

# La Reproduction Sexuée chez les *Phytophthora* hétérothalliques.

## Ses voies et quelques-unes de ses conséquences génétiques

Bernard BOCCAS

Laboratoire de Phytopathologie,  
ORSTOM, B.P. 181,  
Brazzaville, République Populaire du Congo

### RÉSUMÉ

L'auteur fait le point des connaissances actuelles sur la reproduction sexuée chez les *Phytophthora* hétérothalliques. Ces espèces sont bisexuées et deux mécanismes règlent leur reproduction : un système de régulation à facteurs multiples et alternés et un système de compatibilité génétique à deux groupes. Les *Phytophthora* peuvent se reproduire sexuellement au cours de croisement intraspécifiques, de croisements interspécifiques ou par autofécondation induite. Les conséquences génétiques de ces trois possibilités sur l'évolution des souches dans la nature sont examinées.

### ABSTRACT

The author reviews the knowledges on Sexual Reproduction in heterothallic *Phytophthora* species. These species are bisexual and two different mechanisms regulate the sexual process : a multiple alternate sexual factors system and a two groups genetical compatibility system. Sexual Reproduction can occur through intraspecific or interspecific matings or through self fertilization. Genetical consequences of these possibilities are discussed.

Au cours des dernières années de très nombreuses études ont été consacrées aux différents aspects, morphologiques, physiologiques et génétiques de la reproduction sexuée chez les *Phytophthora*. Ces travaux ont permis d'acquérir de multiples connaissances sur la nature de la sexualité du parasite, sur l'homothallisme et l'hétérothallisme, sur le cycle caryologique et sur les différentes voies que le champignon utilise pour accomplir cette phase de son cycle. Plusieurs problèmes restent encore à résoudre mais le temps est maintenant venu d'envisager les conséquences du phénomène sur la variation et l'adaptation des espèces. C'est ce que nous tentons de faire, succinctement, dans cet article.

Suivant leur aptitude à produire des oospores en culture pure les espèces du genre *Phytophthora* sont clas-

sées en deux catégories. La première comprend les espèces homothalliques qui forment des zygotes rapidement et en abondance en culture pure. La seconde rassemble les espèces qui ne produisent pas, ou rarement, d'oospores en culture pure, mais en forment en abondance lorsque deux souches complémentaires sont mises en présence l'une de l'autre. Ces espèces sont réputées hétérothalliques.

Les travaux de Galindo et Gallegly (1960), après ceux de Stamps (1953) de Kouyeas (1953) et d'Apple (1) ont montré que tout isolat de *Phytophthora* est potentiellement bisexué, capable de produire des organes mâles et femelles. Suivant les croisements, les isolats des espèces hétérothalliques manifestent cependant des tendances variables et plus ou moins marquées à se comporter en souche mâle ou en souche femelle, chacun d'entre eux restant néanmoins capable de différencier en proportions variables au sein de chaque croisement, les deux types d'organes : oogones et anthéridies.

Ainsi Galindo et Gallegly (1960) puis Huugenin (1973) examinant respectivement les tendances sexuelles de diverses souches du *P. infestans* et du *P. palmivora*, ont-ils pu établir un classement de ces isolats en fonction de leur aptitude à former des organes mâles ou des organes femelles. La classification est linéaire : à l'extrémité de chaque série se situent les isolats dont la tendance mâle est très affirmée et qui, au sein des croisements, fournissent la majorité des anthéridies; à l'autre extrémité se trouvent les souches « femelles » qui différencient surtout ou uniquement des oogones; entre ces extrêmes se répartissent les isolats « hermaphrodites », sans tendance marquée, et capables de former les deux types d'organes dans des proportions qui varient en fonction de la nature de la souche qui leur est confrontée.

L'hétérothallisme chez les *Phytophthora* n'est donc pas simplement morphologique (comme c'est le cas chez *Achlya*) et il est aujourd'hui généralement admis que les types complémentaires correspondent chez les

*Phytophthora* à de véritables types de compatibilité génétique et non pas seulement à des types sexuels morphologiques.

Tous les isolats des espèces hétérothalliques se répartissent dans les groupes de compatibilité définis par Gallegly et Galindo (1958) chez le *P. infestans*. Ces groupes sont conventionnellement désignés par les symboles A1 et A2. La compatibilité est indépendante de l'espèce et tout croisement entre un isolat de type A1 et un isolat de type A2 produit en principe des oospores, quelle que soit la position taxonomique de chacun des deux confrontants. Le nombre d'oospores formées, et parmi celles-ci, la proportion de zygotes morphologiquement bien constitués, reflètent en première analyse le niveau de fertilité du croisement. En règle générale la fertilité des croisements intraspécifiques, est plus grande que celle des croisements interspécifiques, surtout lorsque, chez ces derniers, les espèces confrontées sont morphologiquement bien distinctes. Il existe cependant des exceptions à cette règle et, à la limite, on peut trouver de très nombreuses combinaisons stériles entre des souches théoriquement compatibles, parfois même au sein de la même espèce : cela indique qu'au-delà du système de compatibilité A1-A2, interviennent d'autres facteurs génétiques déterminant la plus ou moins grande homologie des génomes.

Deux systèmes de régulations coordonnent donc la reproduction sexuée chez les *Phytophthora*. Le premier se manifeste par l'expression de tendances sexuelles relatives, variables en fonction des isolats et des croisements. Ce système de régulation à « facteurs sexuels multiples et alternés » selon Raper (1966), règle la sexualité de l'ensemble du groupe des Phycomycètes biflagellés. Le second système est plus spécifique du genre *Phytophthora*, il fait intervenir un mécanisme de compatibilité génétique. Les études récentes sur l'hérédité de ce caractère indiquent qu'il pourrait être placé sous un déterminisme polygénique complexe (Boccas et Zentmyer, 1967; Khaki Ikram et Shaw, 1974, Romero et Etwin, 1969; Satour et Butler, 1968; Timmer *et al.*, 1970).

La bisexualité intrinsèque des *Phytophthora* qui s'exprime sans entrave chez les espèces homothalliques est inhibée (ou réprimée) chez les espèces hétérothalliques. L'efficacité de l'inhibition (ou de la répression) des chaînes métaboliques aboutissant à la différenciation des gamétocystes, n'est pas identique chez toutes les espèces. Certaines d'entre elles, bien que considérées comme hétérothalliques, forment parfois en cultures pures sénescentes des oospores viables : c'est le cas notamment du *P. parasitica* et plus rarement du *P. palmivora* (Brasier 1972, Savage *et al.* 1968). La force de l'inhibition de la gamétogénèse chez les espèces hétérothalliques n'est pas non plus la même chez les souches de type A1 et celles de type A2. Chez ces dernières l'inhibition est plus fragile, plus facilement

réversible. Il est en effet connu que de très nombreux isolats hétérothalliques de type A2 appartenant à différentes espèces produisent des oospores en culture pure sous l'effet de diverses stimulations : le *P. cinnamomi* en forme lorsqu'il est cultivé en présence d'extrait de racines d'avocatier (Zentmyer, 1952), le *P. palmivora* en présence d'un autre champignon du sol : le *Trichoderma viride* (Brasier, 1972), le *P. capsici* en présence d'une substance fongicide : le chloronebe (Noon et Hickman, 1974). Certaines souches peuvent en outre différencier des oospores en réaction à un traumatisme mycélien d'origine mécanique. Aucune stimulation comparable n'a jusque là pu être mise en évidence chez les isolats de type A1. Il apparaît aujourd'hui très vraisemblable que l'induction de l'autofécondation chez les espèces hétérothalliques par des stimuli exogènes est un phénomène fréquent dans la nature, et l'on peut raisonnablement penser que de nouveaux mécanismes de stimulation seront mis en évidence.

La rencontre de souches compatibles n'est donc pas indispensable à la réalisation de la reproduction sexuée des espèces hétérothalliques. Le parasite dispose ainsi de plusieurs voies pour accomplir cette importante étape de son cycle : la voie des croisements intraspécifiques, celles des croisements interspécifiques et celle de l'autofécondation induite.

Cette constatation, qui suggère que l'intervention de la phase sexuée dans le cycle naturel du parasite est vraisemblablement plus fréquente qu'on ne l'imaginait jusque là, conduit à s'interroger sur l'incidence réelle du phénomène sur la variabilité et l'adaptabilité des *Phytophthora* dans la nature.

L'absence de données sur la génétique des populations du parasite ne permet pas de répondre de façon directe à cette interrogation. Aussi, les éléments de réponse que nous allons tenter de formuler ont-ils un caractère spéculatif, bien qu'ils soient fondés sur les résultats d'études cytologiques et génétiques récentes portant sur différentes espèces du genre (Boccas 1972, Boccas 1973, Boccas et Zentmyer 1975, Huguenin et Boccas 1970, Khaki Ikram et Shaw 1974, Sansome 1965, Satour et Butler 1968, Shaw et Khaki 1971, Timmer *et al.*, 1970).

Ces études ont apporté deux types d'informations. En premier lieu, elles ont mis en évidence dans la descendance de croisements *in vitro* des recombinaisons génétiques pour les caractères morphologiques, physiologiques et pathogéniques, démontrant ainsi que la reproduction sexuée est, chez les *Phytophthora* comme chez les autres organismes, une importante source de variabilité (Boccas 1972, Galindo et Zentmyer 1967, Khaki et Shaw 1974, Romero et Erwin 1969, Satour et Butler 1968, Timmer *et al.* 1970). En second lieu, et c'est là le plus important, elles ont conduit la majorité des auteurs, après Sansome (1965), à considérer que le

cycle caryologique des Pythiacées est essentiellement diploïde avec une haplophase se réduisant aux seuls gamétocystes (cycle diplobiontique).

La première conséquence théorique de cette probable diploïdie des *Phytophthora* est que le parasite bénéficie vraisemblablement d'une adaptabilité supérieure à celle des autres champignons phytopathogènes à cycle végétatif haploïde. L'adaptabilité d'un organisme, que nous définirons comme son aptitude à répondre à tout changement de la pression sélective de l'environnement par un ajustement phénotypique adéquat, dépend, en effet, de la capacité du génome à mettre en fonction des voies métaboliques nouvelles imposées par les nouvelles conditions d'environnement. Il est logique de penser que, pour cela, les ressources d'un génome diploïde sont plus diverses que celles d'un génome haploïde et qu'en conséquence ses facultés d'adaptation seront plus étendues.

Dans un génome haploïde en effet, chaque gène n'est représenté que par un seul allèle et tout changement du caractère phénotypique correspondant implique une modification du génotype, ce qui restreint les possibilités d'adaptation de l'organisme. Chez un tel organisme tout événement intéressant le génome, toute mutation, peuvent en outre se traduire sans délai par l'apparition d'un phénotype nouveau qui court le risque d'être contresélectionné et éliminé si ses caractéristiques sont défavorisantes.

Un génome diploïde, au contraire, peut mettre en réserve sous forme hétérozygote des potentialités génétiques originales, qu'elles soient introduites par mutation ou par hybridation, pour éventuellement les exprimer en réponse à une modification de la pression sélective du milieu. Un génome diploïde possède de ce fait un « pouvoir tampon » et une « mémoire » qui n'existent pas chez un organisme haploïde. En cumulant les potentialités génétiques nouvelles un génome diploïde peut en outre atteindre des taux d'hétérozygotie élevés, et, si comme cela est probable (Shaw et Khaki 1971, Stephenson, Erwin et Leary 1974), il existe un cycle parasexuel chez les *Phytophthora*, les noyaux hétérozygotes ainsi formés peuvent eux mêmes subir directement la recombinaison mitotique intrachromosomique génératrice de réassortiments géniques et d'hétérocaryose.

L'aboutissement de ces différents mécanismes doit être d'accroître l'hétérosisme des souches naturelles du parasite, et il est logique de penser que la pression de sélection s'exerce vraisemblablement chez les *Phytophthora* sur une base génétique plus large et plus diversifiées que chez d'autres champignons pathogènes à cycle végétatif haploïde. Des résultats récents tendent à confirmer cette hypothèse en montrant que les souches sauvages de différentes espèces sont souvent

hétérozygotes et parfois hétérocaryotiques (Boccas 1972, Boccas et Zentmyer 1975).

Dans cette optique le rôle essentiel de la reproduction sexuée chez les *Phytophthora* sera précisément d'accroître dans des proportions considérables la diversité des génotypes soumis au crible de la sélection naturelle par suite du croisement et de la recombinaison de génomes aux potentialités différentes. La diversité phénotypique et l'hétérosisme des descendants issus de la reproduction sexuée seront d'autant plus grands que les souches confrontées auront des caractéristiques génétiques plus différentes.

Ainsi, lorsqu'un croisement intraspécifique survient dans une population géographique étroitement inféodée à un hôte et vivant dans un environnement dont les composantes varient peu, on peut s'attendre à ce que les recombinaisons éventuelles portent sur un pool génique restreint et déjà homogénéisé par la spécialisation parasitaire. Nous prendrons pour illustrer ce cas l'exemple de la population de souches parasitant la cacaoyère au Cameroun (Huguenin et Boccas 1971). Cette population est caractérisée par une faible diversité phénotypique, par la coexistence géographique des deux types de compatibilité, et par une très étroite spécialisation parasitaire. Cette population vit en équilibre dans un milieu écologique « tamponné » (la cacaoyère) qui applique sur le parasite une pression sélective dont les facteurs sont relativement constants. La sélection stabilisatrice qui en résulte tend vraisemblablement à éliminer les types pathogéniques extrêmes qui peuvent surgir de la reproduction sexuée du parasite dont, rappelons le, le pouvoir pathogène est probablement déterminé par une série de gènes à effet cumulatif (agressivité). L'élimination des souches trop ou trop peu agressives, qui s'écartent trop du pathotype moyen, maintient l'agressivité du parasite à un niveau élevé mais compatible avec l'équilibre établi entre sa survie et celle de l'hôte. Ce mécanisme d'ailleurs ne réduit en rien la capacité de variation et d'adaptation du parasite dans le cas où le sens de la pression de sélection serait modifié, ce qui peut être provoqué par exemple par l'introduction d'une nouvelle variété de cacaoyer.

Les recombinaisons génétiques dans un croisement intraspécifique portent parfois sur un pool génique plus diversifié que dans l'exemple précédent. Ainsi, les populations de souches du *P. palmivora* et du *P. nicotianae* qui parasitent les plantes annuelles sont en général phénotypiquement hétérogènes. Ces souches, contrairement à celles que l'on isole du cacaoyer, manifestent souvent un spectre parasitaire étendu et apparaissent de ce fait douées d'une grande mobilité parasitaire potentielle (capables de changer fréquemment d'hôte). Lorsqu'un croisement survient entre deux souches de ce type ou entre une souche polyphage et un isolat plus spécialisé, la descendance présente alors

toute une gamme de clones associant dans des proportions variables les aptitudes pathogéniques des deux parents : cela a été démontré chez *P. palmivora* lors du croisement entre une souche à large spectre isolée de l'aubergine et un isolat étroitement inféodé au cacaoyer (Boccas, 1973).

La diversification phénotypique consécutive aux croisements intraspécifiques peut évidemment concerner d'autres caractères que le pouvoir pathogène. La morphologie est souvent affectée et les phénotypes exprimés dans la descendance sortent parfois des limites biométriques de l'espèce. Satour et Butler ont ainsi trouvé parmi les descendants d'un croisement entre isolats du *P. capsici* des souches indistinguables du *P. parasitica* et du *P. palmivora* (Satour et Butler, 1968).

Lorsque dans la nature se produit un croisement entre des souches possédant un spectre parasitaire étendu et vivant sur une population hétérogène et variable de plantes annuelles, on peut s'attendre à ce que la sélection, contrairement à ce qui se passe dans la cacaoyère, favorise parmi les descendants l'essor des types pathogéniques les plus agressifs et les plus diversifiés ; ceux qui sont à la fois doués d'une grande mobilité parasitaire et aptes à survivre longtemps en phase saprophytique.

Les rencontres entre souches d'espèces différentes peuvent aboutir à deux sortes de résultats. Dans le premier cas, si les souches confrontées appartiennent à des espèces proches comme par exemple les espèces du second groupe taxonomique de Waterhouse (*P. parasitica*, *P. palmivora*, *P. capsici*), il semble que le croisement puisse parfois aboutir à une véritable hybridation interspécifique (Boccas, résultats non publiés), et l'amplitude des variations morphologiques, physiologiques et pathogéniques chez les hybrides recouvrira les potentialités des espèces parentales. Le second cas est celui du croisement entre souches appartenant à des espèces taxonomiquement éloignées. Les résultats récents (Boccas et Zentmyer, 1975), que nous avons obtenus dans le croisement entre différents isolats du *P. parasitica* et du *P. cinnamomi* tendent à indiquer que ces espèces ne sont pas capables de s'hybrider. Leur croisement produit deux types d'oospores : les oospores hybrides résultant de la fusion de gamétocystes des deux espèces, et des oospores formées par l'autofécondation de chacune des souches parentales. Dans les croisements étudiés, les oospores hybrides, les plus nombreuses ont avorté par la suite de diverses malformations vraisemblablement révélatrices d'un manque d'homologie entre les génomes confrontés. Seul un petit nombre d'oospores autofécondées a germé et produit des descendants viables. Dans l'un des croisements, tous les descendants issus de ces oospores autofécondées étaient identiques aux parents pour tous les caractères testés : morphologie du thalle et des sporo-

cystes, température cardinale de croissance, type de compatibilité et pathogénie. Dans l'autre croisement, la descendance était phénotypiquement très hétérogène pour tous les caractères précédents et notamment pour les caractéristiques pathogéniques. Cette hétérogénéité fut, en première analyse, interprétée comme un indice d'hybridation interspécifique. Cette hypothèse toutefois ne fut pas confirmée par la comparaison de la composition en protéines solubles des divers descendants. Le spectre protéique de ces souches, déterminé par électrophorèse sur gel d'acrylamide, révéla que tous les descendants étaient de type parental pour ce qui concerne les protéines constitutives. Aucun indice de recombinaison entre les deux espèces ne pu être mis en évidence. Ce fait et d'autres indications (Boccas et Zentmyer, 1975) nous conduisit à conclure d'une part que l'hybridation ne s'était pas réalisée entre le *P. parasitica* et le *P. cinnamomi*, et que d'autre part l'hétérogénéité de la descendance pour les caractères polygéniques examinés était due à des réassortiments géniques à l'intérieur d'un génome fortement hétérozygote.

Ces deux derniers exemples illustrent d'ailleurs assez bien ce que l'on peut attendre de l'autofécondation chez les *Phytophthora*. Ce phénomène, qui constitue pour le parasite la troisième voie possible pour accomplir son cycle sexuel, peut aboutir à une descendance homogène si la souche autofécondée est homozygote et homocaryotique ou à une descendance très hétérogène si la souche est hétérozygote ou hétérocaryotique.

Dans cette dernière hypothèse, le sort des souches nouvelles sera, comme dans les cas précédents, déterminé par le jeu de la sélection naturelle, et la diversité des souches appelées à survivre sera directement fonction de l'hétérogénéité du milieu dans lequel elles auront été sélectionnées.

Les différentes possibilités dont dispose les *Phytophthora* pour se reproduire par voie sexuelle conduisent à penser que la phase sexuée du cycle est probablement plus fréquente dans les populations naturelles du parasite qu'on ne l'imaginait jusque là. La reproduction sexuée offre aux *Phytophthora* un mode potentiel de variation certainement plus rapide et plus efficace que les autres voies dont il dispose : la mutabilité et la parasexualité. Le brassage génétique, amplifié par l'état diploïde, qui résulte du phénomène sexuel est capable d'entretenir un certain « courant génique » au sein des population isolées par leur spécialisation parasitaire (Huguenin, Boccas et Kohler, 1975), et d'assurer par l'intermédiaire de souches plus mobiles (Huguenin, Boccas et Kohler, 1975), des échanges de matériel génétique entre diverses populations voire différentes espèces. A ce titre, la reproduction sexuée peut être considérée comme un facteur d'évolution important dont le rôle naturel pourrait être de contrebalancer les mécanismes d'isolement et de spéciation à l'intérieur du genre *Phytophthora*.

## BIBLIOGRAPHIE

- APPLE (J.L.). 1959. — Sexuality of *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae*. *Phytopathology*, 49 : 37-43.
- BOCCAS (B.). 1972. — Contribution à l'étude du cycle chez les *Phytophthora*. *C.R. Acad. Sc. Paris* 275 B : 663-666.
- BOCCAS (B.). 1973. — Observations préliminaires sur l'hérédité du pouvoir pathogène chez le *P. palmivora* (Butl). *Bull. Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 20 : 51-55.
- BOCCAS (B.), ZENTMYER (G.A.). 1975. — Genetical studies with interspecific crosses between *P. cinnamomi* Rands and *P. parasitica* Dast. *Phytopathology* (Sous presse.)
- BRASIER (C.M.). 1972. — Observations on the sexual mechanism in *Phytophthora palmivora* and related species. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 58 : 237-251.
- GALINDO (A.J.), GALLEGLY (M.E.). 1960. — The nature of sexuality in *Phytophthora infestans*. *Phytopathology*, 50 : 123-128.
- GALINDO (J.A.), ZENTMYER (G.A.). 1967. — Genetical and cytological studies of *Phytophthora* strains pathogenic to pepper plants. *Phytopathology*, 57 : 1300-1304.
- GALLEGLY (M.E.), GALINDO (J.). 1958. — Mating types and oospores of *P. infestans*. *Phytopathology*, 48 : 276-277.
- HUGUENIN (B.), BOCCAS (B.). 1970. — Etude de la Caryocinèse chez le *P. parasitica* Dast. *C.R. Acad. Sc. Paris*. 271, pp. 660-663.
- HUGUENIN (B.), BOCCAS (B.). 1971. — Distribution des signes de compatibilité du *P. palmivora* (Butl). *Bull. parasite du cacaoyer en République Fédérale du Cameroun. Rapport de mission. Document ORSTOM, multigr.*
- HUGUENIN (B.). 1973. — Application de la technique du marquage fluorescent à la détermination du comportement sexuel du *Phytophthora palmivora*. *Cah. ORSTOM - sér. Biol.* n° 20 : 59-61.
- HUGUENIN (B.), BOCCAS (B.), KOHLER (F.). 1975. — Les problèmes de structure de Population chez les *Phytophthora* vus à travers les réactions d'une gamme d'hôtes différentiels. Troisième réunion du sous groupe travail Afrique sur le *P. palmivora*.
- KHAKI (A.), IKRAM, SHAW (D.S.). 1974. — The inheritance of drug resistance and compatibility type in *Phytophthora infestans*. *Genet. Res. Camb.* 23 : 75-86.
- KOUYEAS (V.). 1953. — On the sexuality of *Phytophthora parasitica* Dastur. *Annales de l'institut Phytopathologique Benaki* 7 : 40-53.
- NOON (J.P.), HICKMAN (C.J.). 1974. — Oospore production by single isolate of *P. capsici* in the presence of Chloroneb. *Can. J. Bot.* 52 : 1591-1595.
- RAPER (J.R.). 1966. — Life cycles, Basic patterns of sexuality and sexual mechanism. *The Fungi*. Ainsworth & Sussman. II : 473-511. Academic Press New York and London.
- ROMERO (S.), ERWIN (D.C.). 1969. — Variation in pathogenicity of progeny from germinated oospores of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. *Phytopathology*. 59 : 1310-1317.
- SANSOME (E.). 1965. — Meiosis in diploid sex organs of *Phytophthora* and *Achlya*. *Cytologia*. 30 : 103-117.
- SATOUR (M.M.), BUTLER (E.E.). 1968. — Comparative morphological and physiological studies on the progenies from intraspecific matings of *P. capsici*. *Phytopathology*. 58 : 183-192.
- SAVAGE (E.J.), CLAYTON (C.W.), HUNTER (J.H.), BRENNEMAN (J.A.), LAVIOLA (C.), GALLEGLY (M.E.). 1968. — Homothallism, heterothallism and interspecific hybridization in the genus *Phytophthora*. *Phytopathology*. 58 : 1004-1021.
- SHAW (D.S.), KHAKI (I.A.). 1971. — Genetical evidence for diploidy in *Phytophthora*. *Genet. Res. Camb.*, 17 : 165-167.
- STAMPS (D.J.). 1953. — Oospore production in paired cultures of *Phytophthora* species. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 36 : 255-259.
- STEPHENSON (L.W.), ERWIN (D.C.), LEARY (J.V.). 1974. — Hyphal anastomosis in *Phytophthora capsici*. *Phytopathology*. 64, 1 : 149-150.
- TIMMER (L.W.), CASTRO (J.), ERWIN (D.C.), BELSER (W.L.), ZENTMYER (G.A.). 1970. — Genetic evidence for zygotic meiosis in *Phytophthora infestans*. *Amer. j. Bot.* 57 : 1211-1218.
- ZENTMYER (G.A.). 1952. — A substance stimulating sexual reproduction in *P. cinnamomi*. *Phytopathology*, 42 : 24.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'ORSTOM, le 30 juin 1976.