

Efficacité des Composés Organiques Volatils fongiques (synthèse bibliographique)

Amine Kaddes⁽¹⁾, Marie-Laure Fauconnier⁽²⁾, Khaled Sassi⁽⁴⁾, Chadi Berhal⁽¹⁾, Bouzid Nasraoui⁽³⁾, M. Haïssam Jijakli⁽¹⁾

⁽¹⁾ Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT). Laboratoire de Pathologie végétale intégrée et urbaine. Passage des Déportés, 2. BE-5030 Gembloux (Belgique). E-mail : amine.kaddes@doct.uliege.be

⁽²⁾ Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT). Laboratoire de Chimie des Molécules naturelles. Passage des Déportés, 2. BE-5030 Gembloux (Belgique).

⁽³⁾ Institut National Agronomique de Tunisie. Université de Carthage. LR/Bioagresseurs et Protection Intégrée en Agriculture (LR14AGR02). Tunis (Tunisie).

⁽⁴⁾ Institut National Agronomique de Tunisie. Université de Carthage. Département d’Agronomie et de Biotechnologie végétale. Tunis (Tunisie).

Reçu 25 juillet 2017, accepté le 22 janvier 2019, accessible en ligne le 30 mars 2020.

Cet article est distribué suivant les termes et les conditions de la licence CC-BY (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.fr>)

Introduction. L'utilisation excessive de fongicides chimiques continue à pousser la recherche vers des alternatives pour la protection des cultures qui soient respectueuses de l'environnement, mais aussi novatrices.

Littérature. Les champignons produisent divers mélanges de composés en phase gazeuse, appelés Composés Organiques Volatils (COVs). Ils sont capables de se diffuser dans le sol et dans l'atmosphère et d'inhiber les activités des pathogènes fongiques. Dans cette section, nous résumerons les connaissances récentes sur le potentiel inhibiteur des Composés Organiques Volatils contre les champignons pathogènes en mettant l'accent sur l'effet des COVs fongiques. Dans la pratique, nous y dévoilerons les premières recherches déchiffrant leur mode d'action et les éventuels effets phytotoxiques non spécifiques sur le microbiome environnemental ainsi que sur les plantes.

Conclusions. Cet article porte sur les nouvelles techniques utilisées par les chercheurs qui mettent l'accent sur la mycofumigation afin d'optimiser la formulation d'une nouvelle génération de biofungicides. Ainsi, se dessine un nouvel horizon en matière de lutte biologique contre les maladies des cultures.

Mots-clés. Fongicide, champignons pathogènes, mycofumigation, lutte biologique, terpénoïde, phytotoxicité.

Efficacy of fungi Volatile Organic Compounds. A review

Introduction. Excessive use of chemical fungicides continues to drive research towards environmentally friendly and innovative alternatives for crop protection.

Literature. Fungi produce various mixtures of compounds in the gas phase, called Volatile Organic Compounds (VOCs). They are able to diffuse into the soil and into the atmosphere and inhibit the activities of fungal pathogens. In this section, we will summarize recent knowledge on the inhibitory potential of Volatile Organic Compounds against pathogenic fungi with a focus on the effect of fungal VOCs. In practice, we will unveil initial research revealing their mode of action and any non-specific phytotoxic effects on the environmental microbiome and on plants.

Conclusions. This article discusses new techniques used by researchers that focus on mycofumigation to optimize the formulation of a new generation of biofungicides. Thus, a new horizon is emerging for biological control of crop diseases.

Keywords. Fungicides, pathogenic fungi, mycofumigation, biological control, terpenoid, phytotoxicity.

1. INTRODUCTION

À l'échelle mondiale, 70 % des maladies des plantes sont causées par des pathogènes fongiques (Fisher et al., 2012). Certes, le marché mondial des produits phytosanitaires est largement dominé par les produits de synthèse. Mais certains de ces composés posent différents problèmes environnementaux et de santé humaine, en particulier pour les agriculteurs qui les manipulent à haute concentration. Parmi ces fongicides chimiques, nous notons l'imazalil, le thiabendazole et le bromure de méthyle. Des efforts ont été accomplis pour découvrir et développer de nouvelles stratégies plus écologiques connues sous le nom de biofongicides, organismes vivants ou produits issus de ces organismes ayant la particularité de limiter ou de supprimer les ennemis des cultures (Thakore, 2006). Ceux-ci sont moins toxiques que leurs homologues chimiques. Cette découverte a permis à la fois de réduire l'utilisation excessive des fongicides chimiques en agriculture et de diminuer leur impact néfaste sur l'environnement et la santé humaine.

Parmi les méthodes alternatives récemment explorées, on note le recours à l'utilisation des Composés Organiques Volatils (COVs) qui pourraient jouer un rôle dans la lutte biologique contre les agents pathogènes des plantes. Ces COVs sont des molécules organiques caractérisées par un faible poids moléculaire (< 300 Da) et présentant une forte pression de vapeur ($\geq 0,01 \text{ kPa}$ à 20°C) (Dudareva et al., 2006). Grâce à leurs propriétés physiques, ces molécules, une fois libérées dans l'atmosphère par les parties aériennes ou dans le sol par les racines des plantes terrestres, peuvent traverser les membranes cellulaires végétales, jouant ainsi un rôle très important dans l'interaction des végétaux avec leur environnement. Ces substances gazeuses sont impliquées dans la nature pour créer des micro-environnements permettant aux plantes d'interagir continuellement avec d'autres organismes qui partagent leur environnement. Les COVs peuvent être produits par divers organes de la plante (feuilles, fleurs, fruits et racines) et être des médiateurs clés dans les interactions biotiques à la fois en surface et en sous-sol (Dudareva et al., 2006 ; Peñuelas et al., 2014).

Ces COVs jouent un rôle très important dans la vie de la plante. Bien qu'il soit généralement admis que les composés émis par les fleurs servent à attirer et à guider les polliniseurs (Reinhard et al., 2004), de nombreux volatils floraux ont une activité antimicrobienne ou antiherbivore (De Moraes et al., 2001 ; Friedman et al., 2002 ; Hammer et al., 2003) et pourraient donc également protéger les parties reproductives des plantes contre les ennemis.

Plus intéressant encore, les COVs, émis par les racines des plantes, constituent également des mécanismes de défense pour le monde végétal. Des

recherches faites par Kaddes et al. (2019) ont montré que les COVs des racines de l'orge influencent et inhibent le développement des champignons pathogènes de l'orge (Kaddes et al., 2019). En tout cas, à l'heure actuelle, nous savons que les plantes, par le biais du bouquet de ces volatiles, peuvent également se défendre contre les agents pathogènes en inhibant ou tuant les microorganismes concurrents.

Cette publication présente une étude bibliographique visant à examiner le potentiel antifongique de 33 espèces de champignons. Le texte comporte trois grandes parties : la première est consacrée à l'énumération des effets inhibiteurs des COVs, identifiés à partir de différentes espèces de champignons ayant un pouvoir antifongique ainsi que l'illustration de leurs modes d'action ; la deuxième partie porte sur la mise au point de bonnes pratiques agricoles basées sur de nouvelles approches consécutives à l'utilisation des COVs fongiques et des pistes innovantes concernant la mycofumigation ; la troisième partie analyse l'effet toxique des COVs fongiques.

Le **tableau 1** résume le potentiel inhibiteur des composés organiques volatils émis par les différents champignons contre les champignons pathogènes fongiques.

2. POTENTIEL DE L'UTILISATION DES COMPOSÉS ORGANIQUES VOLATILS DANS LA PROTECTION DES CULTURES CONTRE LES MALADIES FONGIQUES MAJEURES

2.1. Phénomène de la fongistase

Dès 1953, Dobbs & Hinson ont démontré l'existence d'un facteur fongistatique révélant l'occurrence répandue d'un constituant organique antifongique présent en profondeur dans le sol et dont l'origine était inconnue (Schüepp & Frei, 1969). Cette étude a été suivie par celle de Watson & Ford (1973) qui ont montré que l'inhibition de la germination des propagules fongiques et la croissance des hyphes fongiques sont basées sur deux théories. La première montre que la carence en nutriments est à l'origine de cette inhibition fongique. La deuxième théorie dévoile l'existence des microorganismes antagonistes présents dans le sol ayant un effet antifongique. La combinaison de ces deux théories offre ainsi une explication de la fongistase induite par les COVs. Dans les années 1970, grâce aux recherches menées par Lockwood (1977), la fongistase est devenue un « sujet brûlant » axé principalement sur la compréhension de son mécanisme et de sa relation avec la suppression des maladies fongiques des plantes transmises par le sol.

Depuis, de nombreuses études ont été menées sur les propriétés physiques et les caractéristiques

Tableau 1. Fonction des COVs produits par des espèces fongiques – Function of VOCs produced by fungal species.

Champignon producteur des volatils	Effet des volatils	Organismes inhibés par les volatils	Volatils (numéros de CAS)	Référence
<i>Agaricus bisporus</i> (J.E.Lange) Imbach	Inhibition de la germination des spores	<i>Lecanicillium fungicola</i> (Preuss) Zare & W. Gams	1-octène-3-ol (3391-86-4)	Berendsen et al., 2013
<i>Ceratocystis fimbriata</i> Ellis & Halst.	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Monilinia fructicola</i> (G.Winter) Honey <i>Penicillium digitatum</i> (Pers.) Sacc.	Acétate de butyle (123-86-4), Acétate d'éthyle (141-78-6), Alcool éthylique (64-17-5)	Li et al., 2015
<i>Candida albicans</i> (C.P.Robin)	Apoptose d' <i>Aspergillus nidulans</i>	<i>Aspergillus nidulans</i> G.Winter <i>Candida albicans</i> (C.P.Robin) Berkhouit <i>Fusarium graminearum</i> Schwabe	Farnésol (4602-84-0)	Hornby & Nickerson, 2004
	Altération de la morphologie et réduction de la forme			Semighini et al., 2006
	Auto-inhibition du développement du mycélium			Semighini et al., 2008
<i>Fusarium oxysporum</i> can-46	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Aspergillus flavus</i> Link <i>Aspergillus parasiticus</i> Speare <i>Botrytis cinerea</i> Pers. <i>Colletotrichum siamense</i> Prihastuti, L. Cai & K.D. Hyde <i>Fusarium graminearum</i> Schwabe <i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>vasinfectum</i> <i>Magnaporthe oryzae</i> (T.T. Hebert) M.E. Barr <i>Monilinia fructicola</i> (G.Winter) Honey	Farnésol (4602-84-0) β-caryophyllène (87-44-5), Limonène (138-86-3), Acide hexanoïque (142-62-1), Acide octanoïque (124-07-02)	Zhang et al., 2015
<i>Geotrichum candidum</i> Link	Auto-inhibition	<i>Geotrichum candidum</i> Link	Triméthylamine (75-50-3)	Robinson et al., 1989
<i>Gliocladium</i> sp. Corda	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Aspergillus ochraceus</i> Wilhelm <i>Fusarium oxysporum</i> Schmidl <i>Gliocladium</i> sp. Corda <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn <i>Geotrichum candidum</i> Link <i>Verticillium dahliae</i> Kleb	Annulène (3227-77-8)	Stinson et al., 2003b
				/. .

Tableau 1 (suite 1). Fonction des COVs produits par des espèces fongiques – Function of VOCs produced by fungal species.

Champignon producteur des volatils	Effet des volatils	Organisme(s) inhibé(s) par les volatils	Volatils (numéros de CAS)	Référence
<i>Gliocladium</i> sp. Corda	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Fusarium oxysporum</i> Schleid <i>Geotrichum candidum</i> Link <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary <i>Verticillium dahliae</i> Kleb	Acide éthanoïque (64-19-7) 2-phénylénylestér (103-45-7), 2-méthylpropan-1-oïl (78-83-1), 1-octène (111-66-0) Octan-3-one (106-68-3)	Stinson et al., 2003b
<i>Hypoaxylon</i> Bull.	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Botrytis cinerea</i> Pers. <i>Ceratocystis ulni</i> (Buisman) C. Moreau <i>Cercospora beticola</i> Sacc. <i>Colletotrichum lagenarium</i> (Passerini) Ellis & Halsted <i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc. <i>Geotrichum candidum</i> Link <i>Mycosphaerella fijiensis</i> Morelet <i>Phytophthora palmivora</i> Butler <i>Phytophthora cinnamomi</i> Rands <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary <i>Trichoderma viride</i> Pers. <i>Verticillium dahliae</i> Kleb.	1,8-cinéole (470-82-6) 3-méthyl-1,4-cyclohexadiène (4313-57-9)	Tomshock et al., 2010
<i>Ipex lacteus</i> Fr	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Blumeria graminis</i> (DC.) Speer <i>Botrytis cinerea</i> Pers. <i>Colletotrichum fragariae</i> A.N. Brooks <i>Fusarium oxysporum</i> Schleid	5-propyl-2-furaldéhyde (14497-27-9)	Koitabashi et al., 2004
<i>Muscodor albus</i> Worapong, Strobel & W.M. Hess	Inhibition complète de la croissance du mycélium	<i>Pythium ultimum</i> Trow <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn <i>Tapesia yallundae</i> Wallwork & Spooner	Acétate de méthyle (79-20-9)	Strobel et al., 2001
	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Botrytis cinerea</i> Pers. <i>Monilia fructicola</i> (G. Winter) Honey <i>Penicillium expansum</i> Link	2-méthylbuta-1-oïl (137-32-6), Acide 2-méthylpropanoïque (79-31-2)	Mercier & Jiménez, 2004
	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Aspergillus ochraceus</i> Wilhelm <i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc. <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary	Acide 2-méthylpropanoïque (79-31-2)	Ezra & Strobel, 2003
				/..

Tableau 1 (suite 2). Fonction des COVs produits par des espèces fongiques – Function of VOCs produced by fungal species.

Champignon producteur des volatils	Effet des volatils	Organisme(s) inhibé(s) par les volatils	Volatils (numéros de CAS)	Référence
<i>Muscodorum albus</i> Worapong, Strobel & W.M. Hess	Inhibe la germination des télospores	<i>Tilletia horrida</i> Takah. <i>Tilletia indica</i> Mitra <i>Tilletia tritici</i> (Bjerk.) G. Winter	Inconnu	Goates & Mercier, 2009
	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Helminthosporium solani</i> Durieu & Mont. <i>Fusarium sambucinum</i> Fuckel	Acide 2-méthylpropanoïque (79-31-2) 3-méthylbutan-1-ol (123-51-3) Alcool éthylique (64-17-5)	Corcuff et al., 2011
	Inhibition complète de la croissance du mycélium	<i>Aspergillus</i> sp. Michelii <i>Colletotrichum</i> sp. Corda <i>Geotrichum</i> sp. Link	N-méthyl-N-nitrosoisobutyramide (1255641-06-5)	Hutchings et al., 2017
<i>Muscodorum musae</i> N. Suwannarach & S. Lumyong	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Alternaria porri</i> (Ellis) Cif. <i>Alternaria solani</i> Sorauer <i>Aspergillus flavus</i> Link <i>Botrytis cinerea</i> Pers. <i>Colletotrichum capsici</i> (Syd.) E.J. Butler <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (Penz.) Penz. & Sacc. <i>Colletotrichum musae</i> (Berk. & M.A. Curtis) Arx	Acide 2-méthylpropanoïque (79-31-2), 3-méthylbutan-1-ol (123-51-3), 2-méthylpropanoate d'éthyle (7452-79-1)	Suwannarach et al., 2013a
<i>Muscodorum equisetii</i> N. Suwannarach, Bussaban, K.D. Hyde & Lumyong		<i>Fusarium oxysporum</i> Schleidl <i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc. <i>Nigrospora oryzae</i> (Berk. & Broome) Patch <i>Penicillium digitatum</i> (Pers.) Sacc. <i>Penicillium expansum</i> Link <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn <i>Sclerotium rolfsii</i> (Curzi) C.C. Tu & Kimbr. <i>Candida albicans</i> (C.P. Robin) Berkhout <i>Cryptococcus neoformans</i> (San Felice) Vuill.		
<i>Muscodorum oryzae</i> N. Suwannarach, Bussaban, K.D. Hyde & Lumyong		<i>Escherichia coli</i> Migula <i>Enterococcus faecalis</i> Andrewes and Horder <i>Proteus mirabilis</i> Hauser		
<i>Muscodorum cinnamomi</i> N. Suwannarach, Bussaban, K.D. Hyde & Lumyong		<i>Staphylococcus aureus</i> Rosenbach <i>Streptococcus pneumoniae</i> Klein		
				/..

Tableau 1 (suite 3). Fonction des COVs produits par des espèces fongiques – Function of VOCs produced by fungal species.

Champignon producteur des volatils	Effet des volatils	Organisme(s) inhibé(s) par les volatils	Volatils (numéros de CAS)	Référence
<i>Muscodor suthepensis</i> N. Suwannarach, Bussaban, K.D. Hyde & Lumyong S. Saxen	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. <i>Arthrinium phaeospermum</i> (Corda) M.B. Ellis <i>Aspergillus flavus</i> Link <i>Aspergillus niger</i> van Tieghem <i>Bioneeretria ochroleuca</i> (Schwein.) Schroers & Samuels <i>Botrytis cinerea</i> MTCC 359 Pers. <i>Cercospora beticola</i> Sacc. <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> MTCC 9623 (Penz.) Penz. & Sacc. <i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc. <i>Fusarium oxysporum</i> Schleidl <i>Lastioidiopodia theobromae</i> (Pat.) Griffon & Maubl. <i>Muscodor albus</i> cz620 Woropong, Strobel & Hess <i>Penicillium chrysogenum</i> Thom <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn <i>Talaromyces marnieffei</i> Segretain <i>Candida glabrata</i> (H.W.Anderson) S.A.Mey. & Yarrow <i>Candida viswanathii</i> Sandu & H.S.Randhawa <i>Pseudomonas aeruginosa</i> MTCC 3541 Schröter <i>Pseudomonas aeruginosa</i> MTCC 647 Schröter <i>Staphylococcus epidermidis</i> MTCC 2639 Winslow & Winslow <i>Alternaria alternata</i> MTCC 5432 Sanjai Saxena <i>Agaricus bisporus</i> (J.E.Lange) Imbach <i>Aspergillus japonicus</i> Saito <i>Bioneeretria ochroleuca</i> (Schwein.) Schroers & Samuels <i>Candida albicans</i> (C.P.Robin) Berkhoult <i>Cercospora beticola</i> Sacc. <i>Chaetomium heterosporum</i> Chandigarh	Acide 2-méthylpropanoïque (79-31-2), 3-méthylbutan-1-ol (123-51-3), 2-méthylpropanoate d'éthyle (7452-79-1)	Saxena et al., 2014
				/..

Tableau 1 (suite 4). Fonction des COVs produits par des espèces fongiques — Function of VOCs produced by fungal species.

Champignon producteur des volatils	Effet des volatils	Organisme(s) inhibé(s) par les volatils	Volatils (numéros de CAS)	Référence
<i>Muscodorum kashiyum</i> V. Meshram, N. Kapoor, S. Saxena	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (Penz.) Penz. & Sacc. <i>Curvularia lunata</i> R.R. Nelson & Haasis <i>Fusarium equiseti</i> (Corda) Sacc. <i>Fusarium oxysporum</i> Schleidl <i>Lasiodiplodia theobromae</i> (Pat.) Griffon & Maubl. <i>Muscodorum albus</i> CZ620 Woropong, Strobel & Hess <i>Mycosphaerella fijiensis</i> Morelet <i>Penicillium citreogriseum</i> Dierckx <i>Penicillium marneffei</i> Segretain <i>Trichoderma viride</i> Pers.	Acide 2-méthylpropanoïque (79-31-2)	Meshram et al., 2013
<i>Nodulisporium</i> sp. Preuss	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Pleurotus flabellatus</i> Sacc.	1-méthyl-1,4-cyclohexadiène (4313-57-9), 2-méthyl-1-pentan-1-ol, Hexan-1-ol (105-30-6) Hepian-1-ol (111-70-6) Octan-1-ol (111-87-5)	Syed & Geary, 2013
<i>Nodulisporium</i> spp. UPE34 Suwannarach	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Alternaria porri</i> (Ellis) Cif. <i>Alternaria solani</i> Sorauer <i>Colletotrichum capsici</i> (Syd.) E.J. Butler & Bisby <i>Colletotrichum musae</i> (Berk. & M.A. Curtis) Ark <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (Penz.) Penz. & Sacc. <i>Fusarium oxysporum</i> Schleidl <i>Penicillium digitatum</i> (Pers.) Sacc. <i>Penicillium expansum</i> Link <i>Nigrospora oryzae</i> (Berk. & Broome) Petch <i>Penicillium expansum</i> Link <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary <i>Trichoderma viridae</i> Pers. <i>Verticillium dahliae</i> Kleb.	1,2,4-triméthylénecyclohexane (2234-75-5), 1-méthylbutan-3-ol (123-51-3), Limonène (138-86-3) Eucalyptol (470-82-6), β-myrcène (123-35-3), Terpinène-4-ol (562-74-3)	Suwannarach et al., 2013b
/..				

Tableau 1 (suite 5). Fonction des COVs produits par des espèces fongiques – Function of VOCs produced by fungal species.

Champignon producteur des volatils	Effet des volatils	Organisme(s) inhibé(s) par les volatils	Volatils (numéros de CAS)	Référence
<i>Oidium</i> sp. (Nees) Link	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Pythium ultimum</i> Trow	2-méthylpropanoate (5711-69-3)	Strobel et al., 2008
<i>Oxyporus latemarginatus</i> EF-069 (Durieu & Mont.) Donk	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. <i>Botrytis cinerea</i> Pers. <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (Penz.) Penz. & Sacc. <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> W.C. Snyder & H.N. Hansen	[5-(4-pentén-1-yl)-2-furyl] méthanol (90200-14-9)	Lee et al., 2009
<i>Penicillium decumbens</i> C.Thom	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Aspergillus niger</i> van Tieghem <i>Aspergillus ochraceus</i> Wilhlem <i>Aspergillus sydowii</i> (Bainier & Sartory) Thom and Church <i>Aspergillus ustus</i> (Bainier) Thom & Church <i>Botrytis cinerea</i> Pers. <i>Eurotium herbariorum</i> (F.H.Wigg.) Link <i>Gonyrichium macrocladum</i> (Sacc.) S. Hughes <i>Penicillium decumbens</i> C.Thom <i>Penicillium expansum</i> Link <i>Penicillium hirsutum</i> R.P. Dierickx <i>Penicillium olsonii</i> A.G. Sartory <i>Periconia britannica</i> M.B. Ellis <i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill. <i>Stachybotrys chartarum</i> (Ehrenb.) S. Hughes <i>Ulocladium botrytis</i> Preuss	Thujopsène (470-40-6)	Polizzi et al., 2011
<i>Penicillium paneum</i> Frisvad	Auto-inhibition et blocage du processus de la germination	<i>Penicillium paneum</i> Frisvad	1-octène-3-ol (3391-86-4)	Chitarrà et al., 2005
<i>Phomopsis</i> sp. Sacc. & Roum	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Aspergillus fumigatus</i> Fresenius <i>Ceratocystis ulmi</i> (Buisman) Melin & Nannf. <i>Colletotrichum lagenarium</i> (Passerini) Ellis & Halsted <i>Geotrichum candidum</i> Link <i>Phytophthora palmivora</i> Butler <i>Pythium ultimum</i> Trow <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary	Sabinène (3387-41-5) 3-méthylbutanol (123-51-3), Propan-1-ol (71-23-8) Propan-2-one (67-64-1)	Singh et al., 2011
<i>Pichia guilliermondii</i> Ppt9 Wick	Inhibition de la germination des spores	<i>Magnaporthe oryzae</i> (T.T.Hebert) M.E. Barr	8α-épidioxyergosta-6,22-dien-3β-ol (2061-64-5)	Zhao et al., 2010
			/..	

Tableau 1 (suite 6). Fonction des COVs produits par des espèces fongiques – Function of VOCs produced by fungal species.

Champignon producteur des volatils	Effet des volatils	Organisme(s) inhibé(s) par les volatils	Volatils (numéros de CAS)	Références
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> strain CR-1 Meyen ex E.C. Hansen	Inhibe la croissance mycélienne et bloque l'activité enzymatique de la morphogénèse du champignon pathogène	<i>Guignardia citricarpa</i> Kieley	Alcool éthylique (64-17-5), 3-méthylbutan-1-ol (123-51-3), 2-méthylbutan-1-ol (137-32-6)	Fialho et al., 2011a
<i>Trichoderma harzianum</i> T-E5 Rifai	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cucumerinum</i> (FOC) Berk. & Broome	Diterpène (146985-82-2)	Cernava et al., 2015 ; Zhang et al., 2014a
<i>Trichoderma saturnisporum</i> Hammill <i>Trichoderma reesei</i> E.G. Simmons	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Colletotrichum capsici</i> (Syd.) E.J. Butler & Bisby	Éthylène (74-85-1) Cyanure d'hydrogène (74-90-8)	Ajith & Lakshmidevi, 2010
<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Botrytis cinerea</i> Pers. <i>Fusarium oxysporum</i> Schleidl	6-pentyl-2H-pyran-2-one (27593-23-3)	Schalchli et al., 2011
<i>Trichoderma viride</i> Pers.	Inhibition de la croissance du mycélium	<i>Botrytis cinerea</i> Pers.	Diterpène (146985-82-2)	Malmierca et al., 2015
<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai	Induit l'expression de gènes de défense de tomate liés à l'acide salicylique (SA)			

chimiques du sol, les caractéristiques fongiques, la composition microbienne, les activités métaboliques des différents sols et les changements environnementaux. Toutes ces études ont eu pour objectif l'explication du mécanisme de la fongistase du sol (Lockwood & Langston Jr, 1964 ; Dobbs & Gash, 1965 ; Romine & Baker, 1973 ; Lockwood, 1977).

À la fin des années 1990, les études se sont orientées vers certaines bactéries spéciales, en particulier les *Pseudomonas* Migula et leurs métabolites, dévoilant ainsi le rôle joué par ces bactéries dans la suppression des maladies fongiques des plantes transmises par le sol. En 2004, Chuankun révèle la présence de six composés organiques volatils (N,N-diméthyl-méthanamine, 3-méthyl-2-pentanone, disulfure de diméthyle, méthylpyrazine, 2,5-diméthylpyrazine, N-diméthyloctylamine et nonadécane) dans les sols, capables d'inhiber trois espèces fongiques, *Paecilomyces lilacinus* Thom, *Pochonia chlamydospora* Goddard et *Clonostachys rosea* Link, ce qui laisse supposer l'existence de composés volatils d'origine fongique répandus dans le sol.

Dans la plupart de ces études, la fongistase a été quantifiée sur la base de la germination des spores par observation microscopique. Les spores sont généralement incubées directement dans les sols ou sur des matériaux qui ont été en contact permanent ou temporaire avec le sol autoclavé. Après une période d'incubation, le pourcentage de germination des spores peut être déterminé au microscope (Hora et al., 1977 ; Al-Khaliel, 2010).

À côté de la germination des spores, la croissance hyphale a également été utilisée pour les dosages de la fongistase (De Boer et al., 2003). Le contrôle consiste en la croissance ou la germination des spores dans un environnement dépourvu d'éléments nutritifs comme du sable purifié, dans lequel les champignons doivent utiliser des nutriments endogènes pour favoriser

la germination ou la croissance des hyphes, ce qui explique le potentiel fongistatique existant dans le sol.

En 2007, Zou et al. ont découvert que des mélanges de certaines bactéries du sol apparemment non antagonistes pourraient avoir aussi un fort effet négatif sur la croissance des champignons *in vitro*.

À ce jour, plus de 500 bactéries et champignons ont été décrits comme producteurs de COVs et environ 1 000 COVs ont été compilés dans DOVE-MO (base de données des substances volatiles émises par les microorganismes) (Lemfack et al., 2017). Le sol présente l'un des principaux habitats des bactéries et des champignons. Ces composés parcouraient de longues distances dans les pores du sol, bloquant ainsi la germination et/ou affectant la synthèse des protéines des champignons nuisibles (Wheatley, 2002 ; Effmert et al., 2012 ; Morath et al., 2012).

Dans cette revue, nous allons nous intéresser aux travaux réalisés sur les champignons afin d'envisager leurs potentialités antifongiques et dérypter leurs modes d'action grâce aux COVs. Ceux-ci inhibent les espèces fongiques pathogènes, créant ainsi un micro-environnement qui leur est défavorable et impliquant d'autres phénomènes tels que l'apoptose et l'activité fongicide.

2.2. Rôle et modes d'action des COVs fongiques

La plupart des COVs appartiennent à quatre groupes chimiques : les terpénoïdes, les phénylpropanoïdes et les dérivés d'acides gras et d'acides aminés (Dudareva et al., 2013 ; Delory et al., 2016). Dans cette revue, en raison du grand nombre de recherches et de leur importance, nous évoquerons seulement le rôle joué par les COVs mono- et sesquiterpéniques et les COVs appartenant aux alcools et acides carboxyliques.

Les COVs terpéniques. Les composés terpéniques forment le type commun le plus important des COVs émis par les espèces végétales et fongiques dans le sol. Ces composés (mono- et sesquiterpéniques) modulent les interactions souterraines entre les champignons et les plantes (Fiers et al., 2013). Ils joueraient un rôle potentiel dans la défense des plantes contre les maladies fongiques.

L'effet antifongique des COVs sesquiterpéniques. Parmi les sesquiterpènes, le farnésol émis par *Candida albicans* (C. P. Robin) Berkhoult affecte la croissance d'*Aspergillus nidulans* G. Winter, *Fusarium graminearum* Schwabe, *Aspergillus niger* van Tieghem et *Aspergillus fumigatus* Fresenius, en induisant leur apoptose et en empêchant le développement des conidies. Selon l'étude menée par Hornby & Nickerson (2004), ce composé a montré aussi un effet d'auto-

Kaddes A., Fauconnier M.-L., Sassi K. et al.

inhibition de la germination de *C. albicans* en cas de densité trop élevée (Hornby & Nickerson, 2004).

Dans le même contexte, le thujospène, étant un sesquiterpène émis par *Penicillium decumbens* C.Thom, est connu pour sa fonction autorégulatrice, exerçant dans un premier temps l'auto-inhibition des spores de *P. decumbens* lors d'un surpeuplement et, dans un deuxième temps, inhibant plusieurs autres espèces et genres suite à la compétition causée par un manque de nutrition et ce, afin de satisfaire à ses besoins (**Tableau 1**). Cette molécule est capable de traverser les parois et les membranes cellulaires et de perturber les fonctions vitales des spores (les systèmes de transport ionique, le transport des électrons et le pH) (Chami et al., 2005).

À l'instar du thujospène, les espèces de *Trichoderma* Persoon émettent plusieurs sesquiterpènes. Par exemple, *Trichoderma arundinaceum* Zafari, Gräfenhan & Samuels, lors de la biosynthèse de hazarium A (HA), secrète le trichodiène. Ce COV inhibe indirectement *Botrytis cinerea* Pers. en induisant l'expression de gènes de défense codant pour la production de l'acide salicylique et l'acide jasmonique et en interagissant avec des enzymes hydrolytiques (Malmierca et al., 2012).

L'effet antifongique des COVs monoterpéniques. En ce qui concerne les monoterpènes, le *Nodulisporium* sp. CMU-UPE34 Preuss émet 31 COVs dont le 1,8-cinéole et le terpinène-4-ol qui constituent les deux composants majeurs identifiés. Le *Nodulisporium* sp. CMU-UPE34 montre une efficacité importante (entre 47 et 93 %) dans la lutte contre *Penicillium digitatum* (Pers.) Sacc., *Penicillium expansum* Link, *A. fumigatus* et *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn. En effet, le 1,8-cinéole inhibe la respiration mitochondriale et les différents stades de la mitose. Cette molécule pénètre à travers la membrane cellulaire et cause des dommages oxydatifs au niveau des organites cellulaires. Cet effet oxydatif de 1,8-cinéole est intensifié par le terpinène-4-ol permettant une inhibition de la croissance de *B. cinerea* en l'atténuant de 99,46 %. Ceci a été expliqué par le fait que le 1,8-cinéole présente une grande affinité avec la membrane, ce qui facilite la pénétration à travers la membrane du terpinène-4-ol et qui cause des lésions au niveau de la membrane perturbée (Yu et al., 2015).

Le 1,8-cinéole constitue aussi le composé majoritaire chez *Hypoxyylon* spp. Bull. Il inhibe un large spectre de champignons (**Tableau 1**). Cette inhibition varie de 27 % à 93 % pour 14 champignons, tels que *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary et *A. fumigatus* (**Tableau 1**) et une inhibition totale de 100 % pour les deux chromistes *Phytophthora palmivora* Butler et *P. cinnamomi* Rands (Tomsheck et al., 2010).

De la même façon que *Nodulisporium* sp., le champignon *Phomopsis* sp. Sacc. & Roum. secrète

le sabinène monoterpène majoritaire. Ce champignon inhibe un large spectre d'espèces fongiques de différents groupes taxonomiques tels que les champignons anamorphiques, les ascomycètes ainsi que les oomycètes (**Tableau 1**). Cette inhibition varie entre 5,6 et 70,7 %. D'après Singh et al. (2011), un essai sur plaque de Petri a montré une réduction de la croissance radiale du mycélium de *S. sclerotiorum* (70,7 %), *Pythium ultimum* Trow (59,1 %), *A. fumigatus* (57 %), *R. solani* (53 %) et *Geotrichum candidum* Link (45,3 %). Ce champignon inhibe aussi la croissance et la sporulation d'*Altenaria alternata* (Fr.) Keissl.

Dans la même optique, une étude comparative entre 13 monoterpènes a montré que le limonène est le composé majeur sécrété par *Fusarium oxysporum* Schltld. Ce dernier est responsable de l'inhibition totale de quatre espèces fongiques, *R. solani*, *F. oxysporum*, *P. digitatum* et *A. niger*. Ceci a été prouvé par l'inhibition de la sécrétion de la pectine méthylestérase, la cellulase et les polyphénols oxydases. *Fusarium oxysporum* est connu pour sa production de COVs. Ces derniers inhibent la croissance de *B. cinerea* et *S. sclerotiorum* *in vitro* et sont suppressifs contre la maladie post-récolte de la moisissure grise de la tomate (Zhang et al., 2014b). D'autres études ont indiqué que la production des COVs par *F. oxysporum* a un effet auto-inhibiteur à la croissance mycélienne et à la germination des spores de cette espèce (Minardi et al., 2009).

Les COVs alcooliques et carboxyliques. À côté des COVs terpéniques, les alcools et les acides carboxyliques jouent un rôle très important dans la défense des plantes.

L'effet antifongique des COVs appartenant aux alcools. Parmi les COVs se trouvent les alcools sécrétés par des espèces fongiques, notamment *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen (souche CR1) qui sécrète le 3-méthyl-1-butanol, 2-méthyl-1-butanol, mais aussi l'alcool phénylethylique. Ces composés ont pour effet l'inhibition de la croissance mycélienne de *Guinardia citricarpa* Kiely en raison de la réduction de l'assimilation du glucose par les cellules provoquée par la disponibilité réduite de la source de carbone (Fialho et al., 2011b). D'autres études menées sur ces alcools ont montré qu'une fois appliqués à *G. citricarpa*, ils diminuent l'activité des acétyle CoA carboxylases (ACCase) EC 6.4.1.2 et des tyrosinases EC 1.14.18.1 qui jouent un rôle dans la morphogenèse fongique, la croissance mycélienne et la formation des conidies. En outre, ces alcools provoquent l'autolyse de *G. citricarpa* et perturbent le gène codant pour l'activité β -1,3-glucanase EC 3.2.1.39. Cette autolyse est totale, provoquée par l'augmentation du taux de β -1,3-glucanase dans la paroi cellulaire qui la dégrade

en libérant des monomères de glucose (Wheatley, 2002 ; Fialho et al., 2010).

Par ailleurs, le 1-octène-3-ol constitue le composé le plus abondant du spectre de COVs produits par *Penicillium paneum* Frisvad, à la suite d'un regroupement d'une densité très élevée, dépassant 10^9 spores·ml⁻¹. Cet alcool agit comme un auto-inhibiteur. Il inhibe l'enflure, empêche la formation du tube germinatif (croissance polarisée) et induit la conidiation microcyclique (Chitarra et al., 2005).

L'effet antifongique des COVs appartenant aux acides carboxyliques. En plus des alcools émis par les champignons, nous enregistrons l'importance des acides carboxyliques sécrétés par les champignons endophytes, tels que *Muscodorus albus* Worapong, Strobel & W.M. Hess (Worapong & Strobel, 2009). Celui-ci fait l'objet de plusieurs études grâce à la multitude de ses composés carbonés volatils produisant un mélange synergique qui a des effets létaux contre une large variété de plantes et de champignons pathogènes.

À ce jour, 14 espèces de *Muscodorus* ont été décrites. Sur le plan géographique, des espèces de *Muscodorus* ont été signalées en Amérique du Sud et du Nord et dans le sud-est de l'Asie. Malgré cette différence géographique, l'acide 2-méthylpropanoïque présente le composé majeur émis par *M. albus*, *M. crispans* A.M. Mitchell, Strobel & W.M. Hess et *M. sutura* Kudalkar, Strobel & Ul-Hassan (Strobel et al., 2001 ; Daisy et al., 2002 ; Grimme et al., 2007 ; Strobel et al., 2008).

Le mécanisme d'action des COVs de *M. albus* sur les champignons cibles reste une énigme pour les chercheurs. Cependant, une étude d'analyse transcriptomique sur des cellules de *Bacillus subtilis* Cohn exposées aux COVs de *M. albus* a montré l'expression de gènes impliqués dans la réparation et la réPLICATION de l'ADN. Ces résultats préliminaires indiqueraient que les COVs de *M. albus* induisent un certain type de lésions de l'ADN dans les cellules qui causeraient une décondensation des chromosomes dans les bactéries (Strobel et al., 2011). D'après Browning et al. (2006), l'acide 2-méthylpropanoïque provoque aussi une acidification du cytoplasme grâce à sa diffusion rapide à travers la membrane.

Le peu d'informations sur les modes d'action des *Muscodorus* sp. n'a pas empêché les chercheurs d'effectuer de multiples tests sur plusieurs souches afin d'observer le spectre de contrôle des champignons pathogènes. L'espèce *M. albus*, par exemple, inhibe la croissance de *R. solani* et de *Phytophthora capsici* Leonian. Cette espèce inhibe aussi la germination des téliospores de *Tilletia horrida* Takah., *T. indica* Mitra et *T. tritici* (Bjerk.) G. Winter, à l'origine respectivement du charbon du riz et de la carie commune du blé (Goates & Mercier, 2009). D'autres espèces de *Muscodorus* ont fait l'objet d'études sur la lutte contre les

champignons pathogènes, parmi lesquelles *Muscodor cinnamomi* Suwannarach, Bussaban, K.D. Hyde & Lumyong qui contrôle *R. solani* (qui provoque la brûlure des feuilles, les taches foliaires, la fonte des semis et la pourriture des racines) (Suwannarach et al., 2013a), *Muscodor kashayum* V. Meshram, N. Kapoor & S. Saxena qui inhibe la croissance des *Cercospora beticola* Sacc., *Colletotrichum gloesporioides* Penz. & Sacc., *Mycosphaerella fijiensis* Morelet, *Chaetomium heterosperum* Kunze ex Fr. et *F. oxysporum* (**Tableau 1**) (Meshram et al., 2013). Des études menées par Saxena et al. (2015) ont montré que la croissance d'*Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. et de *Cercospora bataticola* Cif. & Bruner a été complètement inhibée par les composés volatils de *Muscodor tigerii* S. Saxena, V. Meshram & N. Kapoor (Saxena et al., 2014).

En outre, dans leurs études, Mercier et al. (2007) et Worapong & Strobel (2009) ont montré que, grâce au spectre des COVs émis par deux souches, *Muscodor* CZ-620 et MFC2, le contrôle de la pourriture fongique de multiples fruits est plus efficace (Mercier et al., 2007 ; Worapong & Strobel, 2009). En 2017, des recherches menées par Hutchings et al. (2017), tout en s'appuyant sur des travaux antérieurs concernant les COVs thermolabiles produits par *M. albus* (Jimenez et al., 2012), ont permis l'identification d'un nouveau COV, N-méthyl-N-nitrosoisobutyramide (MNIBA), qui est apparu seulement à la suite des analyses de GC-MS par une température d'injection basse (140 °C) (Hutchings et al., 2017). La chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC-MS) est une technique d'analyse qui combine les performances de la chromatographie en phase gazeuse, pour la séparation des composés, et de la spectrométrie de masse, pour la détection et l'identification des composés en fonction de leur rapport masse sur charge. Les produit élusés en GC sont envoyés un par un vers le spectromètre de masse afin de permettre l'identification des COVs. En premier lieu, les résultats ont montré que la toxicité de *Muscodor* sp. vis-à-vis de la souche d'*Escherichia coli* varie selon la concentration de MNIBA dans le profil de panels des COVs émis par l'espèce de *Muscodor*.

En deuxième lieu, ces recherches ont démontré, au travers des tests d'analyse de la bioactivité, que le facteur dominant provoquant la toxicité chez *M. albus* est sa capacité à synthétiser MNIBA. Cette molécule endommage le fonctionnement de l'ADN et cause sa méthylation. D'ailleurs, MNIBA est considéré comme un N-nitroso-composé très proche chimiquement du N-méthyl-N-nitrosourea (MNU). Il est considéré comme l'un de ses produits dérivés responsables d'une décomposition spontanée du méthylazonium, réactif qui est capable de méthylérer l'ADN. MNIBA est capable de se décomposer spontanément pour former l'acide isobutyrique et le méthyl-diazohydroxyde qui se convertit par la suite en acide méthylazonium, capable

d'interagir avec les sites nucléophiles de l'ADN. La production de MNIBA par les isolats de *M. albus* est très semblable à la production de streptocine. Il serait important de prendre en compte deux facteurs contribuant à l'efficacité d'un agent antimicrobien : sa fraction active et sa capacité d'accéder à sa cible. De surcroît, au niveau de MNIBA, la fraction active est attachée à un dérivé de l'acide isobutyrique, un composé volatil de faible poids moléculaire permettant d'être utilisé en abondance par les isolats, qui explique aussi son abondance lors de l'analyse des spectres des COVs des *Muscodor* par GC-MS.

Cependant, les champignons *Muscodor* sp. sont nécessaires en tant que source de biofumigation et sont capables d'inhiber le développement de plusieurs champignons pathogènes, contribuant ainsi au contrôle des maladies fongiques des plantes.

3. LA MYCOFUMIGATION

Le contrôle des maladies fongiques repose encore sur les fongicides chimiques. Cependant, plusieurs ne sont plus utilisés à cause des risques toxicologiques et de l'apparition de souches résistantes aux fongicides. Ces raisons ont augmenté le besoin de stratégies alternatives de contrôle. Parmi celles-ci, on trouve l'utilisation des microorganismes tels que les bactéries, les levures et les champignons.

L'exploitation des champignons endophytes comme source importante de COVs (mycofumigant ou biofumigant) est une approche prometteuse dans la protection des cultures contre les phytopathogènes fongiques. La mycofumigation est l'une des alternatives pouvant remplacer l'utilisation de certaines substances dangereuses, mais le potentiel d'utilisation dépend aussi de la souche, de ses effets et de son (ses) mode(s) d'utilisation. Elle représente une nouvelle technique biologique réduisant la main-d'œuvre, si on la compare à la pulvérisation d'une solution aqueuse chimique pour contrôler les maladies. En effet, les COVs sont des agents antifongiques idéaux, qui peuvent agir à distance sur un large spectre de pathogènes. À partir de l'interaction proximale, leur champ d'activité s'étend par diffusion aqueuse sur de plus grandes distances que par diffusion dans l'air, y compris dans les pores du sol (Wheatley, 2002).

Cependant, l'efficacité des COVs varie selon l'espèce de champignon, la quantité d'inoculum utilisée et le type de maladie post-récolte. Par exemple, l'étude réalisée par Suwannarach et al. (2016) a montré qu'une fumigation de 12 h avec 30 g par 4 L d'inoculum de *Muscodor suthepensis* Suwannarach, Bussaban, K.D. Hyde & Lumyong a fourni un contrôle complet de la pourriture de la mandarine causée par *P. digitatum* (Suwannarach et al., 2016). De même, il a

fallu 24 h de fumigation de 30 g par 11,4 L de culture de *M. albus* pour un contrôle complet de *P. digitatum*, ainsi que pour le contrôle de la moisissure bleue causée par *P. expansum* et de la moisissure grise causée par *B. cinerea* sur la pomme. Une fumigation avec 140 g par 11,4 L d'inoculum de *M. albus* a également contrôlé la pourriture brune de la pêche causée par *Monilinia fructicola* (G.Winter) Honey (Mercier & Jiménez, 2004 ; Mercier & Smilanick, 2005).

Cette technique a été développée après avoir testé sur le terrain, en serre et en plein air, la fumigation des sols avec les champignons mycofumigants *M. albus* (Grimme et al., 2007). Cette méthode de fumigation consiste à inoculer les grains d'orge avec *M. albus* puis à les broyer afin de donner une texture de sciure de bois (avec une taille de particules moyenne d'environ 300 µm) à l'aide d'un mélangeur. Une fois le *M. albus* formulé et préparé selon la méthode de Quimby (Quimby Jr et al., 1999), l'orge moulue est répartie sur la surface de la terre en utilisant un épandeur d'engrais à raison de 480 kg·ha⁻¹, paillis par la suite par du plastique noir. Une couche de sol meuble de 5 cm d'épaisseur a ensuite été appliquée avec une litière mécanique. Une couche de paillis au-dessus de la couche de *M. albus* a colonisé l'orge. Ces recherches ont montré que plus de 88,8 % des plantules de betterave à sucre ont survécu après la mycofumigation des sols par le *M. albus* infestés par *R. solani*, *P. ultimum* ou *Aphanomyces cochlioides* Drechsler (Stinson et al., 2003a ; Grimme et al., 2007)

Afin de valoriser l'utilisation de *M. albus*, AgraQuest, une société de biotechnologie agricole en Californie, a développé l'utilisation de ce champignon pour la lutte préventive contre la moisissure grise des tomates, des pommes, des fraises (Strobel et al., 2010) et aussi pour lutter contre les maladies post-récolte, afin de contrôler la moisissure bleue, la moisissure grise des pommes, la pourriture brune des pêches et grise des vignes où les COVs apparaissent sûrs, efficaces et respectueux de l'environnement. Cette technique a pour but également de remplacer le bromure de méthyle qui est utilisé pour la stérilisation des sols en raison de sa toxicité et de ses influences négatives sur la couche d'ozone (Lacey et al., 2009 ; Morgenstern, 2014).

D'autres études *in vitro* préliminaires ont porté sur l'utilisation de champignons endophytes comme mycofumigants, par exemple l'utilisation de *Nodulisporium* sp. Preuss. Des expériences *in vivo* au laboratoire ont montré que 50 et 60 g de *Nodulisporium* sp. CMU-UPE34 mélangés avec du riz au jasmin, qui est une variété d'*Oryza indica*, dans un bac de 4 L contenant trois citrons inoculés par *P. digitatum* ou *P. expansum*, contrôlent complètement la putréfaction verte et la moisissure bleue sur *Citrus aurantifolia*, *C. reticulata* et *C. limon* (Suwannarach et al., 2013a ; Suwannarach et al., 2016).

La fumigation d'un contenu de quatre pommes inoculées par *P. expansum* dans un récipient de 6,5 L, avec une culture de 50 g de *Nodulisporium* sp. CF016 et avec du son de blé/riz, supprime le développement des lésions de la moisissure grise et de la moisissure bleue sur les pommes, respectivement de 88 et 76 %.

De même, l'utilisation *in vivo* de 50 g de son de blé/riz inoculés par *Oxyporus latemarginatus* EF069 (Durieu & Mont.) Donk, dans un récipient de 7 L contenant cinq pommes, a réduit efficacement de 98,4 % le développement de la pourriture grise des pommes en post-récolte causée par *B. cinerea* (Lee et al., 2009).

4. L'EFFET DES COVs SYNTHÉTIQUES SUR LES CHAMPIGNONS PATHOGÈNES

Afin de mieux comprendre l'effet antifongique des COVs sur les champignons pathogènes, les chercheurs ont eu recours à des molécules synthétiques. Ils les ont comparées avec les COVs sécrétés directement par les champignons. Nous avons pris comme exemple l'étude menée par Syed & Geary (2013). Selon cette étude, la comparaison de COVs fongiques avec un mélange de COVs synthétiques constitué de pentan-2-one, hexan-3-one, 1,8-cinéole, β-farnésène et d'acide propanoïque, a montré que ce mélange était plus efficace contre *P. palmivora*, *P. cinnamomi*, *P. ultimum*, *R. solani*, *S. sclerotiorum* et *B. cinerea*.

Par ailleurs, Singh et al. (2011) ont montré que l'utilisation de la concentration efficace médiane (CE50) d'un mélange artificiel semblable aux COVs émis par *Phomopsis* sp. Sacc. & Roum. inhibe 100 % des champignons testés et marque une sensibilité de *Colletotrichum lagenarium* (Passerini) Ellis & Halsted et *Trichoderma viride* Pers., contrairement aux COVs naturels qui enregistrent une inhibition variant de 5,6 à 70,7 % et aucune inhibition chez *T. viride* ou *C. lagenarium*. Cela suggère que certains COV émis par *Phomopsis* sp. sont non identifiés par le GC-MS à cause de leurs faibles concentrations, n'atteignant pas le seuil de détection. L'impureté du bouquet de COVs sécrétés par *Phomopsis* sp. diminue l'effet inhibiteur du champignon par rapport à l'effet inhibiteur des molécules synthétiques. Dans le même contexte, l'utilisation d'un produit chimique pur ou d'un mélange de plusieurs de ces produits chimiques purs (le butyle, l'acétate d'éthyle et l'éthanol représentant 97 % du spectre de COVs naturellement émis par *Ceratocystis fimbriata* [Passerini] Ellis & Halsted), selon des proportions calculées à l'aide de l'analyse par GC-MS, n'a montré aucun effet d'inhibition. Selon les auteurs, l'inhibition peut être un effet synergique de tous les COVs de *C. fimbriata* y compris ceux qui ne peuvent pas être détectés par

les méthodes d'identification actuelles à cause de leur fragilité (Li et al., 2015). Ceci est similaire aux résultats d'autres COVs produits par *Muscodor* sp. À cet égard, une étude réalisée par Fiers et al. (2013) sur l'effet des COVs émis par les racines de l'orge infectées par *Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kurib.) Drechsler ex Dastur, dans une atmosphère modifiée, a révélé que ces racines d'orge infectées ont réduit la croissance de *C. sativus* de 13 à 17 % dans la même enceinte par rapport aux champignons exposés aux racines d'orge saines (Fiers et al., 2013). En se basant sur l'identification de ces composés, Kaddes et al. (2016) ont sélectionné le méthyle acrylate (MA) et le méthylpropionate (MP) qui sont deux molécules dont les pics étaient les plus intenses. L'utilisation du MA inhibe 100 % de la croissance de cinq champignons testés, *C. sativus*, *Fusarium culmorum* (Wm.G.Sm.) Sacc., *F. graminearum*, *P. digitatum* et *P. expansum*. L'effet du MP a été moins prononcé en inhibant de 21,3 % la croissance de *P. expansum* et en provoquant une croissance de 150 % chez *F. graminearum*, comparé aux autres champignons testés (Kaddes et al., 2016).

5. TOXICITÉ DES COMPOSÉS ORGANIQUES VOLATILS

5.1. L'effet phytotoxique des COVs

Malgré tous les résultats prometteurs sur les COVs, la question de la phytotoxicité de l'utilisation des COVs reste toujours fort inquiétante pour les chercheurs. De nombreuses études ont démontré l'existence de fortes relations entre les COVs et la phytotoxicité (Arimura et al., 2010). Dès 1965, Muller a prouvé que les COVs terpéniques sécrétés par les feuilles de *S. leucophylla* Raf. pourraient réduire le nombre de radicules et la germination de l'hypocotyle des graines de *Cucumis sativus* L. Une constatation tirée aussi par Inderjit a révélé que la richesse des espèces végétales était beaucoup plus faible à cause des COVs produits par la litière d'*Ageratina adenophora* (Spreng.) King & H.Rob. (Evans et al., 2011).

Dans le même contexte, He et al. (2014) ont montré que les COVs contenus dans l'eau du sol provenant de la lixiviation des feuilles mortes et de la décomposition des résidus autour d'*Eucalyptus urophylla* S.T.Blake sont majoritairement des monoterpènes et des sesquiterpènes (He et al., 2014). Ces sesquiterpènes, dont le 1,8-cinéole et le terpinène-4-ol, qui représentent respectivement 19 % et 39 % de l'hydrosoluble, testés sous leur forme de synthèse, inhibent la germination de quelques grains tels que ceux du raygrass annuel ainsi que la croissance des racines de certaines mauvaises herbes (Abrahim et al., 2000).

Kaddes A., Fauconnier M.-L., Sassi K. et al.

De son côté, Ogura et al. (2000) se sont intéressés à l'effet phytotoxique des alcools et plus précisément la géosmine émise par *P. expansum*, alcool bicyclique responsable de l'odeur typique de la terre. Cet alcool artificiel testé par Ogura et al. (2000) à une concentration de 100 mg·L⁻¹ inhibe complètement la germination des grains de 15 variétés de Brassicaceae, dont 6 de radis.

Cette étude a été suivie par celle de Lee et al. (2014), qui s'est intéressée également à l'effet phytotoxique des COVs d'origine alcoolique dans leur phase gazeuse. L'exposition des grains et des plantules d'*Arabidopsis thaliana* L. à une concentration de 1 ppm de la géosmine, octan-1-ol, octan-2-ol, octan-3-ol et 1-octène-3-ol sous leurs formes synthétiques, n'a montré aucun effet sur la germination. Par contre, leur exposition à la géosmine a entraîné un arrêt de croissance de la radicule (Lee et al., 2014).

Par ailleurs, leur exposition à l'éthanol commercial et l'isopropanol commercial a induit des changements morphologiques indésirables (déformation et diminution de la taille des feuilles, réduction de leur concentration en chlorophylle), de même qu'une réduction de la croissance des racines des plantules traitées (Lee et al., 2014).

5.2. L'effet toxique des COVs sur les applicateurs

À côté de ces effets phytotoxiques, de nombreux COVs synthétiques tels que le benzène, le toluène, l'éthylbenzène et le xylène (BTEX) sont responsables aussi de graves risques pour la santé humaine, autant pour les agriculteurs que les consommateurs.

Selon l'Agence Américaine de la Protection de l'Environnement, les travailleurs exposés fréquemment à ces composants BTEX risquent d'avoir une irritation de la peau, une dépression du système nerveux central et des effets nocifs sur le système respiratoire. Une exposition à long terme au BTEX a pour conséquence une affection des systèmes rénaux, hépatiques et sanguins (BTEX Material Data Safety Sheet, 2009). D'après la même source, des études épidémiologiques sur les travailleurs exposés aux benzènes ont montré que ce COV est cancérogène pour les travailleurs exposés à des concentrations élevées dans les milieux de travail, présentant ainsi des taux de leucémie accrus (USEPA Air Toxics, 2009).

D'autres études ont montré que l'exposition au naphtalène, considéré comme COV appartenant aux hydrocarbures aromatiques polycycliques, provoque une anémie hémolytique (dégradation anormale des globules rouges) (Siegel & Wason, 1986) et à des lésions de la rétine (Amoore & Hautala, 1983).

À coté des hydrocarbures, il y a d'autres études qui se sont intéressées à l'effet des COVs alcooliques, parmi lesquelles celle d'Inamdar et al. (2012), montrant qu'une fois les cellules souches embryonnaires

humaines vivantes exposées au 1-octène-3-ol à 1 000 ppm, ces cellules meurent.

D'après Guinness et al. (2009), en raison de leur structure chimique, les COVs sont extrêmement résistants aux processus de décomposition naturelle et, une fois rejetés dans l'environnement, ils peuvent persister pendant des années, voire des décennies. Ils sont responsables de graves risques pour la santé humaine dont l'exposition peut se produire soit par ingestion (eau potable provenant de puits contaminés), soit par inhalation (exposition à l'eau contaminée par le biais d'une douche ou d'un lavage) (McGuinness & Dowling, 2009).

En conclusion, l'effet toxique des COVs demeure relatif et dépendant de plusieurs paramètres tels que la dose, l'origine, la nature chimique et le mode d'exploitation des COVs.

6. CONCLUSIONS

Dans cette revue de la littérature, nous avons voulu rassembler toutes les informations disponibles sur l'activité antifongique à médiation volatile des champignons. La littérature disponible sur les COVs émis par les champignons montre que leur diffusion conduit à l'arrêt de la croissance ou à la mort des champignons pathogènes. À cet effet, l'émission des COVs antifongiques apparaît comme une alternative prometteuse dans la lutte contre les phytopathogènes fongiques, indépendamment de leurs origines, de leurs doses et de leurs utilisations.

Pour prolonger cette synthèse, nous recommandons en premier lieu d'étudier en détail les techniques optimales de production d'inoculum dans le but de trouver des biofumigants permettant de remplacer les produits chimiques fongicides. En deuxième lieu, l'identification des molécules actives est nécessaire afin de fournir des indices sur d'éventuels mécanismes d'action. Une autre façon d'élucider ces mécanismes serait d'observer les changements qui se produisent au niveau de l'expression des gènes (transcriptomique) ou des protéines (protéomique) après exposition à des matières volatiles fongiques.

Remerciements

Les auteurs mentionnent que cette recherche n'a reçu aucun financement. Les auteurs voudraient remercier Dr Mourad Kaddes et Dr Imen Ben Taher pour leurs apports scientifiques.

Bibliographie

- Abrahim D., Braguini W.L., Kelmer-Bracht A.M. & Ishii-Iwamoto E.L., 2000. Effects of four monoterpenes on germination, primary root growth, and mitochondrial respiration of maize. *J. Chem. Ecol.*, **26**, 611-624.
- Ajith P. & Lakshmidhi N., 2010. Effect of volatile and non-volatile compounds from *Trichoderma* spp. against *Colletotrichum capsici* incitant of anthracnose on bell peppers. *Nat. Sci.*, **8**, 265-269.
- Al-Khalil A.S., 2010. Effects of arbuscular mycorrhization in sterile and non-sterile soils. *Trop. Life Sci. Res.*, **21**, 55.
- Amoore J.E. & Hautala E., 1983. Odor as an aid to chemical safety: odor thresholds compared with threshold limit values and volatilities for 214 industrial chemicals in air and water dilution. *J. Appl. Toxicol.*, **3**, 272-290, doi.org/10.1002/jat.2550030603
- Arimura G.-I., Shiojiri K. & Karban R., 2010. Acquired immunity to herbivory and allelopathy caused by airborne plant emissions. *Phytochemistry*, **71**, 1642-1649, doi.org/10.1016/j.phytochem.2010.06.021
- Berendsen R. et al., 2013. Effects of the mushroom-volatile 1-octen-3-ol on dry bubble disease. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, **97**, 5535-5543, doi.org/10.1007/s00253-013-4793-1
- Browning M. et al., 2006. Potential of butyric acid for control of soil-borne fungal pathogens and nematodes affecting strawberries. *Soil Biol. Biochem.*, **38**, 401-404, doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.05.020
- BTEX Material Data Safety Sheet. www.mathesontrigas.com/pdfs/msds/math0082.pdf, (July 3, 2009).
- Cernava T. et al., 2015. A novel assay for the detection of bioactive volatiles evaluated by screening of lichen-associated bacteria. *Front. Microbiol.*, **6**, doi.org/10.3389/fmicb.2015.00398
- Chami F. et al., 2005. Oregano and clove essential oils induce surface alteration of *Saccharomyces cerevisiae*. *Phytother. Res.*, **19**, 405-408, doi.org/10.1002/ptr.1528
- Chitarra G.S., Abbe T., Rombouts F.M. & Dijksterhuis J., 2005. 1-Octen-3-ol inhibits conidia germination of *Penicillium paneum* despite of mild effects on membrane permeability, respiration, intracellular pH, and changes the protein composition. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **54**, 67-75, doi.org/10.1016/j.femsec.2005.02.013
- Chuankun X., Minghe M., Leming Z. & Keqin Z., 2004. Soil volatile fungistasis and volatile fungistatic compounds. *Soil Biol. Biochem.*, **36**, 1997-2004, doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.07.020
- Corcuff R., Mercier J., Tweddell R. & Arul J., 2011. Effect of water activity on the production of volatile organic compounds by *Muscodorus albus* and their effect on three pathogens in stored potato. *Fungal Biol.*, **115**, 220-227, doi.org/10.1016/j.funbio.2010.12.005
- Daisy B. et al., 2002. *Muscodorus vitigenus* anam. sp. nov., an endophyte from *Paullinia paullinioides*. *Mycotaxon*, **84**, 39-50, doi.org/10.1364/ol.28.002067
- De Boer J.F. et al., 2003. Improved signal-to-noise ratio in spectral-domain compared with time-domain optical coherence tomography. *Opt. Lett.*, **28**, 2067-2069.

- De Moraes C.M., Mescher M.C. & Tumlinson J.H., 2001. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, **410**, 577-580, doi.org/10.1038/35069058
- Delory B.M., Delaplace P., du Jardin P. & Fauconnier M.-L., 2016. Barley (*Hordeum distichon* L.) roots synthesise volatile aldehydes with a strong age-dependent pattern and release (E)-non-2-enal and (E, Z)-nona-2, 6-dienal after mechanical injury. *Plant Physiol. Biochem.*, **104**, 134-145, doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.03.028
- Dobbs C.G. & Gash M.J., 1965. Microbial and residual mycostasis in soils. *Nature*, **207**, 1354-1356, doi.org/10.1038/2071354a0
- Dobbs C. & Hinson W., 1953. A widespread fungistasis in soils. *Nature*, **172**, 197-199, doi.org/10.1038/172197a0
- Dudareva N., Negre F., Nagegowda D.A. & Orlova I., 2006. Plant volatiles: recent advances and future perspectives. *Crit. Rev. Plant Sci.*, **25**, 417-440, doi.org/10.1080/07352680600899973
- Dudareva N., Klempien A., Muhlemann J.K. & Kaplan I., 2013. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytol.*, **198**, 16-32, doi.org/10.1111/nph.12145
- Effmert U., Kalderás J., Warnke R. & Piechulla B., 2012. Volatile mediated interactions between bacteria and fungi in the soil. *J. Chem. Ecol.*, **38**, 665-703, doi.org/10.1007/s10886-012-0135-5
- Evans H. et al., 2011. Volatile chemicals from leaf litter are associated with invasiveness of a neotropical weed in Asia. *Ecology*, **92**, 316-324, doi.org/10.1890/10-0400.1
- Ezra D. & Strobel G.A., 2003. Effect of substrate on the bioactivity of volatile antimicrobials produced by *Muscodor albus*. *Plant Sci.*, **165**, 1229-1238, doi.org/10.1016/s0168-9452(03)00330-3
- Fialho M.B. et al., 2010. Volatile organic compounds produced by *Saccharomyces cerevisiae* inhibit the *in vitro* development of *Guignardia citricarpa*, the causal agent of citrus black spot. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, **26**, 925-932, doi.org/10.1007/s11274-009-0255-4
- Fialho M.B., Ferreira L.F.R., Monteiro R.T.R. & Pascholati S.F., 2011a. Antimicrobial volatile organic compounds affect morphogenesis-related enzymes in *Guignardia citricarpa*, causal agent of citrus black spot. *Biocontrol Sci. Technol.*, **21**, 797-807, doi.org/10.1080/09583157.2011.580837
- Fialho M.B., Moraes M.H.D.d., Tremocoldi A.R. & Pascholati S.F., 2011b. Potential of antimicrobial volatile organic compounds to control *Sclerotinia sclerotiorum* in bean seeds. *Pesquisa Agropecuária Bras.*, **46**, 137-142, doi.org/10.1590/s0100-204x2011000200004
- Fiers M., Lognay G., Fauconnier M.-L. & Jijakli M.H., 2013. Volatile compound-mediated interactions between barley and pathogenic fungi in the soil. *PLoS One*, **8**, e66805, doi.org/10.1371/journal.pone.0066805
- Fisher M.C. et al., 2012. Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health. *Nature*, **484**, 186-194, doi.org/10.1038/nature10947
- Friedman M., Henika P.R. & Mandrell R.E., 2002. Bactericidal activities of plant essential oils and some of their isolated constituents against *Campylobacter jejuni*, *Escherichia coli*, *Listeria monocytogenes*, and *Salmonella enterica*. *J. Food Prot.*, **65**, 1545-1560, doi.org/10.4315/0362-028x-65.10.1545
- Goates B.J. & Mercier J., 2009. Effect of biofumigation with volatiles from *Muscodor albus* on the viability of *Tilletia* spp. teliospores. *Can. J. Microbiol.*, **55**, 203-206, doi.org/10.1139/w08-104
- Grimme E. et al., 2007. Comparison of *Muscodor albus* volatiles with a biorational mixture for control of seedling diseases of sugar beet and root-knot nematode on tomato. *Plant Dis.*, **91**, 220-225, doi.org/10.1094/pdis-91-2-0220
- Hammer K., Carson C. & Riley T., 2003. Antifungal activity of the components of *Melaleuca alternifolia* (tea tree) oil. *J. Appl. Microbiol.*, **95**, 853-860, doi.org/10.1046/j.1365-2672.2003.02059.x
- He H., Song Q., Wang Y. & Yu S., 2014. Phytotoxic effects of volatile organic compounds in soil water taken from a *Eucalyptus urophylla* plantation. *Plant Soil*, **377**, 203-215, doi.org/10.1007/s11104-013-1989-1
- Hora T., Baker R. & Griffin G., 1977. Experimental evaluation of hypotheses explaining the nature of soil fungistasis. *Phytopathology*, **67**, 373-379, doi.org/10.1094/phyto-67-373
- Hornby J.M. & Nickerson K.W., 2004. Enhanced production of farnesol by *Candida albicans* treated with four azoles. *Antimicrob. Agents Chemother.*, **48**, 2305-2307, doi.org/10.1128/aac.48.6.2305-2307.2004
- Hutchings M.L., Hiller D.A., Berro J. & Strobel S.A., 2017. Mycofumigation through production of the volatile DNA methylating agent N-methyl-N-nitrosoisobutyramide by fungi in the genus *Muscodor*. *J. Biol. Chem.*, **292**, 7358-7371, doi.org/10.1074/jbc.m117.779009
- Inamdar A.A., Moore J.C., Cohen R.I. & Bennett J.W., 2012. A model to evaluate the cytotoxicity of the fungal volatile organic compound 1-octen-3-ol in human embryonic stem cells. *Mycopathologia*, **173**, 13-20, doi.org/10.1007/s11046-011-9457-z
- Jimenez J.I., Margolis J.S., Baird J.K. & Lego S.F., 2012. Compounds derived from *Muscodor* fungi. Google Patents US 2012/0058058 A1 Mar. 8, 2012
- Kaddes A. et al., 2016. Volatile Organic Compounds: a new tool to control barley pathogens? *Molecules*, **21**(9), 1124
- Kaddes A. et al., 2019. Antifungal properties of two volatile organic compounds on barley pathogens and introduction to their mechanism of action. *Int. J. Environ. Res. Public Health*, **16**, 2866, doi.org/10.3390/ijerph16162866
- Koitabashi M., Kajitani Y. & Hirashima K., 2004. Antifungal substances produced by fungal strain Kyu-W63 from wheat leaf and its taxonomic position. *J. Gen. Plant*

- Pathol.*, **70**, 124-130, doi.org/10.1007/s10327-003-0095-2
- Lacey L. et al., 2009. Efficacy of the biofumigant fungus *Muscodorum albus* (Ascomycota: Xylariales) for control of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in simulated storage conditions. *J. Econ. Entomol.*, **102**, 43-49, doi.org/10.1603/029.102.0107
- Lee S. et al., 2009. Mycofumigation with *Oxyporus latemarginatus* EF069 for control of postharvest apple decay and *Rhizoctonia* root rot on moth orchid. *J. Appl. Microbiol.*, **106**, 1213-1219, doi.org/10.1111/j.1365-2672.2008.04087.x
- Lee S. et al., 2014. *Arabidopsis thaliana* for testing the phytotoxicity of volatile organic compounds. *Plant Growth Regul.*, **74**, 177-186, doi.org/10.1007/s10725-014-9909-9
- Lemfack M.C. et al., 2017. mVOC 2.0: a database of microbial volatiles. *Nucleic Acids Res.*, **46**, D1261-D1265, doi.org/10.1093/nar/gkx1016
- Li Q. et al., 2015. Biofumigation on post-harvest diseases of fruits using a new volatile-producing fungus of *Ceratostysis fimbriata*. *PLoS One*, **10**, e0132009, doi.org/10.1371/journal.pone.0132009
- Lockwood J., 1977. Fungistasis in soils. *Biol. Rev.*, **52**, 1-43, doi.org/10.1111/j.1469-185x.1977.tb01344.x
- Lockwood W. & Langston Jr L., 1964. A reliable and easily sectioned epoxy embedding medium. *Anat. Rec.*, **150**, 129-139, doi.org/10.1002/ar.1091500204
- Malmierca M.G. et al., 2012. Involvement of *Trichoderma trichotheccenes* in the biocontrol activity and in the induction of plant defense related genes. *Appl. Environ. Microbiol.*, **78**, 4856-4868, doi.org/10.1128/aem.00385-12
- Malmierca M.G. et al., 2015. Production of trichodiene by *Trichoderma harzianum* alters the perception of this biocontrol strain by plants and antagonized fungi. *Environ. Microbiol.*, **17**, 2628-2646, doi.org/10.1111/1462-2920.12506
- McGuinness M. & Dowling D., 2009. Plant-associated bacterial degradation of toxic organic compounds in soil. *Int. J. Environ. Res. Public Health*, **6**, 2226-2247.
- Mercier J. & Jiménez J.I., 2004. Control of fungal decay of apples and peaches by the biofumigant fungus *Muscodorum albus*. *Postharvest Biol. Technol.*, **31**, 1-8, doi.org/10.1016/j.postharvbio.2003.08.004
- Mercier J. & Smilanick J., 2005. Control of green mold and sour rot of stored lemon by biofumigation with *Muscodorum albus*. *Biol. Control*, **32**, 401-407, doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.12.002
- Mercier J., Jiménez-Santamaría J.I. & Tamez-Guerra P., 2007. Development of the volatile-producing fungus *Muscodorum albus* Worapong, Strobel, and Hess as a novel antimicrobial biofumigant. *Rev. Mex. Fitopatología*, **25**, 173-179.
- Meshram V., Kapoor N. & Saxena S., 2013. *Muscodorum kashayum* sp. nov. – a new volatile anti-microbial producing endophytic fungus. *Mycology*, **4**, 196-204, doi.org/10.1080/21501203.2013.877990
- Minardi D., Bossi S., Gullino M.L. & Garibaldi A., 2009. Volatile organic compounds: a potential direct long-distance mechanism for antagonistic action of *Fusarium oxysporum* strain MSA 35. *Environ. Microbiol.*, **11**, 844-854, doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01805.x
- Morath S.U., Hung R. & Bennett J.W., 2012. Fungal volatile organic compounds: a review with emphasis on their biotechnological potential. *Fungal Biol. Rev.*, **26**, 73-83, doi.org/10.1016/j.fbr.2012.07.001
- Morgenstern R.D., 2014. *Economic analyses at EPA: assessing regulatory impact*. New York, NY, USA: Routledge, doi.org/10.4324/9781315060682
- Muller W.H., 1965. Volatile materials produced by *Salvia leucophylla*: effects on seedling growth and soil bacteria. *Bot. Gazette*, **126**, 195-200, doi.org/10.1086/336319
- Ogura T., Sunairi M. & Nakajima M., 2000. 2-Methylisoborneol and geosmin, the main sources of soil odor, inhibit the germination of Brassicaceae seeds. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **46**, 217-227.
- Peñuelas J. et al., 2014. Biogenic volatile emissions from the soil. *Plant Cell Environ.*, **37**, 1866-1891, doi.org/10.1111/pce.12340
- Polizzi V. et al., 2011. Autoregulatory properties of (+)-thujopsene and influence of environmental conditions on its production by *Penicillium decumbens*. *Microb. Ecol.*, **62**, 838-852, doi.org/10.1007/s00248-011-9905-9
- Quimby Jr P., Zidack N., Boyette C. & Grey W., 1999. A simple method for stabilizing and granulating fungi. *Biocontrol Sci. Technol.*, **9**, 5-8, doi.org/10.1080/09583159929857
- Reinhard J., Srinivasan M.V. & Zhang S., 2004. Olfaction: scent-triggered navigation in honeybees. *Nature*, **427**, 411, doi.org/10.1038/427411a
- Romine M. & Baker R., 1973. Soil fungistasis: evidence for an inhibitory factor. *Phytopathology*, **63**, 756.
- Saxena S., Meshram V. & Kapoor N., 2014. *Muscodorum darjeelingensis*, a new endophytic fungus of *Cinnamomum camphora* collected from northeastern Himalayas. *Sydowia*, **66**, 55-67.
- Schalchli H. et al., 2011. Antifungal activity of volatile metabolites emitted by mycelial cultures of saprophytic fungi. *Chem. Ecol.*, **27**, 503-513, doi.org/10.1080/02757540.2011.596832
- Schüepp H. & Frei E., 1969. Soil fungistasis with respect to pH and profile. *Can. J. Microbiol.*, **15**, 1273-1279, doi.org/10.1139/m69-231
- Semighini C.P. et al., 2006. Farnesol-induced apoptosis in *Aspergillus nidulans* reveals a possible mechanism for antagonistic interactions between fungi. *Mol. Microbiol.*, **59**, 753-764, doi.org/10.1111/j.1365-2958.2005.04976.x
- Siegel E. & Wason S., 1986. Mothball toxicity. *Pediatr. Clinics of North Am.*, **33**, 369-374, doi.org/10.1016/s0031-3955(16)35007-6

- Singh S.K. et al., 2011. An endophytic *Phomopsis* sp. possessing bioactivity and fuel potential with its volatile organic compounds. *Microb. Ecol.*, **61**, 729-739, doi.org/10.1007/s00248-011-9818-7
- Stinson A., Zidack N., Strobel G. & Jacobsen B., 2003a. Mycofumigation with *Muscodorum albus* and *Muscodorum roseus* for control of seedling diseases of sugar beet and *Verticillium* wilt of eggplant. *Plant Dis.*, **87**, 1349-1354, doi.org/10.1094/pdis.2003.87.11.1349
- Stinson M. et al., 2003b. An endophytic *Gliocladium* sp. of *Eucryphia cordifolia* producing selective volatile antimicrobial compounds. *Plant Sci.*, **165**, 913-922, doi.org/10.1016/s0168-9452(03)00299-1
- Strobel G., Dirkse E., Sears J. & Markworth C., 2001. Volatile antimicrobials from *Muscodorum albus*, a novel endophytic fungus. *Microbiology*, **147**, 2943-2950, doi.org/10.1099/00221287-147-11-2943
- Strobel G. et al., 2008. Synergism among volatile organic compounds resulting in increased antibiosis in *Oidium* sp. *FEMS Microbiol. Lett.*, **283**, 140-145.
- Strobel G., Manker D.C. & Mercier J., 2010. *Endophytic fungi and methods of use*. Google Patents.
- Strobel G. et al., 2011. An endophytic/pathogenic *Phoma* sp. from creosote bush producing biologically active volatile compounds having fuel potential. *FEMS Microbiol. Lett.*, **320**, 87-94, doi.org/10.1111/j.1574-6968.2011.02297.x
- Suwannarach N. et al., 2013a. Molecular and morphological evidence support four new species in the genus *Muscodorum* from northern Thailand. *Ann. Microbiol.*, **63**, 1341-1351, doi.org/10.1007/s13213-012-0593-6
- Suwannarach N. et al., 2013b. Biofumigation with the endophytic fungus *Nodulisporium* spp. CMU-UPE34 to control postharvest decay of citrus fruit. *Crop Prot.*, **45**, 63-70, doi.org/10.1016/j.cropro.2012.11.015
- Suwannarach N. et al., 2016. Evaluation of *Muscodorum suthepensis* strain CMU-Cib462 as a postharvest biofumigant for tangerine fruit rot caused by *Penicillium digitatum*. *J. Sci. Food Agric.*, **96**, 339-345, doi.org/10.1002/jsfa.7099
- Syed R.U.H. & Geary B., 2013. An endophytic *Nodulisporium* sp. from Central America producing volatile organic compounds with both biological and fuel potential. *J. Microbiol. Biotechnol.*, **23**, 29-35, doi.org/10.4014/jmb.1208.04062
- Thakore Y., 2006. The biopesticide market for global agricultural use. *Ind. Biotechnol.*, **2**, 194-208, doi.org/10.1089/ind.2006.2.194
- Tomsheck A.R. et al., 2010. *Hypoxyylon* sp., an endophyte of *Persea indica*, producing 1,8-cineole and other bioactive volatiles with fuel potential. *Microb. Ecol.*, **60**, 903-914, doi.org/10.1007/s00248-010-9759-6
- USEPA Air Toxics Web Site. www.epa.gov/sites/production/files/2016-09/documents/benzene.pdf, (March 13, 2020).
- Watson A.G. & Ford E.J., 1972. Soil fungistasis--a reappraisal. *Annu. Rev. Phytopathol.*, **10**, 327-346, doi.org/10.1146/annurev.py.10.090172.001551
- Wheatley R., 2002. The consequences of volatile organic compound mediated bacterial and fungal interactions. *Antonie Van Leeuwenhoek*, **81**, 357-364.
- Worapong J. & Strobel G.A., 2009. Biocontrol of a root rot of kale by *Muscodorum albus* strain MFC2. *BioControl*, **54**, 301-306, doi.org/10.1007/s10526-008-9175-8
- Yu D. et al., 2015. Antifungal modes of action of tea tree oil and its two characteristic components against *Botrytis cinerea*. *J. Appl. Microbiol.*, **119**, 1253-1262, doi.org/10.1111/jam.12939
- Zhang F., Yang X., Ran W. & Shen Q., 2014a. *Fusarium oxysporum* induces the production of proteins and volatile organic compounds by *Trichoderma harzianum* T-E5. *FEMS Microbiol. Lett.*, **359**, 116-123, doi.org/10.1111/1574-6968.12582.
- Zhang Q. et al., 2014b. Diversity and biocontrol potential of endophytic fungi in *Brassica napus*. *Biol. Control*, **72**, 98-108, doi.org/10.1016/j.bioc.2014.02.018
- Zhang Q. et al., 2015. Production of anti-fungal volatiles by non-pathogenic *Fusarium oxysporum* and its efficacy in suppression of *Verticillium* wilt of cotton. *Plant Soil*, **392**, 101-114, doi.org/10.1007/s11104-015-2448-y
- Zhao J. et al., 2010. Antimicrobial metabolites from the endophytic fungus *Pichia guilliermondii* isolated from *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*. *Molecules*, **15**, 7961-7970, doi.org/10.3390/molecules15117961
- Zou C.-S. et al., 2007. Possible contributions of volatile-producing bacteria to soil fungistasis. *Soil Biol. Biochem.*, **39**, 2371-2379, doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.04.009