte de verticilliose dans la région de Dar Bouazza (Douira et Lahlou, 1989). Il produit des conidies plus ou moins allongées et des microsclérotas en grande quantité (Figure 1). Cet isolat est cultivé en milieu PSA et incubé pendant une semaine à 25 °C et à l'obscurité.

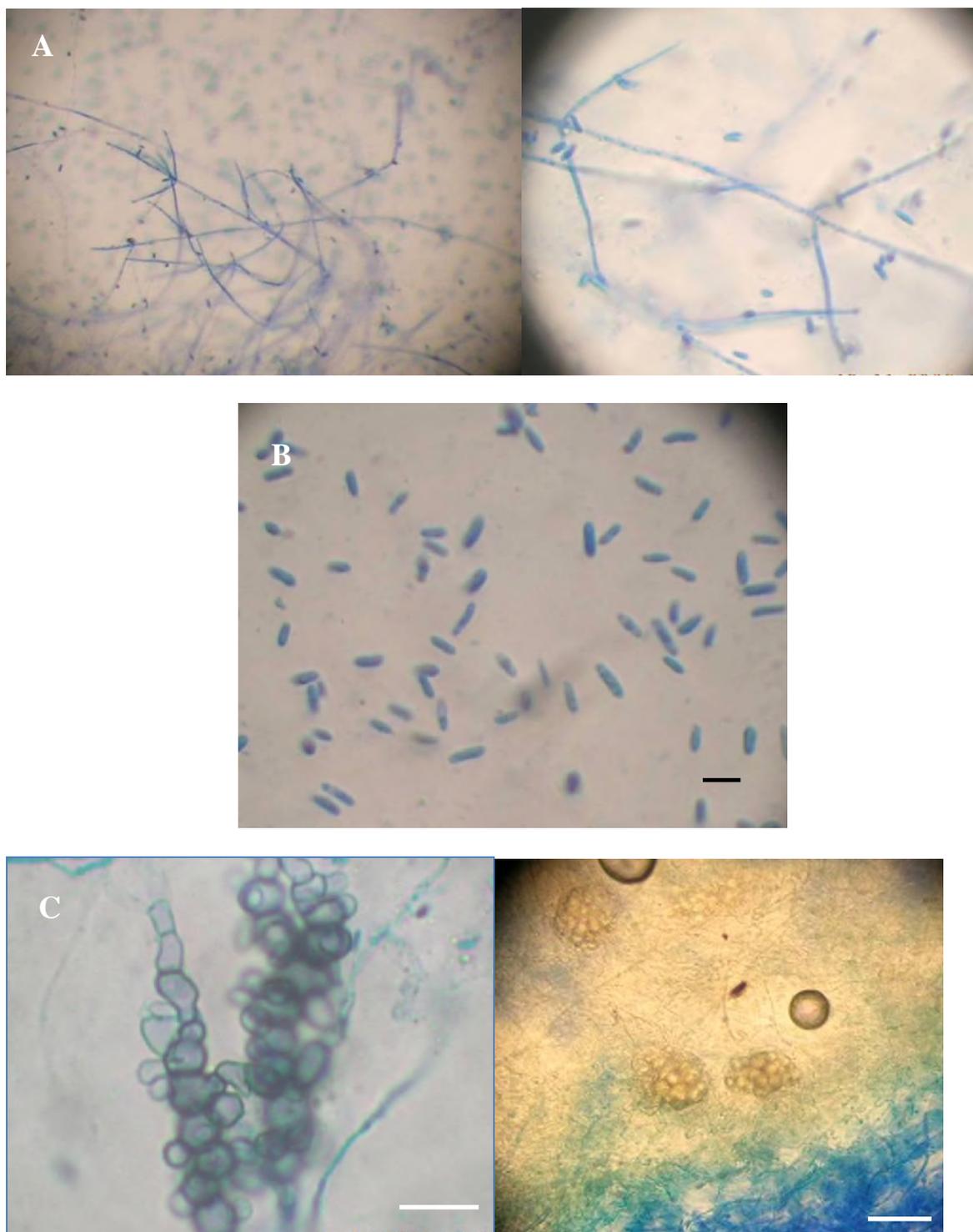


Figure1 : Vues microscopiques de l'isolat P3 de *Verticillim dahliae*. **A** : conidiophores, **B** : conidies, **C** : microsclérotos.

Liquide de montage: Bleu coton (Grossissement $\times 400$), Barre = $10\mu\text{m}$.

II.1.2 Milieux de culture

Le compost produit par un Centre de Co-Traitement des déchets urbains solides est laissé macérer à un taux de 1 : 5 (v/v) dans de l'eau distillée pendant une période d'extraction de 2 jours à la température ambiante du laboratoire selon la méthode de Weltzien (1992). Après filtration, les extraits de compost sont répartis en deux lots, chacun de deux erlenmeyers contenant l'agar-agar permettant de préparer le milieu à base d'extrait de compost (MEC), l'un additionné de glucose (MECG) et l'autre sans glucose (MECsG). Le premier lot est autoclavé à 120 °C et le second à 80 °C (Tableau 1).

Tableau 1 : Détail de la composition des milieux de culture

Milieu de culture	Composition
Milieux à base d'extrait de compost (MEC) * <i>Sans sucre</i> MECsG * <i>Avec sucre</i> MECG	* Agar-agar : 15 g, extrait de compost : 1000 ml * Agar-agar : 15 g, de glucose : 20 g, d'extrait de compost : 1000 ml.
Milieu Potato dextrose Agar (PDA)	Pomme de terre : 200 g, glucose : 20 g, Agar-agar : 15 g, eau distillée : 1000 ml.
Milieu Czapeck-Dox Agar (CDA) (Sivaprakasam et Rajagopalan, 1974 <i>In</i> Dhingra et Sinclair, 1987)	NaNO ₃ : 2 g, MgSO ₄ .7H ₂ O : 0,5 g, K ₂ HPO ₄ : 1 g, KCl : 0,5 g, FeSO ₄ : 0,01 g, saccharose : 30 g, agar-agar : 20 g, eau distillée : 1000 ml.
Milieu glucose-mineral salt (GMS) (Congly et Hall, 1976 <i>In</i> Dhingra et Sinclair, 1987)	Glucose : 30 g, KH ₂ PO ₄ : 1 g, MgSO ₄ .7H ₂ O : 0,5 g, MnSO ₄ .H ₂ O : 0,5 mg, Na ₂ MoO ₄ .2H ₂ O : 10 µg, KNO ₃ : 2 g, K ₂ HPO ₄ : 0,9 g, ZnSO ₄ .7H ₂ O : 0,05 mg, CuSO ₄ .5H ₂ O : 0,16 mg, eau distillée : 1000 ml.

Trois milieux de culture sont utilisés à titre comparatif: le milieu Potato Dextrose Agar (PDA), le milieu Czapeck-Dox Agar (CDA) et le milieu glucose-mineral salt (GMS) additionné d'agar-agar (Tableau 1). Ces milieux sont autoclavés à 120 °C. Tous les milieux de culture, en surfusion à 45 °C, sont additionnés de chloramphénicol à raison de 100 mg/litre et coulés dans des boîtes de Petri de 90 mm de diamètre.

Trois boîtes de Petri sont coulées pour chaque milieu de culture et l'essai a fait l'objet de trois répétitions.

II.1.3 Évaluation de la croissance mycélienne et de la sporulation

Un implant mycélien de 5 mm de diamètre, prélevé en bordure d'une jeune colonie de *V. dahliae*, est déposé au centre de chaque boîte de Petri contenant l'un des sept milieux de culture. Les boîtes de Petri sont incubées à l'obscurité à 25 °C. Après 7 jours d'incubation, la croissance mycélienne est évaluée par mesure des deux diamètres orthogonaux de chaque colonie.

II.1.4 Effet sur la sporulation

Après dix jours d'incubation, 4 disques mycéliens de 5 mm de diamètre sont prélevés sur la même ligne de chaque boîte et introduits dans un tube à essai contenant 1 ml d'eau distillée stérile. Après agitation mécanique, le comptage des conidies s'effectue à l'aide d'une cellule de Malassez. Chaque boîte a fait l'objet de trois répétitions à raison de dix lectures par répétition.

Les pourcentages d'inhibition de la croissance mycélienne et de la sporulation de l'isolat P3 de *V. dahliae* sont calculés par rapport aux milieux qui ont induit la croissance ou la sporulation les plus élevées.

II.2 Étude de l'effet *in vivo* du compost sur la verticilliose de la tomate

II.2.1 Préparation du matériel fongique

Des implants mycéliens sont prélevés à partir d'une culture de l'isolat P3 de *V. dahliae* sur milieu PSA et introduits dans un tube à essai contenant de l'eau distillée stérile. Après agitation mécanique, afin de libérer les conidies, 2 ml de cette suspension sont étalés à la surface de boîtes de Petri contenant le milieu PSA afin d'obtenir des cultures polysporales.

Après 5 jours d'incubation à 25 °C et à l'obscurité, des suspensions conidiennes sont préparées par lavage des cultures par l'eau distillée stérile et filtration à travers quatre couches de gaze stérile. La concentration est ajustée à 10⁶ conidies/ml à l'aide de l'eau distillée stérile contenant 0,02 % de Tween 20 et 0,5 % de gélatine.

II.2.2 Préparation des pépinières

Des semences de tomate *Lycopersicon esculentum* Mill. appartenant à la variété Campbell 33 sont désinfectées superficiellement à l'hypochlorite de sodium dilué à 1%, rincées abondamment à l'eau distillée stérile et séchées.

Dans des bassines en polyéthylène perforées à la base, remplies de sol ou de la tourbe ou encore de l'un des deux substrats mélangé avec le compost à une concentration de 50%, les semences sont introduites d'une façon alignée, tout en gardant le même espace entre elles. Trente graines sont déposées par bassine.

Les bassines couvertes d'un film plastique de 20 µm d'épaisseur pendant deux à trois jours pour assurer une bonne germination puis placées sous une serre en plastique. Vingt jours après semis (JAS), le nombre de plantules est compté; ces dernières sont récupérées et leurs racines sont débarrassées de leurs substrats par un léger mouvement.

II.2.3 Inoculation

Les racines de vingt plantules, pour chaque substrat, sont trempées dans une suspension conidienne de l'isolat P3 pendant 15 min. Les racines des plantules témoins sont trempées dans l'eau distillée stérile au lieu de la suspension conidienne. Les plantules sont ensuite repiquées dans leurs substrats d'origine et les pépinières sont replacées dans la serre pendant quatre semaines.

II.2.4 Dispositif expérimental

Deux lots ont été préparés pour les essais en pépinières, un lot dont les plantules ont été inoculées par la suspension conidienne de *V. dahliae* et un lot témoin. Les pépinières sont arrangées en un dispositif complètement aléatoire (CRD) sous une serre plastique. L'expérience est répétée deux fois, le premier essai à la fin du printemps (Mai-Juin) et le deuxième à la fin de l'été (Août-Septembre).

II.2.5 Évaluation du degré d'infection

La taille des plantes est mesurée à la fin du bioessai en pépinières, soit quatre semaines après l'inoculation par le pathogène. L'indice de rabougrissement (IR), correspondant à la réduction de la taille de l'épicotyle chez les plants inoculés par rapport aux plants témoins, est calculé selon la formule établie par Douira et Lahlou (1989) :

$$IR = \frac{M-X}{M} \times 100$$

- où :
- IR: Indice de rabougrissement ;
 - X : Taille de l'épicotyle des plantes inoculées ;
 - M : Taille moyenne des plantes témoins pour chaque substrat.

Le degré d'altération des feuilles est noté sur les vingt plants selon le barème de Douira et Lahlou (1989) ci-dessous.

Note	Apparence des feuilles
0	Feuilles d'apparence saines
1	Feuilles cotylédonaire : flétrissement ou jaunissement
2	Feuilles cotylédonaire : chute
3	Feuilles vraies : flétrissement ou jaunissement
4	Feuilles vraies : nécrose
5	Feuilles vraies : chute

Les notes rapportées au nombre de feuilles constituent l'indice d'altération foliaire (IAF), calculé selon la formule ci-dessous. Un indice moyen est ensuite calculé pour chaque lot de plantes.

$$IAF = \frac{\sum (i \times x_i)}{6 \times N_f}$$

où : IAF : Indice d'altération foliaire ;
i : Notes d'apparence des feuilles 0 – 5 ;
x_i : Nombre de feuilles présentant la note i ;
N_f : Nombre total de feuilles.

La présence de *V. dahliae* est recherchée dans les racines, l'hypocotyle et l'épicotyle de 6 plants de tomate par essai. Ces parties sont désinfectées par trempage rapide dans l'alcool 90°, rincées plusieurs fois avec l'eau distillée stérile, séchées sur du papier filtre et découpées en fragments de 2 mm de longueur. Les trois sections sont manipulées séparément pour éviter leur contamination.

Pour chaque plant, trois à six fragments par section sont enfoncés verticalement dans des boîtes de Petri stériles contenant l'eau gélosée (20 g d'agar-agar/1000 ml d'eau distillée) stérilisée à 120 °C.

Après une semaine d'incubation à 25 °C et à l'obscurité, la notation des résultats consiste en la présence (+) ou l'absence (-) du mycélium, ou éventuellement des microsclérotés de *V. dahliae* autour des fragments végétaux.

Le pourcentage de colonisation des différentes parties végétales est calculé selon la relation suivante :

$$\% C_i = \frac{N_i}{N_t} \times 100$$

- Où : **i** : Section végétale donnée : Racine, Hypocotyle, Epicotyle ;
% C_i : Taux de colonisation de **i** ;
N_i : Nombre de plantes ayant hébergé le pathogène dans la section **i** ;
N_t : Nombre total de plantes.

II.3 Analyses statistiques

Les analyses de variance sont effectuées après transformation des pourcentages en $\text{ArcSin}\sqrt{P}$ et les moyennes sont comparées par le test de Newman & Keuls au seuil de 5 %.

III. RÉSULTATS

III.1 Effet *in vitro* des extraits de compost sur *Verticillium dahliae*

Les diamètres moyens des colonies de l'isolat P3 de *V. dahliae* et son aptitude à sporuler ainsi que les pourcentages d'inhibition de ces deux paramètres sont consignés dans le Tableau 2.

Tableau 2 : Croissance mycélienne et sporulation de *V. dahliae* en fonction du milieu de culture.

Milieu	Croissance (mm)	Inhibition (%)	Sporulation (10 ⁶ conidies/ml)	Inhibition (%)
PDA	61,27	–	150,10	65,74 e
Czapeck-Dox	39,22	35,98 b	270,79	38,21 f
GMS	47,94	21,75 c	438,32	--
MECG 120°	56,94	7,06 d	83,57	80,93 d
MECsG 120°	53,44	12,77 cd	59,06	86,53 c
MECG 80°	2,5	95,91 a	1,60	99,62 b
MECsG 80°	0	100 a	0	100 a

Dans la même colonne, les valeurs affectées de la même lettre ne diffèrent pas significativement au seuil de 5 % selon le test de Newman & Keuls.

PDA : Milieu Potato-Dextrose-Agar;

Czapeck-Dox : Milieu Czapeck-Dox Agar (Sivaprakasam & Rajagopalan, 1974);

GMS : Milieu glucose-mineral salt (Congly & Hall, 1976);

MECG : Milieux à base d'extrait de compost additionnés de glucose et stérilisés à 120 °C (MECG 120°) ou à 80°C (MECG 80°);

MECsG : Milieux à base d'extrait de compost sans glucose et stérilisés à 120 °C (MECsG120°) ou à 80 °C (MECsG 80°).

Les milieux de culture à base d'extraits de compost (MEC) avec ou sans glucose stérilisés à 120 °C ont induit des pourcentages d'inhibition très faibles, de 7,06 % et 12,77 % respectivement pour les milieux MECG et MECsG, par rapport au milieu PDA qui s'est montré le plus favorable à la croissance mycélienne de cet isolat.

Ces pourcentages ont été même plus faibles que ceux notés pour les milieux synthétiques de référence et qui sont de l'ordre de 21,75 % pour le milieu GMS et 35,98 % pour le milieu Czapeck-Dox.

Par contre, les milieux MEC stérilisés à 80 °C ont fortement réduit la densité du mycélium qui est devenu presque translucide (Figure2). Les milieux MECG et MECsG stérilisés à 80 °C ont permis une inhibition totale ou presque de la croissance mycélienne de l'isolat P3 de *V. dahliae*, le milieu MECsG étant le plus suppressif (Figure2).

L'aptitude de l'isolat P3 à sporuler est plus prononcée sur le milieu GMS avec $438,32 \cdot 10^6$ conidies/ml, suivi du milieu Czapeck-Dox Agar ($270,79 \cdot 10^6$ conidies/ml), alors que le milieu PDA, avec $150,1 \cdot 10^6$ conidies/ml, vient au troisième rang bien qu'il soit le plus favorable à sa croissance mycélienne.

Contrairement à la croissance mycélienne, l'apport de glucose aux milieux MEC a significativement affecté la sporulation des colonies de *V. dahliae*. Les milieux MEC stérilisés à 120 °C ont réduit la sporulation de 80,93 % à 86,53 %, alors que le milieu MECsG stérilisé à 80 °C a complètement inhibé la sporulation de l'isolat P3. En ajoutant le glucose à ce milieu, le pourcentage d'inhibition a légèrement diminué (99,62 %). Sur les milieux MEC, une zone d'antibiose a été détectée autour des colonies et surtout autour des implants mycéliens en absence de croissance mycélienne dans les milieux stérilisés à 80 °C (Figure2).

III.2 Effet *in vivo* du compost sur la verticilliose de la tomate

La Figure3 illustre les pourcentages de germination des semences de la tomate dans les pépinières en fonction des différents substrats de culture, vingt jours après semis.

À l'exception du sol, tous les substrats de culture ont induit une germination totale (100%) ou presque des semences, à en juger par les pourcentages de germination qui ne diffèrent pas significativement entre eux. Le sol, avec un pourcentage de germination de 73,3 % s'écarte largement de tous les traitements.

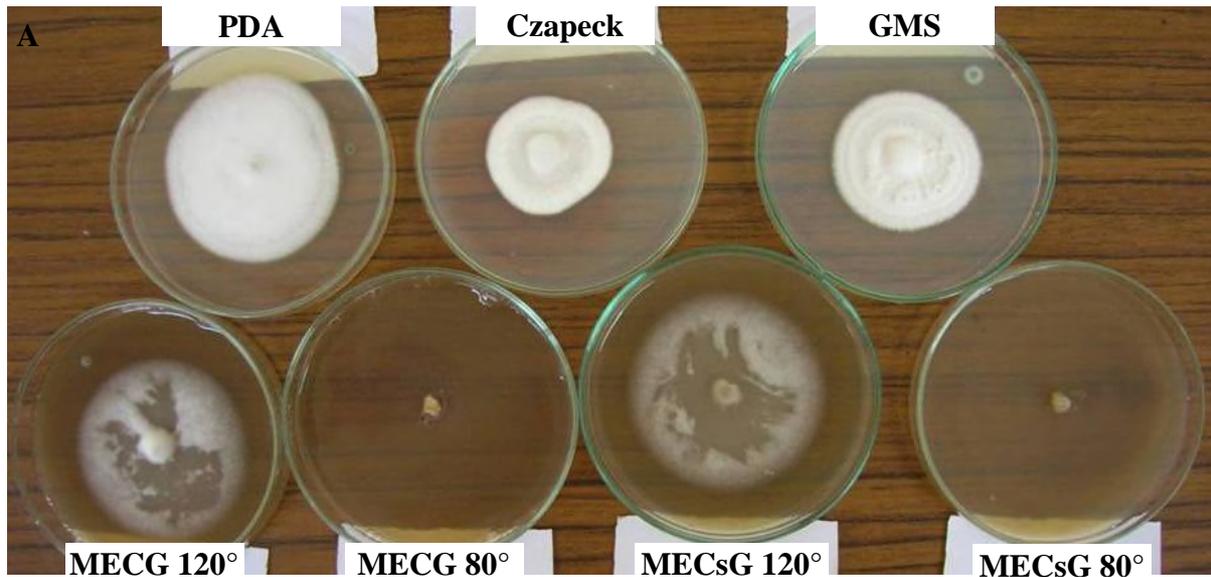


Figure 2 : Croissance diamétrale et densité mycélienne de *V. dahliae*.

- A** : Diamètres des colonies de l'isolat P3 de *V. dahliae* dans les différents milieux de culture ;
- B** : Comparaison entre la densité du mycélium sur le milieu PDA (à gauche) et le milieu à base d'extrait de compost stérilisé à 120 °C (à droite) ;
- C** : Détection d'une zone d'antibiose sur le milieu à base d'extrait de compost stérilisé à 80 °C.

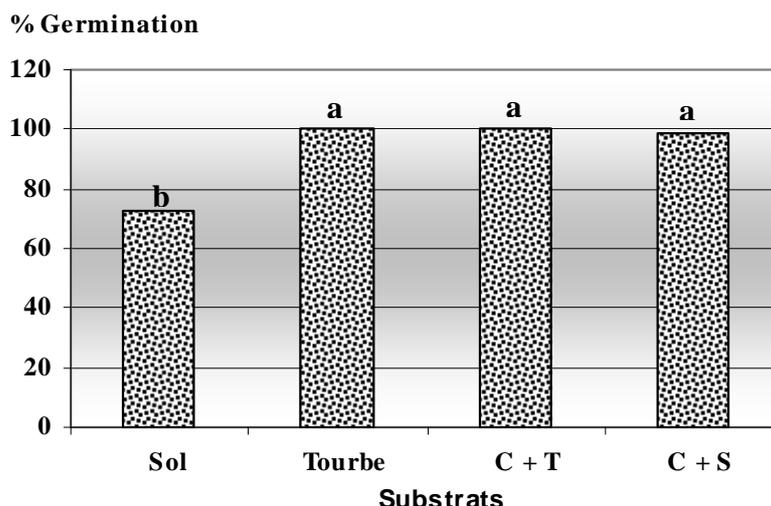


Figure 3 : Pourcentages moyens de germination des semences de tomate de la variété Campbell 33 en pépinières en fonction des différents substrats.

C + T : Tourbe amendée de compost à un taux de 50 % ; **C + S :** Sol amendé de compost (50 %).
 Chaque valeur est la moyenne de deux expériences indépendantes avec deux répétitions par expérience. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas significativement au seuil de 5% selon le test de Newman & Keuls.

Le Tableau 3 rapporte les tailles et les indices de rabougrissement et d'altération foliaire moyens des plants de tomate inoculés par *V. dahliae* dans les différents substrats de culture.

Tableau 3 : Taille, indices de rabougrissement et d'altération foliaire moyens des plants de tomate de la variété Campbell 33 inoculés par *V. dahliae* en pépinière en fonction du substrat de culture.

	Taille (cm)		IR (%)	IAF (0-5)
	P3 (+)	P3 (-)		
Sol	8,215 c	19,27 d	57,355 a	0,285 a
Tourbe	35,67 a	45,58 a	21,76 b	0,265 a
Compost + Tourbe	35,64 a	36,08 b	1,22 c	0,017 b
Compost + Sol	24,53 b	28,67 c	14,315 b	0,054 b

(+) : en présence de P3

(-) : en absence de P3

IR : Indice de Rabougrissement

IAF : Indice d'Altération Foliaire

Chaque valeur est la moyenne de deux expériences indépendantes.

Dans la même colonne, les valeurs affectées de la même lettre ne diffèrent pas significativement au seuil de 5% selon le test de Newman & Keuls.

Ainsi, la taille la plus faible et l'indice de rabougrissement (IR) le plus élevé sont obtenus chez les plants cultivés dans le sol, respectivement de 8,21 cm et 57,35 %, alors que IR le plus faible (1,22 %) est observé chez les plants cultivés dans un mélange de compost et de tourbe à un taux de 50%.

Bien que la tourbe seule ait induit une croissance des plants (45,58 cm) plus élevée que celle induite par le sol amendé de compost (28,67 cm), leurs IR sont statistiquement similaires, respectivement de 21,76 et 14,31 %.

Deux groupes homogènes ont pu être distingués en fonction des Indices d'Altération Foliaire (IAF) ; le premier comporte les lots réalisés dans le sol ou dans la tourbe, le deuxième comporte les lots réalisés dans les deux substrats amendés de compost. La meilleure protection des feuilles a été obtenue chez les plants cultivés dans la tourbe amendée de compost, à en juger par l'IAF moyen qui est le plus faible (0,017). L'IAF le plus important a été noté chez les plants cultivés dans le sol et qui est de 0,285.

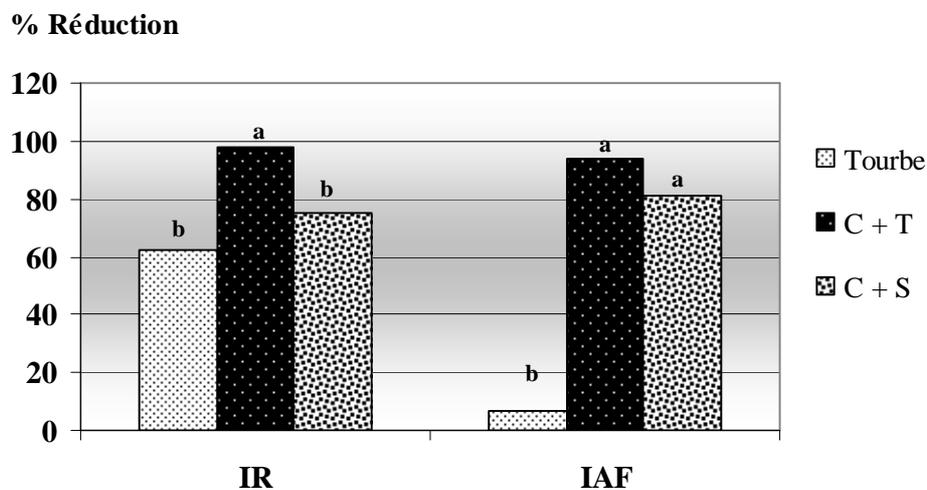


Figure 4 : Pourcentages de réduction des indices de rabougrissement et d'altération foliaire des plants de tomate de la variété Campbell 33 cultivés en pépinières dans différents substrats par rapport aux témoins.

C + T : Tourbe amendée de compost à un taux de 50% ; **C + S :** Sol amendé de compost (50%).

Chaque valeur est la moyenne de deux expériences indépendantes.

Pour chaque paramètre étudié (IR ou IAF), les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas significativement au seuil de 5% selon le test de Newman & Keuls.

La Figure 4 illustre les pourcentages de réduction des IR et IAF en fonction des différents types de substrats par rapport aux plants cultivés dans le sol. Il ressort de cette figure que la tourbe amendée de compost est le traitement qui a entraîné la plus forte réduction de l'IR (97,87 %), suivie du sol amendé de compost (75,04 %). La tourbe seule a réduit cet indice de 62,06 % seulement. Les pourcentages moyens d'inhibition obtenus par ces deux derniers traitements ne diffèrent pas significativement entre eux.

Les deux substrats amendés de compost ont induit des pourcentages très élevés de réduction de l'IAF et qui ne diffèrent pas significativement entre eux, respectivement de 94,03 % pour le compost + tourbe et de 81,05 % pour le compost + sol. La tourbe seule a engendré un faible pourcentage de réduction de l'IAF par rapport à celui noté chez les plants cultivés dans le sol, qui est de 7,01%. En effet, ces plants étaient nécrosés et même défoliés (Figure 5).

Le tableau 4 illustre les aptitudes parasitaires de la souche P3 de *V. dahliae* en fonction des différents substrats de culture, ainsi que la détection du mycélium de *Verticillium* sp. dans les plants de tomate non inoculés par l'isolat P3. Tous les plants inoculés par P3 et cultivés dans le sol ont observé une migration du pathogène dans les trois sections végétales. En effet, les vaisseaux de ces organes, en particulier les racines, étaient obturés par le pathogène (Figure 5G).

Verticillium sp. a aussi été isolé, entre autres, à partir des racines de 33,33 % plants témoins non inoculés et cultivés dans le sol, ce qui montre que le sol utilisé est infesté par des propagules de *Verticillium* sp.

Le réisolement à partir des plants inoculés par P3 et cultivés dans la tourbe seule a révélé la présence du pathogène dans toutes les sections de 16,66 % des plants et sa migration jusqu'au niveau de l'hypocotyle des autres plants alors qu'aucun plant témoin n'a hébergé le pathogène dans les lots cultivés dans la tourbe.

Seulement 25 % des plants de la composante tourbe amendée de compost ont permis la pénétration de *V. dahliae* dans leurs racines et aucun plant n'a montré la migration de ce pathogène au-delà des racines, alors que les plants témoins de ce mélange n'ont montré aucune infection ni par ce pathogène, ni par d'autres espèces de champignons (Tableau 4).

Le quatrième lot de plants, inoculés par l'isolat P3 et cultivés dans le sol amendé de compost a confiné le pathogène au niveau des racines de 41,66 % des plants, alors que les

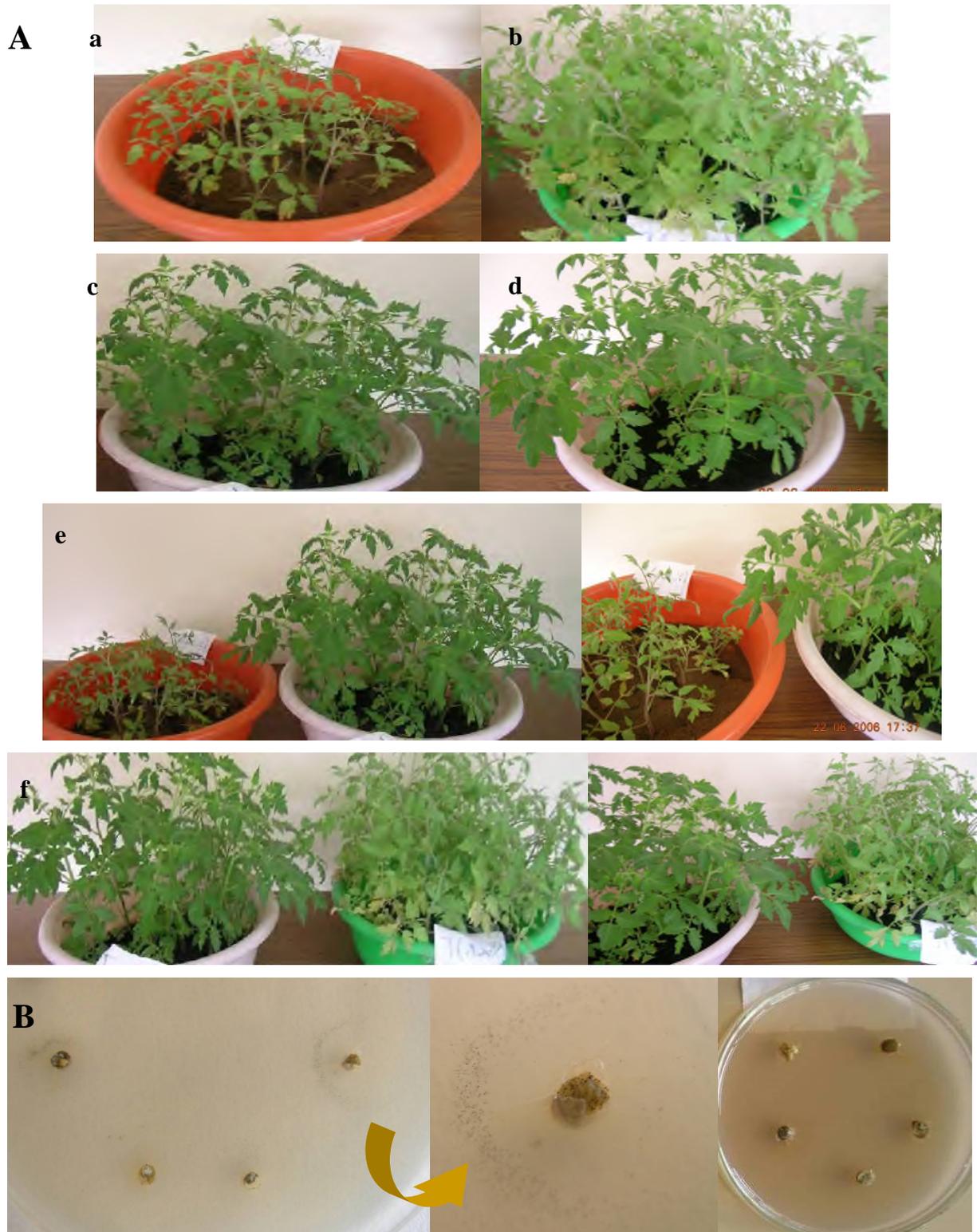


Figure 5 : Essai *in vitro* sur la verticilliose de la tomate. **A :** Plants de tomate inoculés par *V. dahliae* P3 et cultivés : a : dans le sol ; b : dans la tourbe, c : dans le sol amendé de compost ; d : dans la tourbe amendée de compost. **e :** comparaison entre les plants cultivés dans le sol seul (à gauche) ou amendé de compost (à droite), **f :** comparaison entre les plants cultivés dans la tourbe seule (à droite) ou amendée de compost (à gauche).

B : Fragments d'hypocotyle des plants de tomate ; à gauche : cultivés dans le sol et dont les vaisseaux sont obturés et entourés par des microsclérotés de *V. dahliae* P3 ; à droite : cultivés dans le sol amendé de compost avec absence de microsclérotés de *V. dahliae*.

autres plants n'ont pas été infectés (Figure 5e). Seulement 8,33 % des plants témoins de ce lot ont été colonisés par un mycélium de *Verticillium* sp.

IV. DISCUSSION

Le sol et les substrats de culture peuvent avoir une aptitude naturelle à réduire l'incidence des maladies des plantes, ils sont alors dits "suppressifs". Cette suppression est assurée soit par la réduction de la croissance et de la survie saprotrophique du pathogène soit par la réduction de l'expression de la maladie, soit par les deux mécanismes ensemble (Cotxarrera *et al.*, 2002). Cependant, la majorité des sols ne sont pas suppressifs et le contrôle de ces maladies est basée principalement sur la lutte chimique (Tian *et al.*, 2002), quoique l'intérêt porté à l'usage de moyens de lutte biologique, tels que les composts et leurs extraits, a augmenté considérablement durant ces deux dernières décennies avec l'augmentation du souci vers une agriculture durable (Małolepsza, 2006).

L'impact de l'extrait de compost sur la croissance et la sporulation *in vitro* d'un isolat de *V. dahliae* a été étudié dans ce travail après stérilisation afin d'éliminer l'effet direct des microorganismes qui l'habitent et dont le développement pourrait aussi fausser les résultats. En effet, l'utilisation d'un extrait de compost de fumier à l'état frais dans un milieu de culture a entravé l'estimation des diamètres des colonies des champignons pathogènes testés et en particulier ceux de *Phytophthora erythroseptica* (Znaïdi, 2002).

Les milieux à base d'extrait de compost autoclavés à 120 °C ont faiblement inhibé la croissance diamétrale par rapport aux milieux de référence. Cependant, la densité du mycélium de ce pathogène a été fortement réduite dans ces milieux. Un effet similaire des extraits de compost a été observé par Widmer *et al.* (1998) et Znaïdi (2002), respectivement sur *Phytophthora nicotianae* et *P. erythroseptica*. Ces auteurs ont également remarqué que c'est la densité mycélienne des pathogènes qui est beaucoup plus affectée que leur croissance radiale.

Par contre à 80 °C, les milieux à base d'extrait de compost ont complètement inhibé la croissance diamétrale de *V. dahliae*. De plus, une zone d'antibiose a été détectée sur les cultures autour des implants mycéliens de *V. dahliae*, ce qui montre la présence de substances inhibitrices de nature chimique et, probablement protéique puisque leur effet n'est plus marquant au-delà de 80 °C. La sporulation de *V. dahliae* a été fortement réduite par les milieux à base d'extrait de compost autoclavés à 120 °C et complètement inhibée à 80 °C.

Tableau 4 : Aptitudes parasitaires de la souche P3 de *V. dahliae* sur les plants de tomate en pépinières et fréquence de réisolement de ce pathogène en fonction des différents substrats de culture.

		Aptitude parasitaire de P3												Fréquence de réisolement		
		1 ^{er} essai						2 ^{ème} essai						R	H	E
		P1	P2	P3	P4	P5	P6	P1	P2	P3	P4	P5	P6			
Sol	P3 (+)	RHE +	RHE +	RHE +	RHE +	RHE +	RHE +	RHE +	RHE +	RHE +	RHE +	RHE +	RHE +	100	100	100
	P3 (-)	R +	-	-	-	-	R +	-	R +	-	-	R +	-	33,33	0	0
Tourbe	P3 (+)	RHE +	RH +	RH +	RH +	RH +	RHE +	RH +	RH +	RH +	RH +	RH +	RH +	100	100	16,66
	P3 (-)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0
C+T	P3 (+)	-	-	R +	-	R +	-	-	-	R +	-	-	-	25	0	0
	P3 (-)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0
C+S	P3 (+)	R +	R +	-	R +	-	-	-	R +	-	R +	-	-	41,66	0	0
	P3 (-)	-	-	-	-	-	-	-	R +	-	-	-	-	8,33	0	0

(+) : Présence de P3 (-) : Absence de P3 P1 : Plante S : Sol T : Tourbe
 C + T : Tourbe amendée de compost à un taux de 50% C + S : Sol amendé de compost à un taux de 50%.
 R : Racine H : Hypocotyle ; E : Épicotyle

L'utilisation du glucose comme support nutritif a pour but d'éliminer l'éventualité d'attribution de l'effet suppressif des extraits à un manque de sources de carbone. En effet, les milieux MECG (avec glucose) ont induit des pourcentages d'inhibition, similaires statistiquement à ceux induits par les milieux MECsG (sans glucose), ce qui prouve que l'effet suppressif des extraits n'est pas dû à un manque d'éléments nutritifs.

Hibar *et al.* (2006) ont montré que la croissance mycélienne de *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* a été réduite de moitié suite à l'addition dans le milieu de culture d'un extrait de compost frais et de 70 % par le même extrait lorsqu'il est amélioré. Ce même extrait a entraîné le pourcentage d'inhibition le plus important de la croissance mycélienne de *Phytophthora erythroseptica* et de 3 espèces de *Fusarium*, agents responsables de la pourriture des tubercules de pomme de terre (Znaïdi, 2002).

La présence de zones d'antibiose a été aussi rapportée par Znaïdi (2002) et par Copeman *et al.* (2000) respectivement dans une culture de *Phytophthora erythroseptica* et de *Verticillium dahliae* en présence d'extraits de compost. Un effet similaire a été rapporté par Copeman *et al.* (2000) sur la croissance radiale de *Botrytis cinerea* en présence de culots d'extraits de compost centrifugés, *in vitro*, en laissant une zone large entre les mycéliums du pathogène et des antagonistes. Bien que le mécanisme responsable de l'effet suppressif de ces extraits demeure largement un mystère, Cronin *et al.* (1996) ont démontré que des composés à faible poids moléculaires sont requis pour la lyse *in vitro* des conidies de *Venturia inequalis*. Il semble d'ailleurs que le principe actif d'un extrait de compost de fumier repose sur des petites molécules stables à la chaleur qui ne sont pas de nature protéique et qui sont produites par des microorganismes anaérobies (Berner *et al.*, 2004). En effet, ces microorganismes anaérobies présentent une activité abondante dans les extraits de compost durant la phase d'extraction et excrètent des métabolites secondaires toxiques qui seraient responsables de la protection contre les phytopathogènes.

L'inhibition de la croissance et la sporulation de *V. dahliae* par les extraits stérilisés indique que des facteurs chimiques résistants à la chaleur sont impliqués. Ces facteurs seraient responsables de l'induction de la résistance systémique acquise qui paraît se baser plus sur un renforcement des réactions de défense des plantes contre les infections que sur une activation d'organismes antagonistes (Berner *et al.*, 2004). En effet, en plus des microorganismes antagonistes, la résistance systémique peut être aussi induite par des composés chimiques

(Maurhofer *et al.*, 1994 ; Leeman *et al.*, 1995 ; Pieterse *et al.*, 1996 ; De Meyer et Höfte, 1997 ; Horst *et al.*, 2005).

Dans ce contexte, l'acide acétique a été détecté à des concentrations plus élevées dans un compost suppressif de *Phytophthora nicotianae* que dans un compost réceptif (Widmer *et al.*, 1998). De même, l'activité d'un extrait de compost a été similaire à celle de l'acide salicylique contre *Pseudomonas syringae* (Zhang *et al.*, 1998). Ceci confirme que des facteurs chimiques sont mis en jeu dans la suppression des pathogènes par le compost et ses extraits.

Berner *et al.* (2004) ont également signalé que des substances nématocides, telles que l'ammonium, les aldéhydes et les phénols ainsi que les toxines produites par le compost seraient, entre autres, responsables de l'action antagoniste du compost sur les populations de nématodes. Ces toxines, en dehors des plantes, jouent un rôle dans l'antibiose générale par certains microorganismes qui les produisent et qui doivent être capables de résister aux effets de leurs propres toxines (Knoche et Duvich, 1988). Ce qui permet de conclure que des métabolites secondaires excrétés par certains microorganismes durant l'extraction semblent être responsables de la suppression des pathogènes testés.

Par ailleurs, la suppression ou l'inhibition *in vitro* de la croissance et de la sporulation de *V. dahliae* par les milieux préparés à base d'extrait de compost, suggère l'aptitude de ce compost à supprimer *in vivo* la verticilliose sur les plantes de tomate.

Les essais de lutte biologique contre *V. dahliae* dans les pépinières ont d'abord confirmé l'aptitude pathogène de l'isolat P3 sur les plantes de tomate rapportée par Douira et Lahlou (1989). Cet isolat a entraîné, chez les plants témoins, cultivés dans le sol et n'ayant subi aucun traitement, des indices de rabougrissement qui se rapprochent de ceux rapportés par Douira et Lahlou (1989) pour le même isolat et qui fluctuent entre 30 et 70%.

Les symptômes induits par l'isolat P3 de *V. dahliae* sur les plants de tomate incluent un rabougrissement intense, une chlorose, une sénescence précoce des feuilles, un flétrissement et même une défoliation. En effet, ce champignon cause des pertes importantes de rendement allant jusqu'à 50% (Powelson, 1979 ; Davis et Sorensen, 1986). Cette perte de rendement a été attribuée à une diminution de la photosynthèse et de l'apport de nutriments requis pour la croissance des plantes, suite à une diminution de la surface foliaire (Bowden et Rouse, 1991a, b), mais aussi à une diminution des échanges gazeux par unité de surface foliaire (Gent *et al.*, 1999).

La tourbe utilisée comme seul substrat de culture en pépinières a fortement réduit le rabougrissement des plants, mais n'a eu aucun effet sur l'altération des feuilles. Cependant, lorsque ce substrat est amendé de compost, le rabougrissement est encore plus réduit et les feuilles ne présentent presque aucun symptôme de chlorose. Ceci s'explique par le fait que la tourbe et le compost ont tous les deux favorisé la croissance végétative des plants, alors que le compost a supprimé le développement du pathogène.

Le même résultat a été rapporté par Hibar *et al.* (2006), en utilisant une tourbe traitée avec un extrait de compost, qui ont obtenu des plantes qui ne présentent aucun signe de flétrissement dû à l'inoculation par *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* et qui présentent un système racinaire vigoureux et une meilleure croissance végétative.

Plusieurs chercheurs ont aussi montré que la tourbe noire fortement décomposée utilisée comme seul substrat de culture est favorable aux pathogènes (Hoitink *et al.*, 1996 ; Zhang *et al.*, 1998 ; Cotxarrera *et al.*, 2002 ; Pharand *et al.*, 2002 ; Kavroulakis *et al.*, 2005 ; Raviv *et al.*, 2005). Par contre, certains d'entre eux ont obtenu des résultats positifs contre *Fusarium oxysporum* en additionnant des composts de différentes sources (Cotxarrera *et al.*, 2002 ; Kavroulakis *et al.*, 2005 ; Raviv *et al.*, 2005). Ils ont attribué cet effet, au moins partiellement, à l'activité antagoniste de la microflore du compost dont la composition et les profils physiologiques diffèrent de ceux de la microflore de la tourbe (Tuitert *et al.*, 1998 ; Borrero *et al.*, 2006).

Le compost, utilisé comme amendement du sol, a fortement réduit la verticilliose des plants de tomate à un niveau proche ou similaire à celui obtenu par la tourbe amendée de compost, respectivement en terme de rabougrissement ou d'altération foliaire. Ceci confirme que la suppression de la maladie chez les plants cultivés dans la tourbe amendée de compost est essentiellement due au compost. En effet, la substitution totale ou partielle de la tourbe en horticulture par les composts de qualité pourrait être un nouveau marché pour ces derniers (Veeken *et al.*, 2005).

Il a été montré par plusieurs auteurs que les amendements organiques du sol peuvent supprimer les maladies causées par les pathogènes telluriques tels que *Pythium* spp. (Ben-Yephet et Nelson, 1999 ; Pascual *et al.*, 2000), *Phytophthora* spp. (Hoitink et Boehm, 1999 ; Widmer *et al.*, 1998), *Fusarium* spp. (Pharand *et al.*, 2002 ; Reuveni *et al.*, 2002 ; Kavroulakis *et al.*, 2005 ; Borrero *et al.*, 2006), *Sclerotinia* sp. (Boulter *et al.*, 2002), *Rhizoctonia* spp.

(Tuitert *et al.*, 1998 ; Krause *et al.*, 2001 ; Diab *et al.*, 2003) et *V. dahliae* (Gent *et al.*, 1999 ; Shetty *et al.*, 2000 ; Tenuta *et al.*, 2002 ; Bailey et Lazarovitz, 2003).

Cette suppression a été souvent attribuée à la microflore du compost et un nombre de bactéries et de champignons, réputés pour leur antagonisme à l'égard des phytopathogènes telluriques, isolés à partir de différents composts (Phae *et al.*, 1990 ; Cotxarrera *et al.*, 2002 ; Carisse *et al.*, 2003). Ces microorganismes contribuent à la suppression des maladies via quatre mécanismes principaux : compétition, antibiose, parasitisme/prédation et induction de la résistance systémique (Hoitink et Boehm, 1999).

Toutefois, la suppression de la verticilliose de la pomme de terre, suite à l'amendement du sol par le compost a été attribuée à l'augmentation de l'échange gazeux des plantes par unité de surface foliaire (Gent *et al.*, 1999). Tenuta *et al.* (2002) ont montré que les acides gras volatils contenus dans le fumier de porc liquide étaient responsables de sa toxicité sur les microsclérotés de *V. dahliae* dans un champ de pomme de terre (Conn et Lazarovits, 1999, 2000).

D'un autre côté, alors que la présence du pathogène a été décelée jusqu'à l'épicotyle des plants cultivés dans le sol et dans la tourbe, les plants cultivés dans ces deux substrats amendés de compost ont confiné le pathogène au niveau des racines ou l'ont même empêché de pénétrer ces organes. La suppression des symptômes de verticilliose chez les plants cultivés dans ces deux substrats est alors due en grande partie à l'inhibition de l'aptitude du pathogène à pénétrer dans les tissus vasculaires des plants.

Des résultats similaires ont été obtenus sur des plantes de tomate cultivées dans un substrat constitué de compost qui ont présenté une amélioration de la capacité défensive contre *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* par rapport aux plantes cultivées dans la tourbe. Bien que la viabilité du pathogène et sa croissance dans les substrats de culture n'ont pas été affectées, celui-ci n'a pas été capable de pénétrer et de coloniser les tissus racinaires des plantes (Kavroulakis *et al.*, 2005).

Des observations histologiques et cytologiques d'échantillons de racines de tomate inoculés par ce pathogène ont révélé que l'effet bénéfique du compost sur la réduction des symptômes est associé à une augmentation de la résistance des plantes à la colonisation par le pathogène due essentiellement à la formation de barrières physiques aux sites de pénétration du champignon, traduite par des dépôts de parois riches en callose (papilles) (Pharand *et al.*, 2002).

Par ailleurs, la détection de propagules de *Verticillium* sp. dans les racines de certains plants témoins indique que le sol de Mamora est infesté par une espèce de *Verticillium* non identifiée, mais dont l'agressivité est peu importante puisque ce champignon n'a pas pu migrer au-delà des racines des plantes témoins.

Cependant, des facteurs chimiques du compost non identifiés sont aussi responsables de cette activité suppressive comme a été déjà montré. Dans ce sens, Kavroulakis *et al.* (2005) ont également suggéré que les effets d'un compost de déchets d'olive contre *Septoria lycopersici* sur la tomate incluent des facteurs biologiques et chimiques.

V. CONCLUSION

Les essais de lutte biologique par un compost de déchets urbains solides et son extrait aqueux contre *V. dahliae* agent de la verticilliose de la tomate ont porté respectivement, *in vitro et in vivo*, sur les deux stades du cycle de vie de ce pathogène et sur son aptitude parasitaire et son pouvoir pathogène.

Ainsi, tous les milieux de culture à base d'extraits de compost ont inhibé la croissance mycélienne et la sporulation du pathogène à des degrés variables. Les pourcentages d'inhibition les plus élevés ont été obtenus sur les milieux stérilisés à 80°C et sans apport de glucose. L'apport de glucose dans les milieux reste sans effet sur la croissance mycélienne de *V. dahliae* alors que la stérilisation des milieux à une température de 80°C permet une inhibition complète de la croissance mycélienne et de la sporulation de ce pathogène.

Il est à noter que pour une température de stérilisation élevée, l'inhibition du pathogène a porté sur la densité mycélienne plutôt que sur la croissance diamétrale. Cette inhibition de la croissance et de la sporulation du pathogène ainsi que la détection d'une zone d'antibiose autour des implants mycéliens sont tous des indices qui indiquent la présence dans les extraits de compost de métabolites toxiques, de nature probablement protéique, excrétés par certains microorganismes durant l'extraction ou accumulés durant le processus de compostage dans le produit fini.

Les résultats obtenus *in vitro* ont trouvé confirmation *in vivo*. En effet, le compost utilisé comme amendement du sol a réduit le rabougrissement et l'altération foliaire des plants de tomate inoculés par *V. dahliae* en pépinières à un niveau proche ou similaire à celui obtenu par la tourbe amendée de compost. Les deux traitements ont surpassé l'effet de la tourbe seule. Le compost utilisé dans ce travail peut donc être préconisé comme substitut partiel de la

tourbe ou comme un constituant des mélanges de substrats en pépinières. La réduction de la verticilliose dans les substrats amendés de compost est fortement liée à la stimulation de la croissance végétative des plants, mais surtout à l'inhibition de la pénétration et de la colonisation des tissus vasculaires des plants de tomate par *V. dahliae* et probablement même à la réduction de sa population dans le sol et la rhizosphère.

Les résultats des essais *in vitro* et *in vivo* indiquent que différents principes actifs peuvent être responsables de la protection des plantes de tomate contre la verticilliose par le compost et que ces principes actifs incluent vraisemblablement des facteurs biologiques et chimiques.

VI. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bailey K. L. and Lazarovits G. (2003).** Suppressing soil-borne diseases with residue management and organic amendments, *Soil Till. Res.*, **72**, 169-80.
- Ben-Yephet Y. and Nelson E. B. (1999).** Differential suppression of damping-off caused by *Pythium aphanidermatum*, *P. irregulare*, and *P. myriotylum* in composts at different temperatures, *Plant Dis.*, **83**, 356-60.
- Berner A., Bieri M., Galli U., Fuchs J. G., Mayer J. et Schleiss K. (2004).** Influence des composts et des digestats sur l'environnement, la fertilité des sols et la santé des plantes. Survol de la bibliographie actuelle. 17 pp.
- Blok W. J., Lamers J. G., Termorshuizen A. J., and Bollen G. J. (2000).** Control of soilborne plant pathogens by incorporating fresh organic amendments followed by tarping, *Phytopathol.*, **90**, 253-259.
- Borrero C., Ordoñas J., Trillas M. I., and Avilés M. (2006).** Tomato Fusarium wilt suppressiveness. The relationship between the organic plant growth media and their microbial communities as characterised by Biolog[®], *Soil Biol. Biochem.*, **38**, 1631-1637.
- Boulter-Bitzer J. I., Boland G. J., and Trevors J. T. (2002).** Evaluation of composts for suppression of dollar spot (*Sclerotinia homoeocarpa*) of turfgrass, *Plant Dis.*, **86**, 405-410.
- Bowden R. L. and Rouse D. I. (1991 a).** Effects of *Verticillium dahliae* on gas exchange of potato, *Phytopathol.*, **81**, 293-301.
- Bowden R. L. and Rouse D. I. (1991 b).** Chronology of gas exchange effects and growth effects of infection by *Verticillium dahliae* in potato, *Phytopathol.*, **81**, 301-310.
- Carisse O., Bernier J., and Benhamou N. (2003).** Selection of biological agents from composts for control of damping-off of cucumber caused by *Pythium ultimum*, *Can. J. Plant Pathol.*, **25**, 258-267.
- Conn K. L. and Lazarovits G. (1999).** Impact of animal manures on Verticillium wilt, potato scab, and soil microbial populations, *Can. J. Plant Pathol.*, **21**, 81-92.
- Conn K. L. and Lazarovits G. (2000).** Soil factors influencing the efficacy of liquid swine manure added to soil to kill *Verticillium dahliae*. *Can. J. Plant Pathol.*, **22**, 400-406.

- Copeman R. J., Holl F. B., and Chanway C. P. (2000).** Evaluation of plant growth responses to IBR solid & liquid compost formulations, Inter. Bio Recov. Corp., 23 pp.
- Cotxarrera L., Trillas-Gay M. L., Steinberg C., and Alabouvette C. (2002).** Use of sewage sludge compost and *Trichoderma asperellum* isolates to suppress Fusarium wilt of tomato, Soil Biol. Biochem., **34**, 467-476.
- Cronin M. J., Yohalem D. S., Harris R. F., and Andrews J. H. (1996).** Putative mechanism and dynamics of inhibition of the apple scab pathogen *Venturia inaequalis* by compost extracts. Soil Biol. Biochem., **28**, 1241-1249.
- Davis J. R. and Sorensen L. H. (1986).** Influence of soil solarization at moderate temperatures on potato genotypes with differing resistance to *Verticillium dahliae*. Phytopathol., **76**, 1021-1026.
- De Meyer G. and Höfte M. (1997).** Salicylic acid produced by the Rhizobacterium *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2 induces resistance to leaf infection by *Botrytis cinerea* on bean, Phytopathol., **87**, 588-593.
- Dhingra O. D. and Sinclair J. B. (1987).** Basic plant pathology methods. CRC Press. 355 pp.
- Diab H. G., Hu S., and Benson D. M. (2003).** Suppression of *Rhizoctonia solani* on impatiens by enhanced microbial activity in composted swine waste-amended potting mixes. Phytopathol., **93**, 1115-1123.
- Douira A. et Lahlou H. (1989).** Variabilité de la spécificité parasitaire chez *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berthold, forme à microsclérotos, Crypt., Mycol., **10** (1), 19-32.
- Gent M. P. N., La Mondia J. A., Ferrandino F. J., Elmer W. H., and Stoner K. A. (1999).** The influence of compost amendment or straw mulch on the reduction of gas exchange in potato by *Verticillium dahliae* and *Pratylenchus penetrans*, Plant Dis., **83**, 371-376.
- Harrington M. A. and Dobinson K. F. (2000).** Influences of cropping practices on *Verticillium dahliae* populations in commercial processing tomato fields in Ontario. Phytopathol., **90**, 1011-1017.
- Hibar K., Daami-Remadi M., Jabnoun-Khiareddine H., El AkramZnaïdi I. et El Mahjoub M. (2006).** Effet des extraits de compost sur la croissance mycélienne et l'agressivité du *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*. Biotechnol. Agron., Soc. Environ., **10**(2), 101-108.
- Hmouni A., Oihabi A., Badoc A. et Douira A. (2003).** Résistance de *Botrytis cinerea* aux benzimidazoles, aux dicaroximides et aux dithiocarbamates dans les cultures abritées de tomate dans la région du Gharb, Bull. Soc. Pharm. Bordeaux, **142**, 79-100.
- Hoitink H. A. J. and Boehm M. J. (1999).** Biocontrol within the context of soil microbial communities: A substrate-dependent phenomenon, Ann. Rev. Phytopathol., **37**, 427-446.
- Hoitink H. A. J., Madden L. V., and Boehm M. J. (1996).** Relationships among organic matter decomposition level, microbial species diversity and soilborne disease severity. In: Hall R. (ed.). Principles and practice of managing soil borne plant pathogens. Pages: 237-249. Am. Phytopathol. Soc., St. Paul, MN.
- Horst L. E., Locke J., Krause C. R., McMahan R. W., Madden L. V., and Hoitink H. A. J. (2005).** Suppression of Botrytis blight of *Begonia* by *Trichoderma hamatum* 382 in peat and compost-amended potting mixes, Plant Dis., **89**, 1195-1200.

- Kavroulakis N., Ehaliotis C., Ntougias S., Zervakis G. I., and Papadopoulou K. K. (2005).** Local and systemic resistance against fungal pathogens of tomato plants elicited by a compost derived from agricultural residues. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, **66**, 163-174.
- Knoche H. W. and Duvick J. P. (1988).** The role of fungal toxins in plant disease. *In*: Pegg G.F. and Ayres P.G. (eds.), *Fungal infection of plants*. Pages: 159-192. Symposium of the British Mycological Society.
- Krause M. S., Madden L. V., and Hoitink H. A. J. (2001).** Effect of potting mix microbial carrying capacity on biological control of *Rhizoctonia* damping-off of radish and *Rhizoctonia* crown and root rot of *Poinsettia*, *Phytopathol.*, **91**, 1116-1123.
- Leeman M., van Pelt J. A., Hendrickx M. J., Scheffer R. J., Bakker P. A. H. M., and Schippers B. (1995).** Biocontrol of Fusarium wilt of radish in commercial greenhouse trials by seed treatment with *Pseudomonas fluorescens* WCS374, *Phytopathol.*, **85**, 1301-1305.
- Malolepsza U. (2006).** Induction of disease resistance by acibenzolar-*S*-methyl and *o*-hydroxyethylorutin against *Botrytis cinerea* in tomato plants, *Crop Prot.* **25**(9), 956-962.
- Maurhofer M., Hase C., Meuwly P., Métraux J. P., and Défago G. (1994).** Induction of systemic resistance of Tobacco to tobacco necrosis virus by the root-colonizing *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0: Influence of the *gacA* gene and pyoverdine production, *Phytopathol.*, **84**, 139-146.
- McCain A. H., Raabe R. D., and Wilhelm S. (1981).** Plants resistant or susceptible to Verticillium wilt. Cooperative Extension, U.S. Department of Agriculture, University of California, Berkeley, 12 pp.
- Mills, D. J., Coffman, C. B., Teasdale, J. R., Everts, K. L., and Anderson J. D. (2002).** Factors associated with foliar disease of staked fresh market tomatoes grown under differing bed strategies, *Plant Dis.*, **86**, 356-361.
- Pascual J. A., Hernandez T., Garcia C., De Leij F. A. A. M., and Lynch J. M. (2000).** Long-term suppression of *Pythium ultimum* in arid soils using fresh and composted municipal wastes, *Biol. Fertil. Soils*, **30**, 478-484.
- Pegg G. F. (1984).** The impact of *Verticillium* diseases in agriculture, *Phytopathol. Mediterr.*, **23**, 176-192.
- Pérez-Piqueres A., Edel-Hermann V., Alabouvette C., and Steinberg C. (2006).** Response of soil microbial communities to compost amendments. *Soil Biol. Biochem.*, **38**, 460-470.
- Phae C. G., Sasaki M., Shoda M., and Kubota H. (1990).** Characteristics of *Bacillus subtilis* isolated from composts suppressing phytopathogenic microorganism, *Soil Sci. Plant Nutr.*, **36**, 575-586.
- Pharand B., Carisse O., and Benhamou N. (2002).** Cytological aspects of compost-mediated induced resistance against Fusarium crown and root rot in tomato, *Phytopathol.*, **92**, 424-438.
- Pieterse C. M. J., Van Wees S. C. M., Hoffland E., Van Pelt J. A., and Van Loon L. C. (1996).** Systemic resistance in *Arabidopsis* induced by biocontrol bacteria is independent of salicylic acid accumulation and pathogenesis-related gene expression, *Plant Cell*, **8**, 1225-1237.
- Powelson M. L. (1979).** Verticillium wilt of potatoes in irrigated sands: the Oregon experience, *Oreg. Agric. Exp. Stn. Tech. Pap.*, 5106.

- Raviv M., Oka Y., Katan J., Hadar Y., Yogev A., Medina S., Krasnovsky A., and Ziadna H. (2005).** High-nitrogen compost as a medium for organic container-grown crops, *Biores. Technol.*, **96**, 419–427.
- Reuveni R., Raviv M., Krasnovsky A., Freiman L., Medina S., Bar A. et Orion D. (2002).** Compost induces protection against *Fusarium oxysporum* in sweet basil, *Crop Prot.*, **21** (7), 583-587.
- Schönfeld J., Gelsomino A., van Overbeek L. S., Gorissen A., Smalla K., and van Elsas J. D. (2003).** Effect of compost addition and simulated solarisation on the fate of *Ralstonia solanacearum* biovar 2 and indigenous bacteria in soil, *FEMS Microbiol. Ecol.*, **43**, 63-74.
- Shetty K. G., Subbarao K. V., Huisman O. C., and Hubbard J. C. (2000).** Mechanism of broccoli-mediated *Verticillium* wilt reduction in cauliflower, *Phytopathol.*, **90**, 305-310.
- Tenuta M., Conn K. L., and Lazarovits G. (2002).** Volatile fatty acids in liquid swine manure can kill microsclerotia of *Verticillium dahliae*, *Phytopathol.*, **92**, 548-552.
- Tian S. P., Fan Q., Xu Y., and Liu H. B. (2002).** Biocontrol efficacy of antagonist yeasts to gray mold and blue mold on apples and pears in controlled atmospheres, *Plant Dis.*, **86**, 848-853.
- Tuitert G., Szczech M., and Bollen G. J. (1998).** Suppression of *Rhizoctonia solani* in potting mixtures amended with compost made from organic household waste, *Phytopathol.*, **88**, 764-773.
- Veeken A. H. M., Blok W. J., Curci F., Coenen G. C. M., Termorshuizen A. J., and Hamelers H. V. M. (2005).** Improving quality of composted biowaste to enhance disease suppressiveness of compost-amended, peat-based potting mixes, *Soil Biol. Biochem.*, **37**, 2131-2140.
- Weltzien H. C. (1992).** Biocontrol of foliar fungal diseases with compost extracts. In: Andrews J. H. and Hirano S. S. (eds.) *Microbial Ecology of Leaves*. Pages: 430-450. New York, Springer-Verlag.
- Widmer T. L., Graham J. H., and Mitchell D. J. (1998).** Composted municipal waste reduces infection of citrus seedlings by *Phytophthora nicotianae*, *Plant Dis.*, **82**, 683-688.
- Zhang W., Han D. Y., Dick W. A., Davis K. R., and Hoitink H. A. J. (1998).** Compost and compost water extract-induced systemic acquired resistance in cucumber and *Arabidopsis*, *Phytopathol.*, **88**, 450-455.
- Znaïdi I. E. (2002).** Étude et évaluation du compostage de différents types de matières organiques et des effets des jus de composts biologiques sur les maladies des plantes. Master of Science Degree N° 286, Méditerranéen Organic Agriculture, CIHEAM. Méditerranéen Agronomic Institute of Bari, Italy, 94 pp.