

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

### II. — PHASE 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 champignons du complexe parasitaire des racines (*Colletotrichum coccodes*, *Fusarium oxysporum*, *F. solani*, *Pyrenochaeta lycopersici*, *Rhizoctonia solani*) ont été inoculés selon diverses combinaisons sur des plantules de tomate. Des effets d'antagonisme ou de synergie, variant avec la température, ont ainsi été mis en évidence. Le *F. oxysporum* et le *F. solani* s'opposent au développement du *P. lycopersici*. L'effet du *F. oxysporum* est plus marqué à 20°C, celui du *F. solani* à 28°C. La combinaison du *R. solani* avec le *C. coccodes*, le *F. oxysporum* ou le *F. solani* entraîne des lésions plus étendues que celles provoquées par chacun de ces champignons pris individuellement. L'extension du *R. solani* est plus rapide à 28 qu'à 20°C.

Ces résultats permettent d'expliquer pourquoi l'évolution des champignons isolés à partir des racines de tomate au Liban n'est pas la même au printemps et en automne.

---

### INTRODUCTION

Il est d'usage, lorsque l'on étudie une maladie, de considérer les rapports entre la plante-hôte et son parasite dans un milieu idéal où seuls ces deux organismes se trouvent en présence. Il ne faut cependant pas perdre de vue que ce concept, pour

commode qu'il soit, est purement abstrait et qu'en réalité, particulièrement dans le sol, une infinité d'autres organismes vivants coexistent avec les deux éléments du couple théorique hôte-parasite et s'immiscent dans leurs relations. L'étude de toutes les interactions entre plante-hôte, champignon parasite et autres organismes vivants du sol paraît impossible. Mais on peut envisager un modèle restreint du type : hôte-parasite — microorganismes les plus fréquents sur les racines. Ainsi, dans le cas de la maladie des racines liégeuses de la tomate, une première approche peut être tentée en considérant les relations entre des champignons constituant ce que nous avons nommé le « complexe parasitaire des racines (1) » (DAVET, 1973). Après avoir étudié quelques interactions pendant la phase saprophytique (DAVET, 1976), nous nous proposons dans cet article d'aborder l'étude de la phase parasitaire.

L'aptitude à coloniser les racines de la tomate des espèces du complexe prises individuellement, et le pouvoir pathogène de chacune ont déjà été définis (DAVET, 1969).

## MÉTHODES

Les champignons proviennent d'isollements pratiqués sur des racines de tomates prélevées dans la zone côtière au nord de Beyrouth. La variété de tomate utilisée dans les essais d'infection est la Marmande Vilmorin. Après désinfection à l'hypochlorite de sodium, les graines sont mises aseptiquement à germer sur de l'eau gélosée en boîtes de Petri. Après la sortie des feuilles cotylédonnaires, les plantules sont exposées à la lumière du jour. Elles sont alors soit transférées sur des papiers filtres humides stérilisés et inoculées selon la méthode de CLERJEAU et CONUS (1973), soit inoculées directement (méthode n° 2). Dans ce cas, un mélange constitué d'une partie d'inoculum (champignon cultivé sur sable et farine d'avoine) et de deux parties de terre stérile est réparti de façon régulière sur la gélose des boîtes de Petri, et humidifié avec de l'eau stérile. Après quelques jours d'incubation (de 3 à 7 jours selon les essais) la terre est éliminée sous un léger courant d'eau. Les racines développées à la surface de l'agar sont prélevées, désinfectées superficiellement à l'hypochlorite de sodium, rincées, découpées en fragments de 3 mm et mises en culture. Les racines développées en profondeur dans la gélose ne sont pas retenues.

Né disposant pas d'enceintes climatisées éclairées, nous avons étudié le facteur température en maintenant dans des étuves les boîtes, inoculées par la méthode n° 2. Nous avons vérifié auparavant que, une fois les feuilles cotylédonnaires ouvertes et pigmentées, les tomates supportent sans étiolement marqué un maintien de quelques jours à l'obscurité.

Chaque série d'essais a été répétée au moins trois fois.

## RÉSULTATS

Dans une première série d'essais (réalisés à la lumière), nous avons recherché si l'association de deux des champignons du complexe augmentait ou diminuait la taille des lésions mesurées sur les racines. Les inoculations simultanées étaient réalisées d'après la méthode de CLERJEAU et CONUS, en plaçant la pastille d'inoculum correspondant à l'un des champignons sous la racine, et la pastille correspondant au deuxième champignon au-dessus, à l'aplomb de la première.

Les lésions dues au *Pyrenochaeta lycopersici*, en présence du *Fusarium oxysporum* ou du *F. solani*, sont toujours plus petites que lorsque ce champignon est inoculé

(1) Ces champignons sont les suivants : *Colletotrichum coccodes*, *Fusarium oxysporum* (forme sauvage non spécialisée), *F. solani*, *Pyrenochaeta lycopersici* et *Rhizoctonia solani*.

TABLEAU I

*Exemples d'interactions entre les champignons du complexe parasitaire*

Les tomates ont été inoculées selon la méthode de CLERJEAU et CONUS et exposées à la lumière (la température ne pouvant être contrôlée, les valeurs extrêmes sont indiquées dans le tableau). Les longueurs des lésions sont exprimées en mm. Dans tous les cas, la longueur moyenne des lésions obtenues avec 2 champignons superposés est significativement différente (seuil 5 p. 100) de la longueur moyenne des lésions dues au champignon le plus agressif du couple envisagé.

*Examples of interactions between parasitic complex fungi*

Tomatoes were inoculated according to CLERJEAU and CONUS's method and exposed to light (as temperature could not be controlled, extreme values are reported in the table). Lesion length is expressed in mm. In every case, mean length of lesions obtained with 2 superposed fungi is significantly different from mean length of lesions due to the most aggressive fungus in the couple under investigation (at 5 p. 100 level).

Température pendant l'essai (en °C)	<i>P. lycopersici</i> seul	<i>F. oxysporum</i> seul	<i>P. lycopersici</i> + <i>F. oxysporum</i>
20°-24°	9,2	1,8	6,9
15°-26°	10,4	0,6	6,6
		<i>F. solani</i> seul	<i>P. lycopersici</i> + <i>F. solani</i>
16°-28°	14,4	1,7	7,6
	<i>C. coccodes</i> seul		<i>C. coccodes</i> + <i>F. solani</i>
18°-30°	13,1	5,6	26,1
	<i>R. solani</i> seul	<i>C. coccodes</i> seul	<i>R. solani</i> + <i>C. coccodes</i>
17°-25°	3,1	7,8	17,2
		<i>F. oxysporum</i> seul	<i>R. solani</i> + <i>F. oxysporum</i>
18°-30°	8,4	6,6	18,0
		<i>F. solani</i> seul	<i>R. solani</i> + <i>F. solani</i>
18°-30°	8,4	4,0	21,6

seul. Au contraire, lorsque le *Colletotrichum coccodes* est inoculé en même temps que l'un ou l'autre des *Fusarium*, les lésions ne sont pas inférieures à celles de ce parasite seul. Les *Fusarium* par eux-mêmes n'ont qu'un très faible pouvoir pathogène.

Par contre, lorsque *C. coccodes* et *P. lycopersici* sont inoculés simultanément, on obtient une nécrose de taille intermédiaire entre celles que provoque chacun de ces champignons.

Enfin, la superposition du *Rhizoctonia solani* au *C. coccodes*, au *F. oxysporum* ou au *F. solani* entraîne l'apparition de lésions beaucoup plus étendues que celles qui sont attribuables à chaque champignon pris isolément.

Le tableau 1 présente un extrait des résultats obtenus.

Les phénomènes constatés étant plus ou moins nets selon la température du laboratoire pendant l'essai, nous avons étudié l'effet de ce facteur. Nous avons d'abord défini la température optimale d'infection de chaque champignon, c'est-à-dire la température qui, dans nos conditions expérimentales, permet d'infecter le maximum de racines avec un taux d'inoculum donné. Elle est comprise entre 20 et 24°C pour le *C. coccodes* et les souches « tempérées » (1) du *P. lycopersici*; entre 24 et 28°C pour le *F. oxysporum* et les souches « chaudes » (1) du *P. lycopersici*, et elle est de l'ordre de 28°C pour le *F. solani* et le *R. solani* (tabl. 2).

TABLEAU 2

Pourcentage de colonies obtenues après mise en culture de fragments de racines de tomates

Les plantules ont été inoculées 3 jours auparavant par un des champignons et maintenues aux températures indiquées (méthode d'inoculation n° 2 du texte)

Percentage of colonies that appeared after incubation of tomato root fragments

The seedlings had been inoculated 3 days before by one of the fungi, and maintained at the temperatures mentioned above (inoculation method number 2, described in the text)

Champignon inoculé	13°C	20°C	24°C	28°C
<i>C. coccodes</i>	53,5	82,1	86,7	71,4
<i>F. oxysporum</i>	3,5	3,5	14,8	14,2
<i>F. solani</i>	0,0	3,5	7,4	17,8
<i>P. lycopersici</i> (souche « tempérée »)	—	15,7	7,1	1,4
<i>P. lycopersici</i> (souche « chaude »)	0,0	1,2	13,4	9,8
<i>R. solani</i>	0,0	7,1	14,2	17,8

Certaines espèces sont donc favorisées par des températures proches de 20°C, les autres par des températures d'environ 28°C.

(1) Selon la terminologie de CLERJEAU, 1976.

Nous avons alors cherché si les équilibres entre les divers éléments du complexe étaient différents, à 20 et à 28°C en considérant d'abord, par simplification, les combinaisons de ces champignons pris deux à deux.

TABLEAU 3

*Résultats d'inoculation de plantules de tomates  
par des couples de champignons*

Les chiffres représentent les pourcentages de colonies de l'une des deux espèces du couple obtenues après mise en culture de fragments de racines. Les plantules, contaminées par la méthode n° 2 du texte, sont maintenues 6 jours à température constante. Les intervalles de confiance (risque 5 p. 100) sont indiqués entre parenthèses.

*Results of inoculation of tomato seedlings by couples of fungi*

The figures are the percentages of colonies from one of the 2 species of a couple obtained after incubation of roots fragments. The seedlings had been inoculated according to method number 2 (see text) and maintained 6 days at a constant temperature.

	Champignon noté	Autre espèce du couple				
		<i>C. coccodes</i>	<i>F. oxysporum</i>	<i>F. solani</i>	<i>P. lycopersici</i>	<i>R. solani</i>
20°C	<i>C. coccodes</i>	66,7 (50-82)	15,4 (6-30)	2,6 (1-17)	35,9 (21-52)	61,5 (43-75)
	<i>F. oxysporum</i>	58,9 (41-73)	46,0 (33-59)	34,9 (23-48)	33,3 (21-45)	79,4 (68-89)
	<i>F. solani</i>	53,8 (37-70)	4,8 (1-14)	31,7 (19-44)	33,3 (21-45)	49,1 (37-63)
	<i>P. lycopersici</i>	2,6 (1-15)	0,0	1,6 (1-14)	38,1 (26-51)	40,4 (25-57)
	<i>R. solani</i>	56,4 (37-72)	66,7 (55-79)	45,6 (32-58)	19,0 (9-36)	44,4 (32-58)
28°C	<i>C. coccodes</i>	35,9 (21-53)	7,7 (2-21)	7,7 (2-21)	33,3 (19-50)	5,1 (1-17)
	<i>F. oxysporum</i>	51,3 (35-67)	49,2 (36-62)	19,0 (11-31)	36,5 (25-50)	63,1 (50-75)
	<i>F. solani</i>	56,4 (40-73)	30,2 (19-43)	33,3 (20-45)	34,9 (23-48)	52,6 (40-66)
	<i>P. lycopersici</i>	20,5 (9-36)	3,1 (1-12)	1,4 (1-11)	38,1 (26-51)	11,9 (4-26)
	<i>R. solani</i>	64,1 (48-79)	45,6 (32-58)	52,6 (40-66)	16,7 (7-32)	57,9 (45-71)

Les résultats sont rassemblés dans le tableau 3. Les *Fusarium* concurrencent très fortement le *C. coccodes* et le *P. lycopersici* quelle que soit la température. Les deux *Fusarium* se gênent aussi mutuellement : le *F. oxysporum* l'emporte à 20°C, le *F. solani* à 28°C. Le *R. solani* est présent dans un grand nombre de racines dans les lots à 20 et à 28°C. Il est le moins concurrentiel et le moins concurrencé des champignons à 20°C ; à 28°C il reste le moins concurrencé mais on réisole peu de *C. coccodes* et de *P. lycopersici* en sa présence à cette température. L'association *R. solani* + *F. oxysporum* semble se faire dans tous les cas au bénéfice de chaque participant.

Nous avons enfin recherché si la répartition des champignons variait avec la température lorsque l'inoculum était constitué par un mélange de terre stérile et des 5 espèces prises en parties égales (tabl. 4).

TABLEAU 4

*Résultats d'inoculations de plantules de tomate, à température constante, par un mélange des 5 champignons du complexe parasitaire*

Tous les chiffres donnés dans le tableau sont ramenés à 100 fragments de racines (prélevés 3 jours ou 7 jours après l'inoculation), mis en culture en boîtes de Petri. L'intervalle de confiance au risque 5 p. 100 est indiqué entre parenthèses.

- (1) : nombre de fragments ayant fourni au moins un thalle ;  
 (2) : répartition des espèces isolées dans les fragments de racines ;  
 (3) : total des colonies isolées dans 100 fragments.

*Results of inoculations of tomato seedlings, at a constant temperature, by the 5 parasitic complex fungi together*

All the figures reported in the table have been converted to correspond to 100 root fragments (sampled 3 or 7 days after inoculation) incubated in Petri dishes. Confidence interval at 5 p. 100 level is given between brackets.

- (1) : number of root fragments that gave at least one thallus ;  
 (2) : repartition of the fungi isolated from root fragments ;  
 (3) : total number of colonies isolated from 100 root fragments.

	20°C			28°C		
	3 j	7 j	Variation	3 j	7 j	Variation
(1) Fragments « fertiles »	22,0 (17-27)	62,7 (55-67)	+ 40,7	44,7 (39-51)	51,3 (45-57)	
(2)						
<i>C. coccoodes</i>	8,5 (5-11)	19,4 (16-25)	+ 10,9	14,5 (10-21)	13,7 (8-17)	
<i>F. oxysporum</i>	11,6 (9-17)	35,4 (29-41)	+ 23,8	23,4 (18-28)	22,2 (18-28)	
<i>F. solani</i>	0,0	6,7 (4-9)	+ 6,7	3,2 (1-8)	11,8 (8-17)	+ 8,6
<i>P. lycopersici</i> (souche chaude)	0,9 (0-8)	0,9 (0-8)		0,9 (0-8)	0,0	
<i>R. solani</i>	2,2 (1-8)	15,8 (11-20)	+ 13,6	12,4 (8-18)	25,8 (19-31)	+ 13,4
(3) Colonies	23,2 (18-28)	78,2 (72-82)	+ 55,0	54,2 (47-61)	73,5 (69-81)	+ 19,3

Les prélèvements ont été faits 3 jours et 7 jours après l'inoculation des plantules.

A 20°C, la colonisation des racines est d'abord lente : 22 p. 100 seulement des fragments sont infectés le troisième jour ; ils ne contiennent chacun qu'une seule espèce de champignon. Le *C. coccoodes* et le *F. oxysporum* sont les premiers à s'installer. Le *P. lycopersici* est sans doute gêné par une densité d'inoculum trop basse

par rapport à celle de ses concurrents. La progression du *C. coccodes* et surtout du *F. oxysporum* se poursuit entre les deux prélèvements. Le *F. solani* et le *R. solani* n'apparaissent qu'au second prélèvement. Le rapport entre les fragments de racines colonisés et le total des fragments mis en culture est alors de 63 p. 100. Mais ces 63 fragments fournissent en moyenne 78 thalles différents, soit 1,25 thalle par fragment colonisé. Un petit nombre d'entre eux contient en effet deux champignons.

A 28°C l'envahissement des racines est beaucoup plus rapide : 45 p. 100 des fragments fournissent des thalles 3 jours après l'inoculation et le nombre moyen de thalles différents obtenus par fragment colonisé est déjà 1,22. On note une quantité importante de *C. coccodes* et de *F. oxysporum*, mais ni l'un ni l'autre de ces champignons ne paraît avoir poursuivi sa progression au deuxième prélèvement. Au contraire, le *F. solani* et le *R. solani*, présents dès le troisième jour, sont bien plus abondants après une semaine d'incubation. Le total des fragments colonisés au bout de 7 jours n'est pas plus élevé à 28 qu'à 20°C, mais un grand nombre d'entre eux contient deux champignons (en moyenne 1,43 thalle par fragment colonisé). Dans la plupart des cas, l'un de ces deux champignons est le *R. solani*.

Au second prélèvement des essais à 28°C, près des 3/4 des thalles de *R. solani* sont isolés conjointement avec ceux d'un *Fusarium*. A cette température, le pourcentage de fragments « fertiles » contenant à la fois du *R. solani* et du *F. oxysporum* passe de 8,7 à 19,7 p. 100 du premier au deuxième prélèvement. Or la proportion de *F. oxysporum* isolé à 28°C reste stationnaire tandis que celle de *R. solani* est croissante (tabl. 4). Il paraît vraisemblable que l'augmentation du nombre des colonies mixtes est due à la pénétration du *R. solani* dans des sites déjà occupés par le *F. oxysporum*. Le nombre de fragments contenant à la fois du *R. solani* et du *F. solani* augmente aussi d'un prélèvement à l'autre, spécialement à 28°C. Mais comme les effectifs de chacun de ces champignons suivent des évolutions parallèles, on ne peut rien conclure quant à leur ordre d'apparition en un point donné.

#### DISCUSSION — CONCLUSION

Nous avons observé que l'évolution de la maladie des racines liégeuses et du complexe parasitaire qui lui est associé n'était pas la même dans les cultures de primeur et dans les cultures d'arrière-saison et nous avons émis l'hypothèse que les variations de la température dans le sol pouvaient être responsables de ces différences (DAVET, 1973). Les essais que nous venons de décrire, ainsi que d'autres, exposés antérieurement (DAVET, 1976), confirment que les équilibres entre microorganismes du sol sont fortement dépendants de la température. Ces résultats permettent de donner une première interprétation (ne tenant pas compte de la physiologie de l'hôte, liée elle aussi à la température) des observations faites en plein champ.

Au début des cultures de primeur, la température du sol est encore basse, légèrement inférieure à 20°C. La colonisation des racines est lente. Le *F. solani* et le *R. solani* sont très rares et peu compétitifs, le *F. oxysporum* n'occupe que quelques sites. Aussi le *P. lycopersici* et le *C. coccodes* peuvent-ils sans difficulté trouver des niches libres où leur pénétration n'est point gênée. Au fur et à mesure que le sol se

réchauffe, la colonisation de la surface des racines par le *F. oxysporum*, puis par le *F. solani* et le *R. solani*, devient plus importante. Les nouveaux points de pénétration du *P. lycopersici* se font de plus en plus rares. Le *C. coccodes*, plus compétitif, est moins gêné. Les *Fusarium* envahissent les lésions, accompagnés par le *R. solani*, et des pourritures secondaires apparaissent.

Lorsque les tomates d'arrière-saison sont mises en place au mois de septembre, le sol est encore chaud et la surface des racines est rapidement occupée par le *F. solani*, le *F. oxysporum* et le *R. solani*. Malgré l'existence de souches capables de se développer entre 25 et 30°C, le *P. lycopersici*, fortement concurrencé, est peu abondant. Cependant, au fur et à mesure que la température du sol diminue (vers la mi-octobre elle est voisine de 20°C), le nombre de sites libres sur les nouvelles racines formées est de plus en plus élevé, et la pénétration du *P. lycopersici* et du *C. coccodes* de plus en plus aisée. Vers la fin de la culture, le sol est trop froid pour le *C. coccodes* mais la température permet encore un développement du *P. lycopersici*. On l'isole à ce moment presque en culture pure, à partir de lésions beaucoup plus caractéristiques que celles des tomates de primeur.

La sensibilité du *P. lycopersici* à la compétition permet d'envisager avec espoir l'utilisation de méthodes de lutte biologique.

Reçu pour publication en avril 1976.

## SUMMARY

### STUDY OF SOME INTERACTIONS BETWEEN THE FUNGI ASSOCIATED WITH THE CORKY ROOT DISEASE OF TOMATO II. THE PARASITIC PHASE

The fungi which constitute the root parasitic complex (*Colletotrichum coccodes*, *Fusarium oxysporum*, *F. solani*, *Pyrenochaeta lycopersici*, *Rhizoctonia solani*) were inoculated on tomato seedlings using various combinations. Antagonistic or synergistic effects, varying with temperature, were observed. *F. oxysporum* and *F. solani* had an adverse action on *P. lycopersici* development. The effect of *F. oxysporum* was more evident at 20°C, that of *F. solani* at 28°C. The combination of *R. solani* with *C. coccodes*, *F. oxysporum* or *F. solani* caused larger lesions than those attributable to each of these fungi taken alone. *R. solani* progression was faster at 28°C than at 20°C.

These results allow an explanation of the different observed evolution of tomato root fungi in Lebanon in Spring and in Autumn.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CLERJEAU M., 1976. Exigences thermiques de croissance et d'agressivité de divers isolats de *Pyrenochaeta lycopersici* SCHNEIDER et GERLACH. *Ann. Phytopathol.*, (sous presse).
- CLERJEAU M., CONUS M., 1973. Méthode rapide de contamination de jeunes plantules de tomates par *Pyrenochaeta lycopersici* SCHNEIDER et GERLACH. *Ann. Phytopathol.*, 5 (2), 143-150.
- DAVET P., 1969. Quelques agents de nécrose des racines de tomate au Liban. *Ann. Phytopathol.*, 1 (hors-série), 127-131.
- 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 (1), 53-63.
- DAVET P., 1976. Étude de quelques interactions entre les champignons associés à la maladie des racines liégeuses de la Tomate. I. Phase non parasitaire. *Ann. Phytopathol.*, 8 (2), 172-183.



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

II. — PHASE 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

26 AOUT 1977

O. R. S. I. O. M.

Collection de Références

n° 22147  
B

PZ A  
CR