

# Stimulation de la réaction de défense de la tomate contre le *Phytophthora parasitica* par le Phosétyl Al et par des éliciteurs fongiques.

Annie VERNENGHI et A. RAVISE\*

STIMULATION DE LA REACTION DE DEFENSE DE LA TOMATE CONTRE LE *PHYTOPHTHORA PARASITICA* PAR LE PHOSETYL AL ET PAR DES ELICITEURS FONGIQUES.

Annie VERNENGHI et A. RAVISE.

*Fruits*, Jul.-aug. 1985, vol. 40, n° 7-8, p. 495-502.

RESUME - Chez un cultivar de tomate résistant aux *Phytophthora* sp., des substances inhibitrices sont élaborées en réaction à l'infection - notamment des dérivés oxygénés d'acides polyéniques et des composés phénoliques - Des dosages comparatifs de teneurs en composés phénoliques et des analyses par chromatographie en phase liquide à haute performance indiquent que l'élaboration des produits de défense est accrue par un traitement avec le Phosétyl Al tant chez le cultivar résistant que chez le cultivar sensible avec blocage du parasite. Des résultats similaires sont obtenus par l'application de deux éliciteurs fongiques. Des perspectives de traitement de la tomate contre d'autres parasites que les mildious peuvent-elles être envisagées à partir de cette modulation ?

## INTRODUCTION

En 1827, René CAILLIE, sur la route de Tombouctou, fut atteint du scorbut à Kankan où il demeura plusieurs mois entre la vie et la mort. C'est dire combien la culture de la tomate en Afrique mais aussi au Moyen-Orient, en Asie, en Amérique centrale et du sud, où les traditions alimentaires reposaient sur la consommation quasi-exclusive de céréales locales ou de tubercules, représente un appoint nutritif important, non seulement comme aliment frais mais aussi comme source de vitamines et de sels minéraux.

Le berceau d'origine de la tomate est la Cordillère des Andes. Cette plante, introduite vers 1550 en Italie, fut connue dans tout le bassin méditerranéen dès la fin du

16ème siècle et en Afrique au 18ème siècle. Elle est actuellement cultivée dans toutes les régions tempérées et celles à climat chaud.

Cependant, la comparaison des rendements moyens obtenus - 100 t/ha en France contre 12 t/ha au Liban et moins encore en Afrique - rend compte de la pression parasitaire. Les pertes considérables résultent d'attaques de parasites de racines - Nématodes, agent du Corky root et flore fongique du sol -, de maladies vasculaires - verticilliose et fusariose -, d'attaques du collet - *Phytophthora* sp. - et de nombreuses infections foliaires d'origine bactérienne cryptogamique ou virale.

Des mécanismes de résistance communs à plusieurs maladies existent chez la tomate : pour deux maladies vasculaires, le flétrissement bactérien et la fusariose (KAAN et LATERROT, 1977) et pour des infections à *Phytophtho-*

\* - Services scientifiques de l'ORSTOM - 70-74 route d'Aulnay

93140 BONDY.

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 23111 95 M

Cite : B 23111 ex. 1

Date : 86/12/22

*ra* sp. (RAVISE et TANGUY, 1971). Cependant, les réactions au parasitisme sont particulièrement complexes ; il n'a pas été possible, jusqu'à maintenant, de déceler des substances inhibitrices majoritaires en dehors de composés phénoliques (MATTA et al., 1969 ; RAVISE et TRIQUE, 1972 ; DANKO et CORDEN, 1981 ; TRIQUE, 1981 inter al.), d'un alcaloïde (HAMMERSCHLAG et al., 1975 ; LANGCAKE et al., 1975), de sesquiterpènes (Mc CANCE et DRYSDALE, 1975 ; HUTSON et SMITH, 1980) et de substances polyacétyléniques (de WIT et KODDE, 1981). La plante élabore vraisemblablement une série de barrières biochimiques, certaines des substances existant en faible concentration avant l'infection, d'autres étant synthétisées après l'intrusion parasitaire.

Nous avons identifié plusieurs sesquiterpènes, des dérivés oxygénés d'acides polyéniques et des composés phénoliques élaborés en réaction à l'infection par le *P. parasitica* et le *Verticillium albo-atrum* chez deux cultivars possédant des caractères de résistance à ces parasites (VERNENGI, 1985 ; VERNENGI et al., 1985). Dans le cas des *Phytophthora* sp. la réaction de défense peut être stimulée par l'application de Phosétyl Al (VO THI HAI, 1979 ; BOMPEIX et al., 1980 ; DURAND et SALLE, 1981 ; BOMPEIX et al., 1981 ; VERNENGI, 1985). Nous présentons des résultats analytiques - dosages de composés phénoliques et analyses en C.L.H.P. - qui indiquent les similitudes entre les modifications métaboliques observées chez un cultivar tolérant et celles provoquées par le Phosétyl Al et deux éliciteurs chez un cultivar sensible.

## MATERIEL ET TECHNIQUES

### La plante hôte.

Deux cultivars de tomate sont utilisés : Piéraline possédant les gènes de résistance Ph+S au mildiou et Ve à la verticilliose, Pieralbo isogénique de Piéraline par l'allèle Ve. Ils sont cultivés en serre, la température variant de 22 à 30°C en été, de 18 à 24°C en hiver avec un éclairage d'appoint. Les jeunes plants âgés de 10 jours sont transplantés en pots dans un mélange de terre franche, de terreau et de tourbe dans la proportion 2-2-1. Les infections expérimentales sont réalisées au stade montaison entre la troisième et la quatrième semaine. Les feuilles pour essais *in vitro* sont prélevées sur plants âgés d'un mois.

### L'agent pathogène.

Le *Phytophthora parasitica* est un champignon polyphage de la classe des phycomycètes. Chez la tomate, il provoque une pourriture molle du collet, l'affaissement des assises parenchymateuses, la chute puis la fanaison du plant.

La souche utilisée dans nos essais fut isolée au Liban sur plants de tomate. Elle est conservée en tubes sur milieu synthétique minéral gélosé additionné de thiamine. L'ino-

culum est préparé en boîte de Pétri puis en erlenmeyer en milieu liquide (RAVISE, 1972). L'incubation a lieu en étuve à 28°C et à l'obscurité.

### Les infections expérimentales.

Une scarification pratiquée au niveau du collet de chaque plant facilite la pénétration du champignon. La dose d'inoculum correspond à environ 10 mg de mycélium sec. L'incubation se déroule en serre où température et degré d'hygrométrie sont contrôlés. Après 7 à 10 jours, selon la saison, les plants sont arrachés, les tissus de collets et de racines sont conservés séparément à -18°C.

### *In vitro.*

Les expériences sont réalisées sur feuilles adultes. Après désinfection superficielle, les feuilles sont blessées à la base du limbe par un emporte-pièce de 6 mm de diamètre. Les implants calibrés (10 mm de diamètre) de *P. parasitica*, prélevés sur des cultures en boîte de Pétri âgées d'un mois sont déposés sur la blessure. Les feuilles sont maintenues en survie sur une solution de tampon phosphate de Sørensen, 1/15 M, additionnée de sulfate de polymyxine à 20 ppm.

### Application des médiateurs.

L'acide  $\alpha$  amino-oxy-acétique (AOA) est un inhibiteur compétitif de la phényl ammoniac-lyase (PAL), enzyme du cycle des phénylpropanoïdes. Il est appliqué en serre sur plants entiers. Le traitement débute une semaine avant l'inoculation de *P. parasitica* par trois applications d'AOA dont la dernière intervient la veille de l'infection. Puis quatre applications sont espacées entre le jour d'inoculation et la récolte. La dose de 1 mg dissous dans 25 ml d'eau est appliquée par arrosage de la base du plant.

### *In vitro.*

Les différents médiateurs sont ajoutés au milieu tampon aux concentrations suivantes :

- Tris-O-éthyl phosphonate d'aluminium (TEPA) : 200  $\mu$ g/ml.
- Acide arachidonique : 40  $\mu$ g/ml.
- Glucosamine : 35  $\mu$ g/ml.

L'incubation se déroule en éclaircissement continu de 150 lux/m<sup>2</sup> et à la lumière du jour pendant 8 heures, à une température de 25°C, pendant 110 heures.

### Extraction.

Les tissus de feuilles ou de racines sont broyés dans le méthanol 50 p. 100 réfrigéré à l'aide d'un broyeur Turmix. La diffusion des substances est réalisée à l'obscurité

et à température ambiante pendant 24 heures.

### Techniques analytiques.

Les composés phénoliques sont dosés par la méthode de Folin-Ciocalteu (1927). Les lectures de densité optique sont réalisées sur un spectrophotomètre Beckman à 725 nm. L'estimation quantitative de phénols totaux est réalisée grâce à une gamme étalon d'acide chlorogénique  $10^{-4}$  M. Les teneurs des différents extraits sont exprimées en  $\mu\text{g}$  d'équivalent d'acide chlorogénique par gramme de tissus frais.

Les chromatographies analytiques et les tests biologiques sont effectués en chromatographie sur couche mince (C.C.M.). Les principaux systèmes d'éluion sont les suivants :

- |                                 |   |
|---------------------------------|---|
| - pour les alcools diéniques    | Hx-Ae (2:1)<br>Hx-Ae-Me (50:50:5)         |
| - pour les sesquiterpènes       | Hx-Ae-Me (50:50:5)<br>Hx-Ae-Me (50:80:12) |
| - pour les composés phénoliques | Hx-Ae-Me (50:80:12)<br>Clf-Me (85:15)     |

La chromatographie liquide à haute performance (C.L.H.P.) permet une comparaison très fine des différents extraits entre eux. Deux types de colonne sont utilisés :

- Colonne de silice  $5\mu\text{-}3/8' \times 30\text{ cm}$  - éluee par des mélanges en proportion croissante d'hexane, d'acétate d'éthyle et de méthanol.

Cette technique permet l'éluion des alcools diéniques et des sesquiterpènes.

- Colonne de silice  $7\mu$  greffée en C18 -  $1/2' \times 50\text{ cm}$  - éluee par un gradient de concentration croissante de méthanol (5 à 99 p. 100) dans une solution acétique à 5 p. 1000.

L'analyse est réalisée par un détecteur à ultraviolet Shimadzu SPD-2A.

### Tests de toxicité.

La toxicité des extraits est éprouvée en C.C.M. pour le *Cladosporium cladosporioides* (VERNENGGHI, 1985) et en lames à concavité pour le *P. parasitica* (RAVISE et TRIQUE, 1972).

## RESULTATS

### Evolution des infections expérimentales.

- Sur plants.

Les plants du cultivar Piéraline présentent de légères attaques corticales brunes et sèches au niveau du collet,

une partie du système racinaire porte des petites lésions brunes non évolutives. Par contre, les plants du cultivar Piéralbo présentent des symptômes typiques : apparition de nécroses brun clair à rougeâtre sur le collet et la partie supérieure du pivot, affaissement des assises parenchymateuses et fanaison des plants atteints.

- Sur feuilles.

Après 110 heures d'incubation les feuilles du cultivar Piéraline inoculées sont partiellement envahies sur une longueur de 2 à 3,5 cm par les filaments mycéliens. Les feuilles placées sur une solution de TEPA présentent des lésions de 1,5 cm limitées par une zone brun foncé large de 1 à 3 mm. Sur les feuilles du cultivar Piéralbo, les tissus du limbe sont régulièrement colonisés par le *P. parasitica*.

### Evolution des teneurs en composés phénoliques totaux.

Nous observons une accumulation de substances phénoliques dans les tissus des plants du cultivar Piéraline inoculés, l'accroissement étant plus important dans les lots traités par le TEPA. Par contre, chez le cultivar Piéralbo, la sensibilité au *P. parasitica* se traduit par une chute des teneurs en composés phénoliques. Dans les feuilles traitées, la forte augmentation de ces teneurs correspond au blocage de l'infection. Les tableaux 1 et 2 indiquent ces évolutions.

Il apparaît, dans le tableau 1, une relative cohérence de l'action de l'AOA dans les 3 essais. La réduction de synthèse varie de 20 à 28 p. 100 chez les plants-témoins, elle s'établit entre 18 et 26 p. 100 chez les plants inoculés qui présentent, en fin d'expérience, d'importantes nécroses brunes sur l'ensemble du système racinaire. La stimulation provoquée par le parasite variant entre 36 et 42 p. 100 selon les essais est toujours supérieure à l'inhibition provoquée par l'application d'AOA. Nous constatons qu'à la progression limitée des hyphes du parasite dans les tissus des limbes inoculés correspond une nette stimulation de la synthèse des composés phénoliques. Celle-ci est accrue de 24 p. 100 par le TEPA, elle correspond à une réduction puis à un blocage de la colonisation des tissus.

Le tableau 2 indique que les 2 éliciteurs fongiques induisent une nette stimulation de la synthèse en composés phénoliques totaux dans les feuilles de cultivar Piéralbo. Cette stimulation est moindre que celle obtenue avec un traitement par le TEPA.

### Résultats analytiques.

Les études analytiques en T.L.C. et C.L.H.P. sur colonne de silice indique l'accumulation de plusieurs groupes de substances inhibitrices pour le *P. parasitica* (VERNENGGHI, 1985). Parmi ceux-ci, les principaux sont des sesquiterpènes [Rf 0,35 et 0,45 en Hx-Ae-Me (50:50:5) ; Rf 0,75 en Hx-Ae-Me (50:80:12), des alcools diéniques (Rf 0,65 en Hx-Ae-

TABLEAU 1 - Concentrations en composés phénoliques totaux exprimées en  $\mu\text{g}$  d'équivalent d'acide chlorogénique par g de tissus frais dans les racines ou les feuilles du cultivar Piéraline selon les traitements appliqués.

Entre parenthèses : modulation par rapport au témoin  
NT : non testé.

Motifs	Plants			Feuilles
	1ère série	2ème série	3ème série	Moyenne des résultats
Témoin	390	420	500	687
Témoin+ AOA	310 (-20 %)	332 (-21 %)	360 (-28 %)	NT
Témoin+ TEPA	NT	NT	NT	640 (-7,8 %)
Inoculé par <i>P. parasitica</i>	530 (+ 36 %)	580 (+ 38 %)	710 (+ 42 %)	785 (+ 14 %)
Inoculé par <i>P. parasitica</i> + AOA	435 (+ 18 %)	440 (+ 14 %)	535 (+ 16 %)	NT
Inoculé par <i>P. parasitica</i> + TEPA	NT	NT	NT	857 (+ 24 %)

TABLEAU 2 - Teneurs en phénols totaux exprimés en  $\mu\text{g}$  d'équivalent d'acide chlorogénique par gramme de tissus frais dans les tissus de feuilles de Piéralbo après 110 h. de survie selon le traitement appliqué.

	Teneurs en phénols totaux	Modulation par rapport au témoin
Témoin	520	-
Inoculé par <i>P. parasitica</i>	410	-22 %
Inoculé par <i>P. parasitica</i> + TEPA	855	+64 %
Inoculé + Acide arachidonique	645	+24 %
Inoculé + Glucosamine	640	+23 %

(2:1), Rf 0,90 en Hx-Ae-Me (50:50:5)] la tomatine ou son aglycone et des composés phénoliques dont nous avons dosé l'évolution. Leur toxicité est mise en évidence par des études *in vitro* tant par C.C.M. pour le *C. cladosporioides* qu'en lames à concavité pour le *P. parasitica*. La chromatographie d'extraits méthanoliques sur colonne de silice greffée en C.18 éluée par un gradient de 5 à 99 p. 100 de méthanol dans une solution acétate à 5 p. 1000 avec détection dans l'ultraviolet à 250 nm rend assez fidèlement compte de la réaction de défense de la Tomate. A cette longueur d'onde sont décelées les modifications de concentrations en composés phénoliques et en dérivés oxygénés d'acides gras insaturés, principalement les alcools diéniques (VERNENGI, loc. cit.). Des vérifications expérimentales à l'aide de produits de synthèse (\*) (alcools diéniques) ou commerciaux (composés phénoliques) permettent de repérer, dans ce système chromatographique, les substances inhibitrices.

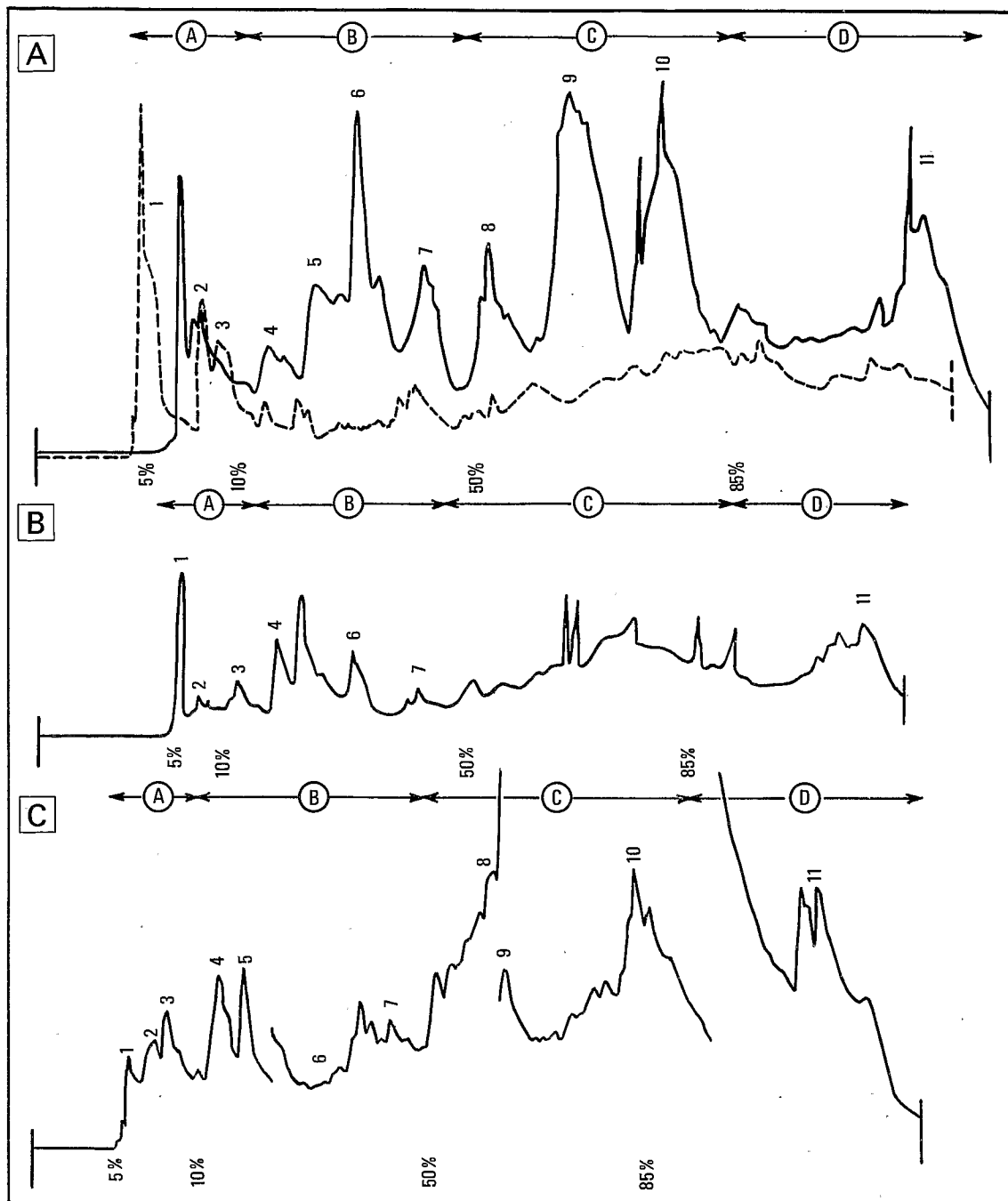
Les figures 1 et 2 indiquent la réaction des deux cultivars à l'infection et aux différents traitements appréciés par C.L.H.P. des extraits méthanoliques. Même dans le cas de

Piéralbo, sensible au *P. parasitica*, intervient l'élaboration, en quantités insuffisantes, de substances de défense.

Alors que l'application d'AOA, inhibiteur compétitif de la PAL, réprime partiellement la synthèse de composés phénoliques (figure 1) l'application de TEPA en stimule la synthèse. Le tableau 3 présente pour le cultivar Piéraline la modulation de ces réactions selon les traitements appliqués. Les résultats sont similaires pour le cultivar Piéralbo traité par le TEPA ou par les deux éliciteurs. Les conséquences de la modulation sont particulièrement importantes dans la zone (B) de chromatogrammes pour les pics 4 à 6 et surtout pour le pic 7 ainsi que pour les pics 8 à 10 de la zone (C). Les substances éluées dans ces deux zones présentent toutes une forte toxicité pour le *C. cladosporioides* en C.C.M. et pour le *P. parasitica* en lames à concavité.

Les pics 4 à 7 correspondent à des produits donnant des réactions de nitrosation positive, présumés phénoliques et instables. Il pourrait s'agir d'esters et de glucosides d'acides cinnamiques. La zone (C) correspond principalement à des acides cinnamiques et benzoïques. Nous notons en particulier des similitudes d'éluion entre le pic 9 et les acides chlorogénique, dihydroxybenzoïque, caféique et la vanilline. Le pic 10 correspond à l'éluion des acides férul-

(\*) - Les alcools diéniques de synthèse ont été préparés par M. KUNESCH et Mmes RAMIANDRASOA et CHUILON par synthèse chimique au laboratoire INRA-CNRS des Médiateurs Chimiques.



### PLANCHE 1

Analyse comparative ( $\neq$  1 g de tissus frais) en C.L.H.P. de la composition d'extraits méthanoliques de tissus de plants du cultivar Piéraline inoculés (A—) ou non (A--→) par le *P. parasitica*, inoculés et traités par l'AOA (B) et d'extraits de tissus de feuilles inoculés et traités par le TEPA (C). Colonne de silice 7  $\mu$  greffée en C 18 - 1/2' x 50 cm - gradient de méthanol de 5 à 99 p. 100 dans une solution acétique à 5 p. 1000. Débit 2,5 ml/mn, défilement 5 mm/mn. Détection UV : 250 nm, 1 m V. S = 0,64.

### PLANCHE 2

Analyse comparative ( $\neq$  1 g de tissus frais) en C.L.H.P. de la composition d'extraits méthanoliques de tissus de feuilles du cultivar Piéralbo inoculés (A—) ou non (A--→) par le *P. parasitica*, inoculés et traités par le TEPA (B), inoculés et traités par l'acide arachidonique (C). Conditions expérimentales : voir planche 1.

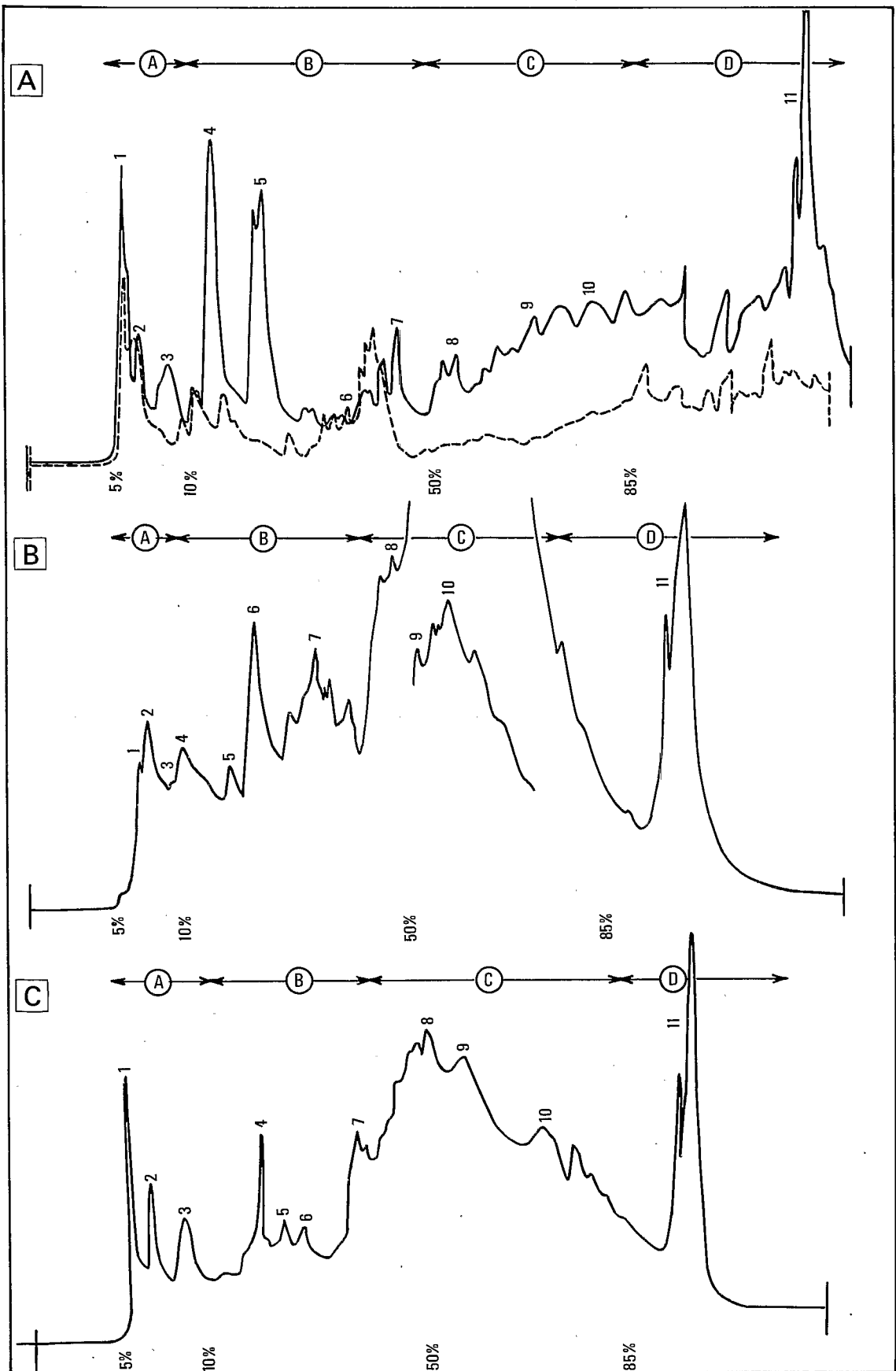


TABLEAU 3 - Tableau synoptique des concentrations relatives en composés phénoliques (zones B et C) et en dérivés oxygénés d'acides polyéniques (zone D) selon les traitements chez le cultivar Piéraline inoculé par le *P. parasitica*. Analyses en C.L.H.P. - Colonne de silice greffée en C 18, 1/2' x 50 cm O.D.S., gradient de 5 à 99 p. 100 de méthanol en solution acétique à 5 p. 1000, détection U.V. à 250 nm. (Les tests biologiques révèlent une forte toxicité *in vitro* pour les pics 5 à 11).

Motifs	Zones				B			C			D
	pic 4	pic 5	pic 6	pic 7	pic 8	pic 9	pic 10	pic 11			
Témoin	+	+	traces	+	traces	traces	traces	traces			
Inoculé par <i>P. parasitica</i>	+	++	++	++	+++	+++	+++	+++			
Inoculé par <i>P. parasitica</i> + AOA	+	+	+	traces	traces	traces	traces	+			
Inoculé par <i>P. parasitica</i> + TEPA	+	++	++	++	++++	++++	++++	+++			

lique et p. coumarique et du diméthoxybenzaldéhyde. Enfin, la zone (D) correspond à l'élution des esters méthyliques des acides linoléique et linoléique ainsi que de leurs dérivés oxygénés, principalement d'alcools diéniques dont nous avons établi la toxicité (VERNENGI et al., 1985).

#### DISCUSSION - CONCLUSION

Nous avons établi que la réaction de défense des deux cultivars de Tomate au *P. parasitica* correspond à des synthèses actives de plusieurs substances inhibitrices. Parmi celles-ci prédominent des composés phénoliques et des alcools diéniques dont l'élaboration est naturellement stimulée chez le cultivar résistant et accrue dans le cultivar sensible par le TEPA et par les éliciteurs. La comparaison de ces deux réactions fait clairement apparaître que le TEPA (et les éliciteurs) stimule les mêmes biosynthèses chez les cultivars Piéraline et Perialbo.

Plusieurs études indiquent que, chez la Tomate, la résistance aux maladies est en relation avec l'accumulation de composés phénoliques, contre la fusariose (MATTA et al., 1969 ; DANKO et CORDEN, 1981), la verticilliose (TJAMOS et SMITH, 1974, 1975 ; HUTSON et SMITH, 1980), des *Phytophthora* sp. (RAVISE et TRIQUE, 1972 inter. al.). Il en est de même chez le Tabac contre le virus de la mosaïque (LEGRAND et al., 1976), cette réaction pouvant être partiellement réprimée par l'application d'AOA (MANSALA et al., 1980). La formation de nécroses bloquantes en réaction au *P. capsici* chez la Tomate peut être contrebalancée par l'application d'AOA (FETTOUCHE et al., 1980). D'après nos analyses, l'action inhibitrice de l'AOA,

qui est partielle, concerne les produits dont la synthèse est stimulée par le TEPA (VO THI HAI et al., 1979 ; BOMPEIX et al., 1980). Ce fongicide, dont l'action directe sur le parasite est faible (BOMPEIX et al., 1981 ; BOMPEIX et SAINDRENAN, 1984), stimule aussi les réactions de défense chez la Vigne contre le mildiou (RAYNAL et al., 1980), le Haricot contre l'antracnose (ABU JAWDAH, 1981), le Poivron et le Tabac contre le *P. nicotianae* (GUEST, 1984). D'après nos résultats, si le TEPA et les deux éliciteurs ne modifient pas le métabolisme de l'hôte, ils amplifient sa réaction de défense contre le *P. parasitica*, dans le cas du cultivar résistant et provoquent le passage de la sensibilité à la résistance chez le cultivar sensible.

Ainsi, il apparaît possible de moduler la réaction de défense de la Tomate contre le *P. parasitica* soit par l'application d'un inhibiteur de synthèse des phénylpropanoïdes soit par un fongicide systémique ou par des éliciteurs fongiques. Cette modulation est mise en évidence tant par l'évolution des symptômes que par des méthodes analytiques. La plasticité des mécanismes de défense de l'hôte ouvre plusieurs perspectives d'application. La plus immédiate correspond à des traitements d'appoint chez des variétés de Tomate possédant des caractères de résistance aux *Phytophthora* sp. pour enrayer des attaques tardives de pourriture molle des fruits. Dans l'avenir, des fongicides systémiques stimulant les réactions de défense pourraient être recherchés pour lutter contre des complexes de parasites cryptogamiques (vasculaires et foliaires) de la Tomate quand les caractères de résistance n'assurent pas une protection complète sous une forte pression d'inoculum ou dans des conditions climatiques temporairement défavorables.

#### BIBLIOGRAPHIE

ABU JAWDAH (Y.). 1981.

Etude de l'effet du Phosétyl aluminium (Alette) vis-à-vis de l'antracnose du haricot. *Parasitica*, 37, 3-13.

BOMPEIX (G.), FETTOUCHE (F.) et SAINDRENAN (P.). 1981.

Mode d'action du phosétyl Al. *Phytiatr. Phytopharm.*, 30, 257-272.

BOMPEIX (G.), RAVISE (A.), RAYNAL (G.), FETTOUCHE (F.) et DURAND (M.C.). 1980.

Modalités de l'obtention des nécroses bloquantes sur feuilles défectées de tomate par l'action du tri-O-éthyl phosphonate d'aluminium, hypothèses sur son mode d'action *in vivo*. *Ann. Phytopathol.*, 12 (4), 337-351.

- BOMPEIX (G.) et SAINDRENAN (P.). 1984.  
In vitro antifungal activity of fosetyl Al and phosphorous acid on *Phytophthora* sp.  
*Fruits*, 39 (12), 777-786.
- DANKO (S.J.) et CORDEN (M.E.). 1981.  
Partial purification of fungitoxic substances from tomato plants inoculated with *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*.  
*Phytopathology*, 71, 104.
- DE WIT (P.J.G.M.) et KODDE (E.). 1981.  
Induction of polyacetylenic phytoalexins in *Lycopersicon esculentum* after inoculation with *Cladosporium fulvum* (syn. *Fulvis Fulva*).  
*Physiol. Plant Pathol.*, 18, 143-148.
- DURAND (M.C.) et SALLE (G.). 1981.  
Effet du tris-O-éthyl phosphonate d'aluminium sur le couple *Lycopersicum esculentum* MILL. (Var. Piéraline), *Phytophthora capsici* LEON. Etude cytologique et cytochimique.  
*Agronomie*, 1, 723-732.
- FETTOUCHE (F.), RAVISE (A.) et BOMPEIX (G.). 1981.  
Suppression de la résistance induite - phosétyl Al - dans la tomate à *Phytophthora capsici* avec deux inhibiteurs - glyphosate et acide  $\alpha$  amino-oxyacétique.  
*Communication 20ème Colloque S.F.P., Brest 7-9 mai 1981.*
- FOLIN (O.) et CIOCALTEU (V.). 1927.  
On tyrosine and tryptophane determination in proteins.  
*J. Biol. Chem.*, 73, 627-650.
- GUEST (D.I.). 1984.  
Modification of defense responses in tobacco and capsicum following treatment with fosethyl-Al [Aluminium tris (O-ethyl phosphonate)].  
*Physiol. Plant Pathol.*, 25, 124-134.
- HAMMERSCHLAG (F.) et MACE (M.E.). 1975.  
Antifungal activity of extracts from *Fusarium* wilt-susceptible and resistant tomato plants.  
*Phytopathology*, 65, 93-94.
- HUTSON (R.A.) et SMITH (I.M.). 1980.  
Phytoalexins and tyloses in tomato cultivars infected with *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* or *Verticillium albo-atrum*.  
*Physiol. Plant Pathol.*, 17, 245-257.
- KAAN (F.) et LATERROT (H.). 1977.  
Mise en évidence de la relation entre des résistances de la tomate à deux maladies vasculaires : le flétrissement bactérien et la furariose pathotype 2.  
*Ann. Amél. Plantes*, 27, 25-34.
- LANGCAKE (P.) et WICKINS (S.G.S.). 1975.  
Studies on the action of the dichlorocyclopropanes on the host-parasite relationships in the rice blast disease.  
*Physiol. Plant Pathol.*, 7, 113-116.
- LEGRAND (M.), FRITIG (B.) et HIRTH (L.). 1976.  
Enzymes of the phenylpropanoid pathway and the necrotic reaction of hypersensitive tobacco to TMV.  
*Phytochemistry*, 15, 1353-1359.
- MASSALA (R.), LEGRAND (M.) et FRITIG (B.). 1980.  
Effect of  $\alpha$  amino-oxyacetate, a competitive inhibition of phenyl alanine ammonia-lyase, on the hypersensitive resistance of tobacco to tobacco mosaic virus.  
*Physiol. Plant Pathol.*, 16, 213-226.
- MATTA (A.), GENTILE (I.) et GIAI (I.). 1969.  
Accumulation of phenols in tomato plants infected by different forms of *Fusarium oxysporum*.  
*Phytopathology*, 59, 512-513.
- Mc CANCE (D.J.) et DRYSDALE (R.B.). 1975.  
Production of tomatine and rishitin in tomato plants inoculated with *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*.  
*Physiol. Plant Pathol.*, 7, 221-230.
- RAVISE (A.). 1972.  
Observations sur la nutrition de souches de *Phytophthora* de Bary parasites de cultures tropicales.  
*Agron. Trop.*, 27, 309-320.
- RAVISE (A.) et TANGUY (J.). 1971.  
Relations entre les constituants phénoliques de divers *Lycopersicum* MILL. et leur résistance à plusieurs espèces de *Phytophthora* de Bary.  
*C.R. Acad. Sc.*, 272, 1252-1255.
- RAVISE (A.) et TRIQUE (B.). 1972.  
Réactions phénoliques et production de phytoalexine chez des plantules de *Lycopersicum* MILL. infectées par des souches de *Phytophthora* de Bary.  
*C.R. Acad. Sc.*, 274, 1505-1508.
- RAYNAL (G.), RAVISE (A.) et BOMPEIX (G.). 1980.  
Action du tris-O-éthyl phosphonate d'aluminium sur la pathogénie de *Plasmopara viticola* et sur la stimulation des réactions de défense de la vigne.  
*Ann. Phytopathol.*, 12, 163-174.
- TJAMOS (E.C.) et SMITH (I.M.). 1974.  
The role of phytoalexins in the resistance of tomato to *Verticillium* wilt.  
*Physiol. Plant Pathol.*, 4, 249-259.
- TJAMOS (E.C.) et SMITH (I.M.). 1975.  
The expression of resistance to *Verticillium albo-atrum* in monogenically resistant tomato varieties.  
*Physiol. Plant Pathol.*, 6, 215-225.
- TRIQUE (B.). 1981.  
Intéactions métaboliques précoces dans quelques relations parasitaires *Lycopersicon - Phytophthora*.  
*Thèse de doctorat ès-Sciences, Brest*, 106 p.
- VERNENGGHI (A.). 1985.  
Réactions de défense du *Lycopersicum esculentum* MILL. à des infections cryptogamiques : mise en évidence de phytoalexines et de leurs propriétés inhibitrices.  
*Thèse de doctorat de 3ème cycle. Université P. et M. Curie, Paris VI.*
- VERNENGGHI (A.), EINHORN (J.), KUNESCH (G.), MALOSSE (C.), RAMIANDRASOA (F.) et RAVISE (A.). 1985.  
Propriétés inhibitrices in vitro de dérivés oxygénés d'acides gras polyinsaturés élaborés chez le *Lycopersicum esculentum* MILL. en réaction à l'infection par le *Phytophthora parasitica* DAST.  
*C.R. Acad. Sc.*, (sous presse).
- VO THI HAI, BOMPEIX (G.) et RAVISE (A.). 1979.  
Rôle du tris-O-éthyl phosphonate d'aluminium dans la stimulation des réactions de défense des tissus de tomate contre le *Phytophthora capsici*.  
*C.R. Acad. Sc.*, 288, 1171-1174.

