## ÉTUDE DE QUELQUES INTERACTIONS ENTRE LES CHAMPIGNONS ASSOCIÉS A LA MALADIE DES RACINES LIÉGEUSES DE LA TOMATE

I. — PHASE NON PARASITAIRE

P. DAVET

avec la collaboration technique de N. Abou Hadir

Mission ORSTOM auprès de l'Institut de Recherche agronomique du Liban
Centre de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
Laboratoire de Recherches de la Chaire de Botanique
et de Pathologie végétale de l'E. N. S. A.,
34060 Montpellier Cedex (France)

## RÉSUMÉ

Les interactions entre les champignons du complexe-parasitaire des racines de la Tomate (Colletotrichum coccodes, Fusarium oxysporum, F. soloni, Pyrenochaeta lycopersici et Rhizoctonia solani) sont étudiées par diverses méthodes : confrontations, cultures superposées avec ensemencement simultané ou différé, méthode dérivée de celle de Rao (1959), compétition pour des racines-pièges. Aucun de ces champignons n'exerçant d'action à distance sur les quatre autres, ils peuvent se développer dans des sites très proches les uns des autres. En situation de compétition pour un milieu nutritif, les deux Fusarium se montrent très compétitifs, le F. oxysporum ayant un domaine thermique d'activité plus étendu que le F. solani. Le C. coccodes et le P. lycopersici sont très peu compétitifs. Leur optimum thermique de développement est décalé, de façon prévisible, en présence d'un concurrent. Le R. solani est à la fois peu inhibiteur et peu inhibé par les autres champignons.

#### INTRODUCTION

Le *P. lycopersici* est régulièrement accompagné dans les racines de la Tomate par un cortège de champignons dont certains vraisemblablement modifient son comportement et son action (DAVET, 1973). L'analyse des interactions entre toutes ces espèces prises globalement est impossible. Toutefois, il nous semble que cette étude pourrait être abordée en considérant plus simplement les rapports entre les

I72 P. DAVET

champignons les plus importants de ce complexe, considérés seulement deux par deux, soit en l'absence de leur hôte, soit en sa présence.

Nous envisagerons dans cette note quelques aspects de ces rapports au cours de la phase non parasitaire.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

## Champignons étudiés

Tous les champignons utilisés dans ces essais ont été isolés de racines nécrosées de Tomate. Ce sont : le Colletotrichum coccodes (WALLR.) HUGHES, le Fusarium oxysporum (SCHLECHT.) SN. et H., le F. solani (MART.) SN. et H., le Pyrenochaela lycopersici SCHNEIDER et GERLACH et le Rhizoctonia solani KÜHN. Pour certaines souches de P. lycopersici, l'optimum thermique de développement est de 24°C, tandis que pour d'autres, moins fréquentes, il est de 28°C (DAVET, KHATIB et SARDY, 1972; CLERJEAU, 1975). Nous les désignerons respectivement par les termes de « souches tempérées » et de « souches chaudes » selon la terminologie de CLERJEAU.

#### Confrontation en boîtes de Petri

Deux pastilles d'inoculum d'une première espèce sont prélevées à l'emporte-pièce dans une culture récente et ensemencées dans des boîtes de Petri contenant un milieu à la Pomme de terre, de part et d'autre du centre. Deux pastilles d'une culture d'une seconde espèce sont ensemencées de la même manière selon une direction perpendiculaire à la précédente. Les boîtes sont observées après 6 jours et 14 jours d'incubation à température constante, et les contours des cultures sont reportés sur du papier calque.

#### Cultures superposées simultanées

Elles sont réalisées à l'aide d'anneaux de Williams et Willis (1962) dans lesquels sont versés 5 ml de milieu gélosé. Une espèce est ensemencée au centre de chaque face (fig. 1). Les diamètres des cultures sont mesurés sur 8 anneaux après 3 jours d'incubation à 24°C. Dans chaque couple, chaque espèce est ensemencée alternativement sur les deux faces de l'anneau pour éliminer des actions secondaires éventuelles dues au contact de la cellophane.

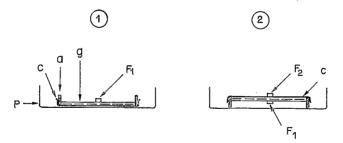


Fig. 1. — Principe de la technique des cultures superposées Principle of the superposed cultures technique

Un premier champignon est ensemencé en  $F_1$  sur le milieu nutritif (position 1). Puis l'anneau est retourné (position 2) et un second champignon est ensemencé en  $F_2$  sur la cellophane.

A first fungus is put on the nutrient agar medium in  $F_1$  (position r). Afterwards the ring is turned over (position 2) and a second fungus is placed in  $F_2$  on the cellophane.

P : boîte de Petri Petri dish cellophane cellophane cellophane a : anneau métallique metal ring g : milieu gélosé agar medium

#### Cultures superposées avec ensemencements successifs

Les anneaux sont ensemencés avec une première espèce qu'on laisse développer pendant 3 jours à l'étuve à 24°C. On ensemence alors la deuxième espèce sur l'autre face de l'anneau et l'on mesure sa croissance diamétrale après 3 nouveaux jours d'incubation à 24°C.

## Méthode de RAO modifiée

La méthode de Rao (1959) est adaptée de façon à étudier le comportement d'un champignon vis-à-vis d'un autre champignon et non plus vis-à-vis de tous les micro-organismes d'un sol. Pour cela on mélange des quantités données de cultures sur sable des deux espèces confrontées à de la terre tamisée stérile. Les proportions généralement utilisées sont : espèce n° 1 : 10 g; espèce n° 2 : 10 g; terre stérile : 40 g. Un échantillon de 12 g du mélange final est ensuite solidifié par de l'eau gélosée maintenue en surfusion. Le reste des opérations et la notation sont identiques à ce qui a déjà été décrit pour la méthode de Rao (Davet, 1976).

## Racines-pièges

Cette technique est inspirée de la méthode de Cambridge (BUTLER, 1953), modifiée pour comparer l'activité saprophytique de deux espèces en mélange. Le substrat à coloniser est constitué par des morceaux de racines de Tomate autoclavés, ayant 1 à 2 mm de diamètre et 10 mm de longueur. Ceux-ci sont enfouis dans un mélange constitué pour une partie par les deux espèces à étudier et pour deux parties par de la terre tamisée stérile. L'ensemble est humidifié, puis mis en incubation à l'étuve à 20 ou à 28°C. Trois jours plus tard, les racines sont prélevées, lavées, coupées en 3 tronçons identiques et mises en culture.

## Racines-pièges précolonisées

Dans cette variante de l'essai précédent, les morceaux sont d'abord incubés pendant 24 heures dans un mélange de 20 g de la première espèce et de 40 g de terre stérile. Ils sont ensuite prélevés, lavés par agitation dans l'eau stérile, et enfouis dans un mélange analogue de la deuxième espèce et de terre stérile. Cette nouvelle incubation dure 3 jours, après quoi les racines-pièges sont fragmentées et mises en culture comme dans le cas précédent.

## RÉSULTATS

## Confrontations en boîtes de Petri

Aucun des champignons ne paraît exercer d'action à distance sur les 4 autres espèces avec lesquelles il est confronté, que ce soit à 20 ou à  $28^{\circ}$ C. On note le plus souvent un arrêt de développement lorsque les thalles arrivent au contact. L'un d'eux s'enfonce parfois dans la gélose pendant que l'autre poursuit quelque temps son développement en surface : ainsi le C. coccodes plonge sous le F. solani.

Le R. solani recouvre complètement les thalles des autres espèces, qui continuent à se développer. L'interpénétration des deux thalles est très poussée dans les couples R. solani + Fusarium. Cependant on observe la lyse des filaments du F. solani à 20°C, et du F. oxysporum à 20 et 28°C. Nous n'avons pas constaté de phénomène de parasitisme.

## Cultures superposées

Lorsque l'ensemencement est fait simultanément sur les deux faces de la gélose, il n'apparaît qu'une légère réduction de croissance dans la plupart des couples (fig. 2). Les couples R. solani + F. solani et R. solani + F. oxysporum font excep-

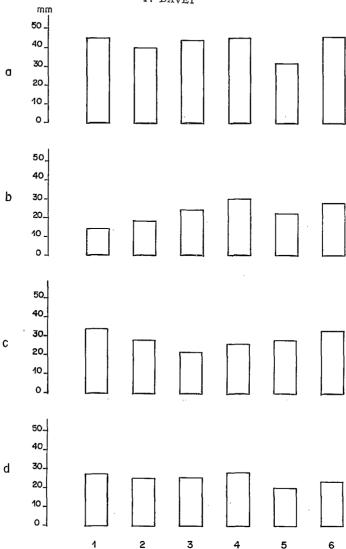


Fig. 2. — Exemples de résultats dans la technique des ensemencements simultanés. Diamètres moyens (en mm) sur milieu PDA (a et b) et sur milieu à la pectine (c et d) de : a et c : C. coccodes, b et d : P. lycopersici.

Champignons ensemencés sur l'autre face de l'anneau :

I. C. coccodes; 2. F. oxysporum; 3. F. solani; 4. P. lycopersici; 5. R. solani; 6. Série témoin non ensemencée sur la deuxième face.

Composition du milieu à la pectine :

Solution de Knop : 1 litre; Pectine de Citrus : 5 g; Gélose : 20 g.

Examples of results in the simultaneous inoculation technique. Mean diameters (in mm) on PDA medium (a and b) and on pectin medium (c and d) of: a and c: C. coccodes, b and d: P. lycopersici.

The fungi on the other part of the ring are:
1. C. coccodes; 2. F. oxysporum; 3. F. solani;
any fungus on the other part of the ring. 4. P. lycopersici; 5. R. solani; 6, control without

Pectin medium composition:

Knop solution: I liter; Citrus pectin: 5 g; Agar: 20 g.

tion car la croissance de chacune des espèces y est comparable à celle des témoins ensemencés seuls, et dans quelques essais elle est même significativement supérieure (tabl. 1).

#### TABLEAU I

Cultures superposées sur milieu à la pectine (composition dans la légende de la figure 2).

Exemples d'interactions entre le R. solani et les Fusarium

Superposed simultaneous inoculations on pectin medium (see composition in figure 2 legend).

Examples of interactions between R. solani and the Fusaria

	Diamètre des cultures									
	F. oxysporum		F. solani		R. solani					
F. oxysporum témoin seul F. solani témoin seul R. solani témoin seul	12,9	16,8	19,7	17,5	40,0	31,3	24,9			
F. oxysporum $+ R$ . solani F. solani $+ R$ . solani	14,9	16,3	20,7	19,6	40,0	32,7	30,6			
Signification statistique	HS	NS	s	HS	NS	NS	HS			

Lorsqu'il y a un décalage dans le moment de l'ensemencement des espèces du couple, la dernière espèce implantée se développe difficilement. Le R. solani fait encore exception car sa croissance diamétrale est peu modifiée; d'autre part, c'est lui qui entraı̂ne la plus faible diminution de croissance de l'espèce opposée. La plus grande réduction est due au F. oxysporum (fig. 3).

## Compétition pour un substrat gélosé

Dans les essais effectués selon la méthode de Rao modifiée, les Fusarium sont toujours dominants quelle que soit la température, et très inhibiteurs, sauf envers le R. solani. Ils permettent un léger développement du C. coccodes, un peu plus net à 20 qu'à 28°C. Ils inhibent très fortement le P. lycopersici. L'inhibition par le F. cxysporum reste très importante même lorsque la proportion de P. lycopersici est de 95 p. 100 contre 5 p. 100 de F. cxysporum (fig. 4).

Le R. solani ne manifeste pas de pouvoir inhibiteur vis-à-vis des Fusarium; il concurrence très faiblement le C. coccodes, et d'une façon plus marquée le P. lycopersici.

L'action du *P. lycopersici* et du *C. coccodes* sur les *Fusarium* et le *R. solani* est insignifiante. Par contre, lorsque ces deux champignons sont en présence l'un de l'autre, le développement de chacun se trouve considérablement ralenti. Le degré d'inhibition varie avec la température, et l'on constate que la température optimum

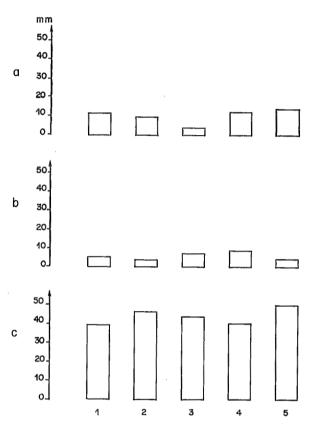


Fig. 3. — Exemples de résultats dans la technique des ensemencements successifs. Diamètres moyens (en mm) sur milieu PDA de:

a: F. solani, b: P. lycopersici, c: R. solani.

Champignons pré-ensemencés sur l'autre face de l'anneau :

C. coccodes;
 F. oxysporum;
 F. solani;

4. P. lycopersici; 5. R. solani.

Examples of results in the successive inoculations technique. Mean diameters (in mm) on PDA medium of:

a: F. solani, b: P. lycopersici, c: R. solani.

The fungi which were pre-incubated on the other part of the ring are:

C. coccodes;
 F. oxysporum;
 F. solani;

4. P. lycopersici;

5. R. solani.

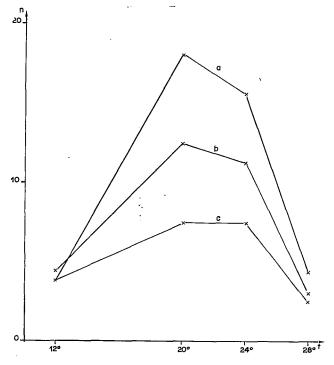


Fig. 4. — Développement du Pyrenochaeta lycopersici (souche tempérés) en présence du Fusarium oxysporum dans les tests adaptés de la méthode de RAO, pour différentes proportions relatives des deux champignons et à différentes températures. La note obtenue par le P. lycopersici est indiquée en ordonnées.

Development of P. lycopersici (« temperate » isolate) in the presence of F

oxysporum in tests adapted from RAO's method, for different relative

proportions of the two fungi and at different temperatures. The value of the development of P. lycopersici is indicated in ordinates.

courbe a: 95 % de P. lycopersici + 5 % de F. oxysporum; courbe b: 80 % — + 20 % — ; courbe c: 50 % — + 50 % — .

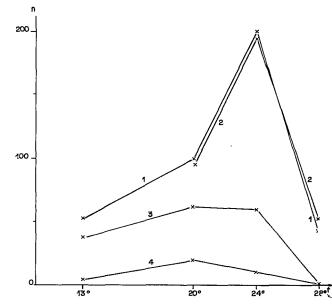


Fig. 5. — Développement d'une souche tempérée du P. lycopersici en présence d'une proportion égale d'un autre champignon, dans des tests adaptés de la méthode de RAO. La température est indiquée en abscisses, la note obtenue par le P. lycopersici en ordonnées (le maximum possible est 300 et correspondrait à un développement du champignon dans tous les secteurs et jusqu'à une distance de la pastille inoculum supérieure ou égale à 12 mm).

Development of P. lycopersici (« temperate » isolate) in the presence of an equal proportion of an other fungus, in tests derived from RAO's method. Temperature is given in abscissae, value of development of P. lycopersici in ordinates (the maximum value is 300 and would be given to a fungus that would have grown all over the medium and as far as 12 mm from the inoculum).

- I : P. lycopersici seul; P. lycopersici alone;
- 2: P. lycopersici + R. solani; 3: P. lycopersici + C. coccodes;
- 3: P. lycopersici + C. coccodes; 4: P. lycopersici + F. oxysporum.

178 P. DAVET

de développement du P. lycopersici est dans ce cas de 20°C (pour une souche tempérée) au lieu de 24°C en culture pure. Ce déplacement de l'optimum du P. lycopersici se constate aussi en présence du F. oxysporum, mais pas en présence du R. solani (fig. 5).

Chez le C. coccodes aussi, on constate dans les divers essais un décalage de l'optimum thermique: le développement maximum est obtenu à 28°C en présence de souches tempérées du P. lycopersici, à 24°C en présence du R. solani, et à 20°C en présence du F. oxysporum (fig. 6). En présence d'une souche chaude du P. lycopersici, l'optimum de développement du C. coccodes est aussi reporté à 20°C.

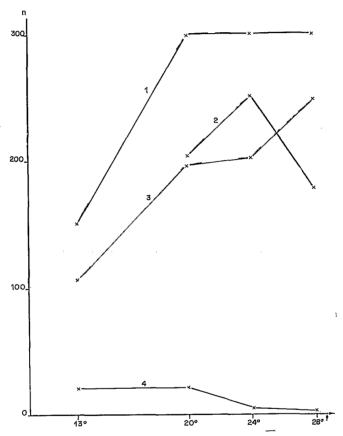


Fig. 6. — Développement du C. coccodes en présence d'une proportion égale d'un autre champignon, dans des tests adaptés de la méthode de RAO. (Cf. fig. 5)

Development of C. coccodes in the presence of an equal proportion of an other fungus, in tests derived from RAO's method. (See fig. 5)

```
x : C. coccodes seul; C. coccodes alone;
2 : C. coccodes + R. solani;
```

3 : C. coccodes + P. lycopersici (souche tempérée);

4 : C. coccodes + F. oxysporum.

Tous ces résultats ne sont guère modifiés si l'on maintient les mélanges de champignon et de terre stérile pendant un mois à des températures et des teneurs en eau fixées avant de les déposer sur le milieu d'isolement.

## Compétition pour les racines-pièges

Dans les essais où les racines-pièges sont mises en présence d'un mélange de deux champignons, les Fusarium manifestent encore leur grand pouvoir antagoniste envers le C. coccodes et surtout le P. lycopersici qui ne parvient à coloniser aucun fragment dans aucune des répétitions (tabl. 2). Le R. solani est peu gêné et, dans les isolements, le nombre de fragments contenant à la fois ce champignon et le

#### TABLEAU 2

Pourcentages de fragments de racines-pièges colonisés par un champignon (désigné dans la colonne de gauche) en présence d'une quantité égale d'un autre champignon. L'intervalle de confiance (risque 5 p. 100) est donné entre parenthèses.

Percentages of fragments of bait-roots colonized by a fungus (indicated in the column on the left), in the presence of an equal dose of an other fungus. Confidence intervals (5 p. 100 level) are given between brackets.

Champignons notés	en °C	Autre espèce du couple						
		Fusarium oxysporum	Fusarium solani	Rhizoctonia solani	Colletotrichum coccodes	Pyrenochaeta lycopersici souche chaude		
F. oxysporum	200		100	96,2 (87-100)	100	98,1 (89-100)		
	280		75,9 (62-86)	98,1 (89-100)	100	87,0 (74-95)		
F. solani	200	57,4 (43-70)		90,7 (78-96)	100	98,1 (89-100)		
	280	92,5 (83-99)		100	98,1 (89-100)	98,1 (89-100)		
R. solani	200	98,1 (89-100)	96,2 (87-100)		100	94,4 (85-99)		
	280	53,7 (41-68)	79,6 (67-90)		44,4 (31-59)	62,9 (50-76)		
C. coccodes	200	1,9 (0-12)	18,5 (10-33)	27,8 (17-43)		86,1 (69-94)		
	280	3,6 (1-13)	1,9 (0-12)	14,8 (6-27)	-	62,9 (50-76)		
P. lycopersici souche tempérée	200	0,0	0,0	26,7 (13-46)	10,0 (2-27)			
	280	0,0	0,0	3,3 (1-14)	0,0			
P. lycopersici souche chaude	200	0,0	0,0	57,4 (43-71)	5,6 (1-18)			
	280	0,0	0,0	24,1 (14-38)	31,5 (18-44)			

F. oxysporum ou le F. solani est très élevé, aussi bien à 20 qu'à 28°C. Les deux espèces de Fusarium se concurrencent mutuellement et l'équilibre entre elles dépend de la température : à 20°C, c'est le F. oxysporum qui l'emporte, tandis qu'à 28°C c'est le F. solani.

La présence du R. solani n'empêche pas la colonisation d'un nombre appréciable de fragments de racine par le C. coccodes et le P. lycopersici.

Enfin le C. coccodes est peu gêné par le P. lycopersici alors qu'il ne permet le développement de ce champignon que dans un petit nombre de fragments.

Les résultats sont à peu près équivalents lorsque les racines-pièges sont mises non plus simultanément mais successivement en présence des deux espèces (fig. 7).

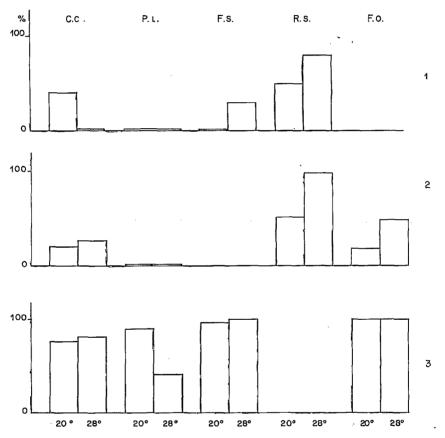


Fig. 7. — Pourcentages de fragments de racines colonisés à 20 et à 28°C par un champignon (indiqué par ses initiales), après avoir été préalablement maintenus 24 h en présence d'un autre champignon.

r : précolonisation des racines par le F. oxysporum;
z : F. solani;
3 : R. solani.

Percentages of root fragments colonized at 20 and 28°C by a fungus (indicated by its initials), after having primarily been maintained 24 h in the presence of an other fungus.

1 : roots primarily colonized by F. oxysporum;
2 : F. solani;

2: — F. solani 3: — R. solani.

#### DISCUSSION

Les résultats acquis dans les essais décrits ci-dessus, utilisant différentes techniques, sont convergents. En les rapprochant des données obtenues précédemment (DAVET, 1976), il est possible d'en tirer quelques conclusions relatives au comportement des champignons dans la rhizosphère et le rhizoplan jusqu'au moment de la pénétration dans la racine.

Les champignons du complexe parasitaire des racines de la Tomate n'exercent pas d'action à distance les uns sur les autres et peuvent donc se développer dans des sites très proches les uns des autres lorsqu'il n'y a pas compétition pour le milieu nutritif. En situation de compétition, le comportement des diverses espèces est très variable. On distingue :

- deux champignons très fortement compétitifs : le F. oxysporum et le F. solani. Le F. oxysporum a un domaine thermique d'activité beaucoup plus étendu que le F. solani, qui est bien moins concurrentiel à 20 qu'à 28°C.
- deux espèces peu ou pas compétitives : le C. coccodes et le P. lycopersici. Le C. coccodes est capable de coloniser un fragment végétal en présence d'antagonistes si son potentiel infectieux est assez élevé. Le P. lycopersici ne le peut en aucun cas. Pour qu'un hyphe ou une chlamydospore de P. lycopersici, soumis aux effets fongistatiques du sol, puisse reprendre son développement et pénétrer dans la racine d'une plante-hôte, il paraît donc au moins nécessaire : a) que cette racine se trouve à son contact ; b) que le site ne soit pas déjà occupé par un autre champignon comme par exemple le F. oxysporum, très abondant dans le rhizoplan.

Le caractère de parasite primaire du P. lycopersici est clairement confirmé.

- Le *C. coccodes* et le *P. lycopersici* tendent à s'exclure mutuellement. On peut présumer que leur présence simultanée dans les racines d'une même plante est fortuite et qu'il n'existe entre eux aucune relation de succession ou de synergie.
- un champignon à la fois peu inhibiteur et peu inhibé par les autres espèces : le *R. solani*. Schmiedeknecht (1956) avait déjà signalé la propriété du *R. solani* de se développer au-dessus du *C. coccodes* sans gêner sa croissance. Ce phénomène paraît courant chez le *R. solani* et explique la fréquence des isolements mixtes dont nous avons fait état antérieurement (Davet, 1970).

Le déplacement des températures optimales de développement, constaté pour le *C. coccodes* et le *P. lycopersici* en présence d'autres champignons, nous conduit à formuler une règle qui, pensons-nous, pourrait être généralisée : lorsqu'un champignon peu compétitif est mis en présence d'un champignon plus compétitif, l'optimum thermique du premier est décalé. Il est augmenté lorsque l'optimum du concurrent est plus bas que le sien, abaissé lorsque l'optimum du concurrent est plus élevé. Il ne s'agit bien entendu que d'un optimum relatif, la croissance maximale du champignon dans ces conditions étant toujours inférieure à sa croissance maximale en culture pure.

Reçu pour publication en avril 1976.

#### SUMMARY

# STUDY OF SOME INTERACTIONS BETWEEN THE FUNGI ASSOCIATED WITH THE CORKY ROOT DISEASE OF TOMATO

I. — THE SAPROPHYTIC PHASE

The interactions between the complex of fungi associated with the corky root disease of tomato (Colletotrichum coccodes, Fusarium oxysporum, F. solani, Pyrenochaeta lycopersici, Rhizoctonia solani) have been studied according to different techniques: confrontations, superposed cultures grown simultaneously or not, a procedure derived from Rao's method (1959), competition for baits. The results were concordant. None of the five species seemed to exert a teleaction on each of the four others; they might grow in niches very close to each other and even, in the case of R. solani, in the same place as another fungus. When competing for nutrients, both Fusarium were highly competitive but F. oxysporum had a thermical range of activity broader than F. solani. C. coccodes and even more P. lycopersici had a little competitive ability. Their optimal growth temperatures were displaced, in a way that may be anticipated, when they were grown in the presence of a competitor. R. solani neither inhibited markedly the other fungi, nor was markedly inhibited by them.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BUTLER F. C., 1953. Saprophytic behaviour of some cereal root-rot fungi. Ann. appl. Biol., 40, 284-311. CLERJEAU M., 1976. Exigences thermiques de croissance et d'agressivité de divers isolats de Pyrenochaeta lycopersici schneider et gerlach. Ann. Phytopathol., 3 (1), 9-15.
- DAVET P., 1970. La pourriture brune des racines de tomate au Liban. Cah. ORSTOM, série Biol., 12,65-82.
- Davet P., 1973. Distribution et évolution du complexe parasitaire des racines de tomate dans une région du Liban où prédomine le *Pyrenochaeta lycopersici* gerlach et schneider. *Ann. Phytopathol.*, 5, 53-63.
- DAVET P., 1976. Comportement sur divers substrats des champignons associés à la maladie des racines liégeuses de la Tomate au Liban. Ann. Phytopathol., 8 (2), 160-170.
- DAVET P., KHATIB H., SARDY G., 1972. Les principaux problèmes phytopathologiques de la culture de la Tomate au Liban. Magon, sér. scient., nº 44.
- RAO A. S., 1969. A comparative study of competitive saprophytic ability in twelve root-infecting fungiby an agar-plate method. Trans. brit. mycol. Soc., 42, 97-111.
- Schmiedeknecht M., 1956. Untersuchung des Parasitismus von Colletotrichum atramentarium (b. et br.) taub. an Kartoffelstauden (Solanum tuberosum L.,). Phytopathol. Z., 26, 1-30.
- WILLIAMS L. E., WILLIS G. M., 1962. Agar-ring method for in vitro studies of fungistatic activity. Phytopathology, 52, 368-369.

Ann. Phytopathol., 1976, 8 (2), 171-182.

# ÉTUDE DE QUELQUES INTERACTIONS ENTRE LES CHAMPIGNONS ASSOCIÉS A LA MALADIE DES RACINES LIÉGEUSES DE LA TOMATE

I. — PHASE NON PARASITAIRE

P. DAVET

avec la collaboration technique de N. Abou Hadir

Mission ORSTOM auprès de l'Institut de Recherche agronomique du Liban

Centre de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Botanique

et de Pathologie végétale de l'E. N. S. A.,

34060 Montpellier Cedex (France)

Annales de Phytopathologie

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 Paris

1. 2. 1. 2. 1. 2. 1. 3

Collection de Référence

B 22146