

Synthèses

L'armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux

J.-J. Guillaumin, coordinateur



L'armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux

L'armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux

Jean-Jacques Guillaumin, coordinateur

avec la collaboration de

Philippe Legrand

Brigitte Lung-Escarmant

Bernard Botton

Remerciements

Mme Denise Dailly-Lamoure, Professeur émérite de l'université Lyon I et spécialiste bien connue des Hyménomycètes, a joué un rôle essentiel dans le développement des recherches françaises sur le groupe des armillaires, notamment en dirigeant la thèse de J.-J. Guillaumin, soutenue en 1986.

Suzanne Sauret-Berthelay et Jacques Pierson, respectivement ingénieur et technicien à la Station de Pathologie végétale de l'INRA de Clermont-Ferrand, et actuellement retraités, ont apporté une contribution décisive aux travaux effectués en France sur l'armillaire et le pourridié-agaric. Il en est de même pour Renée Germain et Bernard Chauvin, techniciens à l'ENITA de Bordeaux.

Ces travaux ont aussi bénéficié de collaborations très suivies avec de nombreux chercheurs des cinq continents. Dans l'impossibilité de citer là tous les collègues étrangers qui ont fourni une aide substantielle à nos recherches, nous exprimons en priorité notre gratitude à trois personnes : le Dr Kazimierz Rykowski (Institut forestier de Varsovie, Pologne), le Dr Kari Korhonen (Institut forestier de Vantaa, Finlande) et le Pr James B. Anderson de l'université de Toronto (Canada).

Dans la rédaction de cet ouvrage, nous avons reçu l'aide de M. Guy Redeuilh (de la Société mycologique de France) pour les problèmes de nomenclature et de M. Jacques Peger pour la description d'*Armillaria tabescens*.

Le Dr Yves Jolivet, Maître de Conférences à l'université Henri Poincaré (Nancy I), et le Pr Stefan Ollson de Frederiksberg (Danemark) nous ont aidés à décrypter les mécanismes de la bioluminescence.

Pierre Cruiziat et André Lacoïnte, chercheurs au centre INRA de Clermont-Ferrand, ont bien voulu relire le chapitre 9 (Ontogénie), de même que François-Xavier Oury, également chercheur à l'INRA de Clermont, pour le chapitre 11 (Épidémiologie).

Enfin, le Dr Bertrand Devouard (université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand I) a réalisé une étude de la structure des rhizomorphes en microscopie électronique à balayage.

Préface

C'est avec plaisir que j'ai accepté l'honneur de préfacier cet important ouvrage entrepris par Jean-Jacques Guillaumin, avec qui j'ai eu un long compagnonnage en Pathologie végétale, depuis notre formation au laboratoire du professeur G. Viennot-Bourgin, et qui a trouvé son apogée lors de l'étude du dépérissement des chênes en forêt de Tronçais, puis celui du sapin dans les Vosges et en Auvergne.

Il existe très peu d'ouvrages de l'importance de celui-ci consacré aux Armillaires, et aucun en langue française. J.-J. Guillaumin a eu le mérite de le réaliser. Il était sans conteste le mieux placé pour cette entreprise, pour avoir consacré tant d'années à ce groupe de champignons, au contact des réalités de laboratoire et de terrain, tant en milieu agricole que forestier, et avec l'ensemble des chercheurs et praticiens du monde entier.

« L'armillaire » n'a pas fini de défrayer la chronique, depuis les débuts de la Pathologie végétale et forestière à la fin du XIX^e siècle, et encore pour de nombreuses années !

Ce groupe d'espèces pris dans son ensemble est sans doute l'un des plus étonnants du monde cryptogamique par la variété de ses formes, de ses expressions, et des territoires qu'il occupe à l'échelle mondiale. Ce caractère apparemment « protéiforme » a longtemps dérouté l'observateur et handicapé la compréhension.

Ce n'est que depuis une vingtaine d'années, par la mise en évidence de l'existence d'espèces distinctes, qu'une lumière réellement nouvelle a été jetée sur « l'armillaire ». De nouvelles voies ont ainsi été ouvertes, en particulier pour le pathologiste qui savait enfin à qui il avait affaire !

La possibilité de distinguer les espèces d'armillaire, par voie morphologique, mais surtout génétique puis moléculaire, a permis de réaliser de rapides progrès dans la connaissance du groupe, en particulier du point de vue de l'écologie et de la pathologie. Elle donne lieu aussi à de passionnants travaux de phylogénie.

Ces nouvelles connaissances permettent au pathologiste de travailler dans un cadre beaucoup mieux défini que par le passé. Mais de nombreuses « énigmes » restent encore à élucider en vue d'aboutir à une réelle maîtrise ou gestion des risques parasitaires liés aux armillaires. Si la distinction entre des espèces typiquement agressives et d'autres dites « parasites de faiblesse » constitue un progrès significatif, elle n'informe en rien sur les conditions qui président au développement de la maladie. Évoquer la prédisposition de l'hôte par des affaiblissements d'origines diverses peut sembler être soit une évidence, soit une explication facile.

En tout état de cause, il faudra bien clarifier nos connaissances sur les conditions et les facteurs qui favorisent l'apparition des foyers de maladie ; les nombreuses

données disponibles actuellement apparaissent encore trop souvent contradictoires. Ce domaine défiera sans doute encore longtemps le pathologiste à cause de l'imbrication des facteurs, y compris en expérimentation. Il faudra aussi connaître de façon beaucoup plus précise les mécanismes qui régissent l'équilibre entre la plante et le parasite, en particulier quand celui-ci a déjà réalisé sa première intrusion discrète et limitée dans les tissus ; il est vraisemblable que les mêmes mécanismes puissent concerner les espèces agressives et les espèces parasites de faiblesse.

Quoi qu'il en soit, il me paraît important de souligner qu'à l'instar d'autres espèces fongiques, et notamment d'autres agents de pourridiés, les armillaires sont de puissants acteurs qui modèlent les écosystèmes forestiers, leurs « dégâts » étant source d'hétérogénéité et de diversité. Ce n'est qu'en remplissant cette utile fonction qu'elles apparaissent comme « nuisibles » dans les formations végétales productives conduites par l'homme.

Le présent ouvrage, avec son abondante documentation, en faisant l'état des connaissances sur les armillaires, y compris les plus récentes, constitue un excellent point de repère et comme une invitation à poursuivre ou entreprendre des actions pour l'avenir.

Claude DELATOUR,
Pathologiste forestier, INRA Nancy,
ancien responsable des programmes
de Pathologie forestière à l'INRA.

Table des matières

I. GÉNÉRALITÉS

1. Place de l'armillaire parmi les agents de pourridiés	23
2. Historique des recherches sur l'armillaire	33

II. VARIABILITÉ

3. Taxonomie et phylogénie des armillaires	43
L'hémisphère Nord tempéré	43
Europe	43
Amérique du Nord	44
Extrême-Orient	45
Synthèse sur la distribution des espèces dans l'hémisphère Nord tempéré	46
Phylogénie des armillaires de l'hémisphère Nord tempéré	47
Données non moléculaires	47
Données moléculaires	48
Essai de synthèse	50
L'hémisphère Sud	52
Australasie	52
Indonésie	54
Amérique du Sud	54
L'Afrique tropicale	56
<i>Armillaria heimii</i>	57
<i>Armillaria mellea</i>	58
SIG III	58
Le sous-continent indien	59
Sri-Lanka	59
Nord de l'Inde	59
Phylogénie des armillaires au plan mondial	60
4. Description et distribution des armillaires européennes	63
<i>Armillaria mellea</i> (Vahl : Fries) P. Kummer	65
Nomenclature	65

Description des carpophores	66
Habitat	67
Morphologie en culture	67
Répartition géographique et altitudinale	67
<i>Armillaria ostoyae</i> (Romagnesi) Herink	68
Nomenclature	68
Description des carpophores	69
Habitat	70
Morphologie en culture	70
Répartition géographique et altitudinale	70
<i>Armillaria borealis</i> Marxmüller & Korhonen	71
Nomenclature	71
Description des carpophores	71
Habitat	72
Morphologie en culture	72
Répartition géographique et altitudinale	72
<i>Armillaria gallica</i> Marxmüller & Romagnesi	73
Nomenclature	73
Description des carpophores	74
Habitat	75
Morphologie en culture	75
Répartition géographique et altitudinale	75
<i>Armillaria cepistipes</i> Velenovský	76
Nomenclature	76
Description des carpophores	77
Habitat	78
Morphologie en culture	78
Répartition géographique et altitudinale	78
<i>Armillaria tabescens</i> (Scopoli) Emel.....	79
Nomenclature	79
Description des carpophores	79
Habitat	80
Morphologie en culture	80
Répartition géographique et altitudinale	81
<i>Armillaria ectypa</i> (Fries) Lamoure	81
Nomenclature	81
Description des carpophores	81
Habitat, répartition et écotypes	82
Morphologie en culture	82
Comestibilité et toxicité	83
Conclusion	83
5. Systèmes sexuels et cycles caryologiques	85
Les systèmes sexuels	86
La tétrapolarité	86
Généralités	86
Rôle des deux loci d'incompatibilité	86

Alléломorphie multiple	87
La bipolarité	88
L'homothallisme	88
La diploïdie	90
Les preuves de la diploïdie	90
Relations entre le niveau de ploïdie et la morphologie	91
Stabilité de l'état diploïde	91
Les cycles caryologiques	92
Évolution nucléaire dans la baside	92
Les événements précédant la méiose	92
La méiose	93
Les événements postérieurs à la méiose	94
La diploïdisation du mycélium dans les confrontations compatibles ...	94
Les phénomènes nucléaires dans la partie stérile du carpophore	95
Conclusion	96
Le phénomène de Buller	98
Généralités	98
Le phénomène de Buller entre isolats à système sexuel différent	99
Les bases nucléaires du phénomène de Buller chez les armillaires ...	99
Conclusion	100
6. Identification spécifique des armillaires	103
Les critères morphologiques	104
Morphologie des carpophores.....	104
Morphologie des thalles en culture pure.....	105
Morphologie des rhizomorphes souterrains	105
Les critères de l'interstérilité sexuelle et de l'incompatibilité somatique ..	105
Les critères immunologiques	107
Les marqueurs biochimiques	108
Composés aromatiques	108
Protéines totales	108
Marqueurs isoenzymatiques	109
Les marqueurs génomiques.....	110
RFLP	110
ADN mitochondrial	110
ADN ribosomal	111
RAPD	111
PCR dirigée suivie de RFLP	111
Séquençage de l'IGS-1 et de l'ITS	112
Recherche d'amorces spécifiques des différentes espèces d' <i>Armillaria</i>	113
Conclusion	113
7. Variabilité intraspécifique et distinction des génotypes	115
Arguments pour l'étude de la variabilité intraspécifique	115
Méthodes de détermination des individus à l'intérieur d'une population ..	116
Définitions	116

Utilisation des allèles d'incompatibilité sexuelle comme marqueurs des individus	117
Utilisation de l'incompatibilité somatique	117
Utilisation du polymorphisme protéique.....	119
Utilisation des marqueurs moléculaires	119
ADN nucléaire	120
ADN mitochondrial	122
Conclusion	122

III. BIOLOGIE

8. Nutrition et métabolisme	127
Influence des facteurs physiques sur la croissance	128
Température	128
pH	128
Lumière	129
Composition gazeuse.....	129
Influence des facteurs nutritionnels	130
Carbone	130
Azote	132
Vitamines.....	133
Composés liés à la chaîne de synthèse du tryptophane et hormones végétales	134
Phénols et polyphénoloxydases	134
Inhibition et stimulation de l'armillaire par les composés phénoliques	134
Différences de réaction entre isolats	135
Les polyphénoloxydases	136
Catégories d'enzymes impliquées	136
Purification et caractérisation des laccases de l'armillaire	136
Autres enzymes	138
Peroxydases	138
Hydrolases	138
Deux enzymes purifiées d'intérêt commercial	139
Protéase	139
Nucléase	140
Les toxines	141
Bioluminescence	142
Les étapes biochimiques impliquées	143
Caractéristiques de la lumière émise par les armillaires.....	146
Conditions d'expression de la bioluminescence	146
Température	146
pH	147
Effet de la lumière lors de la croissance du thalle	147
Effet de la lumière ultra-violette	147
Incidence des facteurs nutritionnels	147

Facteurs de croissance	147
Effet du CO ₂	147
Variabilité des espèces et des isolats	148
Périodicité de la bioluminescence	148
Utilisation de la bioluminescence	148
Conclusion	148
9. Ontogénie des armillaires	151
Le mycélium indifférencié	151
Le carpophore	152
Morphologie et ontogénie des carpophores	152
Production des carpophores en culture.....	153
Différences entre espèces	153
Conditions d'environnement	153
Milieu de culture	154
Les rhizomorphes	154
La notion de rhizomorphe	154
Les organes agrégés des armillaires <i>in natura</i>	155
Obtention expérimentale de rhizomorphes de type <i>subterranea</i>	158
Architecture des systèmes rhizomorphiques naturels	159
Structure histologique du rhizomorphe souterrain	161
Cytologie des articles de l'apex et mucilages externes.....	165
Régénération des rhizomorphes naturels et croissance apicale autonome	165
Le transport de l'oxygène	166
L'apex, zone de prélèvement dans le milieu	167
Transport de l'eau et des métabolites	167
Les rhizomorphes d'armillaire en culture pure	168
Morphologie des rhizomorphes	168
L'initiation des rhizomorphes en culture pure	169
Les zone-lines (pseudosclérotés)	172
Conclusion	174
10. Cycle infectieux de l'armillaire – Stratégie biologique des espèces européennes.....	177
Rôle des basidiospores	178
L'infection racinaire	180
Pénétration par le rhizomorphe	180
Pénétration par contact racinaire	182
Importance relative de l'infection par rhizomorphes et par contacts racinaires	184
Perthophytisme	185
Généralisation dans la plante	185
Lésions latentes	187
Conservation du mycélium dans le bois	188
Initiation et croissance des rhizomorphes souterrains	189
Initiation des rhizomorphes à partir du bois mort	189

Vitesse de croissance des rhizomorphes.....	190
Écologie des rhizomorphes dans le sol	190
Stratégie biologique des espèces européennes	192
Pouvoir pathogène des différentes espèces	192
Stratégie biologique d' <i>Armillaria gallica</i>	194
Stratégie biologique d' <i>Armillaria mellea</i>	195
Stratégie biologique d' <i>Armillaria ostoyae</i>	198
Stratégie biologique des autres espèces européennes	199
Conclusion	200
11. Épidémiologie	203
Définitions et historique	203
Inoculum impliqués dans une épidémie à armillaire	204
Épidémiologie quantitative	204
Évolution temporelle d'une épidémie	205
Évolution spatiale d'une épidémie	207
Prévision des risques en fonction des facteurs du milieu	210
Modélisation du pourridié-agaric :	
l'exemple du <i>Western Root Disease Model</i>	211
Épidémiologie qualitative :	
dynamique des populations et épidémiologie	213
Caractéristiques (dimensions, âge) des clones	214
Apparition de nouveaux clones	216
Cohabitation des différents clones et des différentes espèces	217
Relations génétiques entre clones	218
Conclusion	219
12. Prédilection des arbres et sensibilité à l'armillaire	221
Influence des caractéristiques physiques et chimiques du sol	223
Influence de l'éclaircissement	226
Influence de la température	227
Influence d'un stress hydrique	228
Effets de la pollution	230
Effets de la défoliation des arbres	231
Interactions avec divers insectes et maladies	233
Influence des blessures sur le système racinaire	234
Importance du potentiel d'inoculum de l'armillaire	235
Conclusion	236
13. Symbiose entre l'armillaire et des orchidées –	
L'armillaire dans la médecine orientale	239
Symbiose entre <i>Armillaria</i> spp. et les orchidées	
des genres <i>Gastrodia</i> et <i>Galeola</i>	240
<i>Gastrodia elata</i>	240
<i>Galeola septentrionalis</i>	243
Nature de l'association	243
Production des tubercules de <i>Gastrodia</i> dans les pays asiatiques	244

Utilisation des tubercules de <i>Gastrodia</i> en médecine traditionnelle	246
Association entre <i>Gastrodia cunninghamii</i> et des armillaires néo-zélandaises	247
Association entre <i>Monotropa uniflora</i> et armillaire	248
Conclusion	248
14. Relations entre les armillaires et leurs hôtes ligneux	251
Les éléments du pouvoir pathogène	252
Les enzymes	252
Les toxines	254
Les éléments de la résistance	254
Réactions de l'hôte dans la relation « symbiotique »	255
Le parasitisme du champignon par les cellules de l'orchidée	255
La résistance induite des tubercules secondaires	256
Réactions de l'hôte dans la relation parasitaire primaire ou d'équilibre	256
La résistance de nature histologique	257
La résistance de nature anatomique	261
La résistance mécanique liée à des exsudations liquides, puis solidifiées	261
La résistance biochimique	263
Les équilibres biochimiques dans la racine et les bases physiologiques de la prédisposition	266
Les effets des stress sur la physiologie racinaire	266
Physiologie des racines des arbres stressés et développement de l'armillaire	267
L'agressivité de l'armillaire dans les racines interprétée en terme d'équilibres énergétiques	268
Conclusion	269
IV. LA MALADIE	
15. L'armillaire, agent pathogène mondial : répartition et dégâts	273
Europe	274
Amérique du Nord	275
Canada	276
Colombie britannique	276
Provinces des Prairies	277
Est canadien	277
États-Unis	281
Ouest des États-Unis	281
Alaska	282
Centre des États-Unis	282
Est des États-Unis	283
Plantations fruitières de Californie	283
Sud-Est des États-Unis	283

Mexique	284
Amérique centrale et Amérique du Sud	284
Afrique.....	284
Asie	285
Japon	286
Chine et Corée	286
Sous-continent indien	286
Indonésie	287
Divers.....	287
Australie	287
Nouvelle-Zélande	288
16. L'armillaire dans les forêts peu artificialisées d'Europe	291
Caractéristiques générales des dépérissements forestiers	294
Rôle des armillaires dans les dépérissements d'essences feuillues	295
Généralités sur les dépérissements de chênes en Europe	295
Rôle d' <i>Armillaria mellea</i> et d' <i>Armillaria gallica</i> dans le dépérissement du chêne pédonculé en forêt de Tronçais	296
Rôle des armillaires dans le dépérissement de l'alisier torminal	297
Rôle des armillaires dans les dépérissements du merisier en Picardie	297
Les dépérissements de l'aulne glutineux en France	298
Intervention de l'armillaire dans les dépérissements de résineux	298
<i>Armillaria ostoyae</i> , parasite du pin à crochets en Cerdagne (Pyrénées)	298
Rôle d' <i>Armillaria ostoyae</i> dans le dépérissement du sapin pectiné dans les Vosges et en Auvergne	300
Dépérissement du pin sylvestre en Pinatelle d'Allanche (Cantal)	301
L'armillaire en forêts de pin maritime en Corse	302
L'armillaire dans les forêts résineuses des Balkans	302
Mortalités de résineux associées à l'armillaire en Italie	303
Développement de l'armillaire dans des bois conservés sous voie humide	303
Conclusion	304
17. L'armillaire en plantations forestières en Europe	307
L'armillaire en plantations feuillues	308
En Grande-Bretagne	308
En France	308
Dépérissement des plantations de feuillus précieux	308
<i>Armillaria tabescens</i> , parasite des plantations de chêne pédonculé dans la vallée de l'Adour	308
<i>Armillaria tabescens</i> , parasite des plantations d'eucalyptus	309
Les armillaires sur le chêne-liège	309
L'armillaire en plantations résineuses	310
L'armillaire (<i>A. ostoyae</i>) sur le pin maritime en France	310
Dans les Landes de Gascogne	310
En Bretagne.....	312
Les dépérissements de sapin de Vancouver en France	313
Autres dégâts sur résineux en France	314

L'armillaire en plantations de pin sylvestre et d'épicéa commun en Europe nordique et continentale	315
Autres dégâts causés par l'armillaire en plantations résineuses en Europe	316
Conclusion	317
18. L'armillaire en vergers et vignobles	319
Situation en France	319
En Europe	323
Hors Europe	324
Origine du pourridié-agaric en verger et en vignoble	326
Évolution de la maladie	328
Influence des conditions du milieu et de la culture	330
Espèces fruitières	330
Age des arbres	331
Conditions de sol	331
Autres facteurs	332
Fertilisation et taille	332
Désherbage	332
Maladies de l'appareil aérien et insectes défoliateurs	332
Conclusion	332
19. L'armillaire en Afrique tropicale	335
Afrique de l'Ouest	335
Le cacaoyer	336
Le caféier	336
Afrique de l'Est et du Sud	337
Les plantations forestières	337
Le théier	339
Espèces diverses	341
Afrique centrale	341
L'hévéa	341
Le manioc	343
Madagascar et La Réunion	345
La taxonomie des armillaires en Afrique tropicale	345
V. MÉTHODES DE LUTTE	
20. Lutte contre l'armillaire en forêts : méthodes sylvicoles et culturelles	349
Choix du site pour établir un peuplement forestier	350
Méthodes de régénération	351
Choix des essences	352
Annélation des arbres	353
Dévitalisation des souches	353
Incinération, dessouchage et élimination des racines du sol	354
Jachères et rotations	357

Travail du sol et entretien des jeunes plantations	357
Gestion des peuplements et éclaircies	358
Isolement des foyers d'infection	360
Modifications chimiques du sol	361
Utilisation de produits chimiques en forêt	361
Les méthodes de lutte culturales et physiques en arboriculture fruitière et en viticulture	362
Conclusion	363
21. Lutte chimique	365
Application de fongicides sur plantes vivantes	366
Désinfection du sol	369
Le sulfure de carbone	369
Le bromure de méthyle	370
Le STTC	372
Les dithiocarbamates	372
Fumigation des souches	374
Conclusion	375
22. Sensibilité des hôtes ligneux à l'armillaire et sélection pour la tolérance	377
Différences de sensibilité parmi les plantes ornementales	378
Différences de sensibilité entre essences forestières et possibilité de sélection intraspécifique	378
Arbres fruitiers et vigne : les porte-greffe tolérants	380
Les porte-greffe du prunier, du pêcher, de l'abricotier et de l'amandier	381
Les porte-greffe du cerisier	384
Les porte-greffe du noyer	385
Les porte-greffe du poirier	386
Les porte-greffe des agrumes	386
Les porte-greffe de la vigne	386
Conclusion	387
23. L'environnement microbiologique de l'armillaire et la lutte biologique ..	389
Les Basidiomycètes décomposeurs du bois mort	390
Compétitions avec l'armillaire en milieu naturel	390
Estimation du pouvoir antagoniste en laboratoire	392
Essais de lutte biologique en milieu naturel	394
Les microorganismes de la rhizosphère	396
Compétitions avec l'armillaire en milieu naturel	396
Les <i>Trichoderma</i>	397
Mycoparasitisme	398
Antibiose	399
Sélection d'isolats de <i>Trichoderma</i>	399
L'antagonisme entre <i>Armillaria</i> spp. et <i>Trichoderma</i> spp. dans des milieux semi-naturels (bois mort et sol)	400

Expérimentations au champ	401
Effet des stress sur l'antagonisme et désinfection du sol	402
Antagonistes divers	404
Conclusion	406

VI. CONCLUSIONS

24. Les armillaires : acquis, problèmes et perspectives	409
Quelques avancées de la recherche sur le genre <i>Armillaria</i> de 1995 à 2004	409
Les problèmes non (ou insuffisamment) résolus	411
La parasexualité	411
La phylogénie des armillaires au plan mondial	411
La morphogénèse	412
La formation des nouveaux individus diploïdes	412
Les relations hôte – parasite	412
L'évolution prévisible de l'impact de l'armillaire	413
Les conséquences de l'évolution des techniques	413
Les conséquences de l'évolution climatique	413
Situation actuelle des méthodes de lutte contre le pourridié-agaric	414
L'évolution prévisible des méthodes de lutte	416
Références bibliographiques	419
Liste des espèces-hôtes de l'armillaire citées	475
Microorganismes, champignons et parasites divers cités	481
Liste des auteurs	485
Crédit photographique	487

