

## Variabilité du pouvoir pathogène chez le *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*

HENNI J., C. BOISSON \* et J.P. GEIGER \*

Département de Biologie, Université d'Oran, Es-Senia, Algérie

\* Laboratoire de Phytopathologie Tropicale, ORSTOM, Montpellier, France

**Résumé.** Des essais ont été réalisés dans le but de vérifier la stabilité du pouvoir pathogène dans des descendance inter- et intraclonales de deux isolats de *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. Aucun changement de race n'a été enregistré; en revanche, des variations d'agressivité ont été observées. Chez l'un des isolats, cette variation se manifeste dans la descendance d'une culture jeune, tandis que chez le second, elle ne se révèle que dans la descendance de cultures âgées. Dans les deux cas, le niveau d'agressivité n'est pas lié à un morphotype particulier. Enfin, chez les deux isolats, le pouvoir pathogène est conservé au cours du vieillissement des cultures.

**Summary.** PATHOGENIC VARIABILITY IN *FUSARIUM OXYSPORUM* F. SP. *LYCOPERSICI*. Variation in pathogenicity was investigated in inter- and intra-clonal progenies of two strains of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. Only quantitative variations in virulence (but no race modification) have been noticed. For one of the strains the variations in virulence occurred in subcultures from young mother-culture, whereas the second strain exhibited such differences with aging of the mother-culture only. These differences were not depending on a particular morphotype.

### Introduction

L'étude du pouvoir pathogène au sein de l'espèce *Fusarium oxysporum*, a conduit à la définition de formes spécialisées théoriquement inféodées, chacune, à une plante-hôte unique; plus de 70 formes spécialisées ont ainsi été décrites (Messaien et Cassini, 1981).

La variabilité du pouvoir pathogène a été relativement peu étudiée chez cette espèce. Il est généralement admis que le pouvoir pathogène des *Fusarium* diminue après une longue période de culture et qu'il n'est pas toujours récupéré après un passage sur l'hôte (Armstrong *et al.*, 1940). Cependant, certaines études, ont démontré une grande stabilité du pouvoir pathogène au cours du vieillissement des spores (Messaien et Cassini, 1968).

Quand elle existe, la variabilité peut s'exprimer sur les deux composantes du pouvoir pathogène: virulence ou agressivité.

Bouhot (1981) a obtenu des changements de races chez le *F. oxysporum* f. sp. *melonis* par mutagenèse artificielle à la nitrosoguanidine. Ainsi ont été obtenus à partir de la race 0, des mutants appartenant aux races 1 et 2; de même, la race 1 a fourni des mutants de races 0, 2 et 1.2.

Follin et Laville (1966) ont observé une grande variabilité de l'agressivité dans la descendance d'un clone du *F. oxysporum* f. sp. *cubense* et ceci quelle que soit la nature de la bouture utilisée. Par exemple, le pouvoir pathogène peut diminuer, puis augmenter et reprendre son niveau initial.

La morphologie des thalles de *Fusarium* sp. varie très fréquemment. Aussi, est-il logique de s'interroger sur les relations entre morphologie et pouvoir pathogène.

Les résultats obtenus par Follin et Laville (1966) montrent à l'évidence que, chez le *F. oxysporum* f. sp. *cubense*, il n'y a aucune relation entre le morphotype d'une souche et son agressivité.

Ces résultats sont à l'encontre de l'opinion communément admise. Dans son ouvrage sur les *Fusarium*, Nelson (1981) considère, en effet, que les variants morphologiques d'isolats pathogènes voient leur pouvoir pathogène diminuer.

Ainsi chez le *F. oxysporum* f. sp. *melonis*, les variants morphologiques sont en général moins pathogènes que la forme sauvage (type duveteux ou sporodochial); en outre, à chaque morphotype correspondrait un niveau différent de pouvoir pathogène (Miller, 1945). Chez le *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* (Wellman and Blaisdell, 1941), le morphotype duveteux serait très pathogène alors que le morphotype ras muqueux serait peu pathogène. Chez le *F. oxysporum* f. sp. *apii* (Awuah and Lorbeer, 1988) et chez le *F. oxysporum* f. sp. *cepae* (Abawi and Lorbeer, 1965, 1971), le morphotype pionnotal et, pour la deuxième forme spécialisée, les variants morphologiques en général, seraient moins pathogènes que le morphotype sauvage sporodochial.

Les résultats souvent contradictoires exposés ci-dessus démontrent la nécessité d'étudier la variabilité du pouvoir pathogène des formes spécialisées du *F. oxysporum* et ses éventuelles relations avec la morphologie des thalles. Les recherches ont été abordées avec deux isolats du *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* provenant de plants de tomates fusariés récoltés respectivement en Algérie et en France.

## Matériels et méthodes

**Agent pathogène.** Les deux isolats IA et IF, originaires respectivement d'Algérie et de France, utilisés dans l'étude de la variabilité morphologique (Henni *et al.*, 1994), ainsi que leurs clones et sous-clones, ont été employés conjointement dans les recherches concernant la variabilité du pouvoir pathogène. Après inoculation sur des variétés différentielles, ces deux isolats se sont révélés appartenir à la race "1".

Les caractéristiques précises des isolats, le mode d'obtention des clones et sous-clones, les méthodes d'étude de la variabilité, les milieux et les conditions de culture ont déjà été décrits (Henni *et al.*, 1994). Dans l'étude de la variabilité interclonale, 10 clones de chaque isolat, provenant de cultures âgées de quelques jours et de culture âgées de 18 mois, ont été testés par inoculation expérimentale sur deux variétés de tomates. Dix

sous-clones provenant par isolement monospore de cultures jumelles (conservées à 4°C) des clones IA.A1 et IF.A1 âgées d'1 mois et de 7 mois, ont été inoculés aux mêmes variétés. Les résultats obtenus permettent d'apprécier la variabilité interclonale et la variabilité intraclonale chez deux isolats du *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*.

**Plante-hôte.** Deux variétés de tomate ont été utilisées: Tomate cv. Marmande RF (résistante à la race 1 du *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*) et Tomate cv. Supermarmande (sensible à la race 1).

**Technique d'inoculation.** Deux semaines après le semis, les jeunes plantes de tomate (stade apparition de la première feuille vraie) sont déterrées; leurs racines sont lavées à l'eau du robinet, puis mises à tremper pendant 15 min dans une suspension de microconidies titrant  $10^6$  spores/ml<sup>-1</sup>. Les microconidies proviennent d'une culture de la souche à inoculer âgée de 4 jours obtenue par étalement uniforme à la surface du milieu en boîte de Pétri d'une suspension dense de microconidies. Les témoins sont trempés dans l'eau pendant le même temps.

Plantules inoculées ou témoins sont ensuite repiqués dans des godets de 5 cm de diamètre, contenant du terreau. Selon les essais, cinq ou dix plantes de chaque variété sont utilisées pour chaque souche à inoculer.

**Conditions de culture des tomates.** Les jeunes tomates sont cultivées dans une chambre climatisée dont la température est de 25°C pendant la phase obscure, de 30°C pendant la phase éclairée; l'humidité relative varie de 100 à 70% durant les mêmes phases. L'éclairage artificiel est dispensé 12 h par jour par des lampes à vapeur de mercure; la quantité de lumière est de 9.000 lux.

**Estimation des symptômes.** Les symptômes externes (altérations foliaires) sont estimés deux fois à une semaine d'intervalle, deux et trois semaines après l'inoculation.

Les symptômes foliaires sont notés de la manière suivante:

feuille saine	0
cotylédon chlorosé	1
cotylédon nécrosé ou flétri	2
feuille vraie chlorotique	3
feuille vraie nécrosée	4
feuille vraie flétrie	5

Pour chaque plante, est calculé l'indice d'altération foliaire (I.A.F.):

$$\text{I.A.F. en \%} = \frac{\text{somme des notes recueillies}}{2 \times 2 + 5 \times (\text{nombre total de feuilles vraies})} \times 100$$

Le dénominateur représente la note maximale que pourrait obtenir la plante si toutes les feuilles étaient atteintes avec l'intensité maximale de symptômes (2 pour les cotylédons, et 5 pour les feuilles vraies). L'indice IAF varie de 0 à 100; plus il est élevé et plus la maladie est sévère. La note 0 correspond à une plante saine. La note 100 est donnée pour une plante totalement flétrie ou morte.

## Résultats

La variété de tomate cv. Marmande RF, isogénique en théorie de la Supermarmande, résistante à la race 1 du *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*, a été inoculée avec toutes les souches utilisées dans l'expérimentation décrite précédemment et n'a jamais montré de symptômes nets. Donc toutes les estimations des I.A.F. ont été obtenues sur la variété de tomate cv. Supermarmande.

**Variabilité interclonale.** La variabilité intraclonale été appréciée à l'aide de clones obtenus par isolements monospores à partir de cultures des isolats de IA et IF âgés de quelques jours et de 18 mois (cultures conservées à 4°C).

TABLEAU I. - Pouvoir pathogène (a) de clones d'origine monospore obtenus à partir d'une culture jeune (quelques jours) respectivement de l'isolat IF et de l'isolat IA de *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*.

TABLE I. - *Pathogenicity of clones issued from a young culture of the F. oxysporum f. sp. lycopersici isolate IF and isolate IA respectively.*

		IF				IA	
Isolat et clones	Morphotype	IAF		Isolat et clones	Morphotype	IAF	
		2 (b)	3 (b)			2 (b)	3 (b)
IF	duveteux	58 (a) (c)	100 (a)	IA	ras muqueux	92 (a)	100 (a)
A1	duveteux	69 (a)	100 (a)	A1	ras muqueux	52 (abc)	100 (a)
A2	cotonneux	24 (a)	60 (a)	A2	ras muqueux	38 (abc)	60 (bc)
A3	duveteux	54 (a)	70 (a)	A3	ras muqueux	49 (abc)	70 (b)
A4	duveteux	74 (a)	80 (a)	A4	ras muqueux	03 (b)	27 (d)
A5	duveteux	54 (a)	90 (a)	A5	ras muqueux	42 (abc)	60 (b)
A6	duveteux	45 (a)	75 (a)	A6	ras muqueux	48 (abc)	70 (bc)
A7	duveteux	67 (a)	90 (a)	A7	ras muqueux	70 (a)	70 (b)
A8	duveteux	60 (a)	94 (a)	A8	ras muqueux	65 (ac)	68 (b)
A9	cotonneux	62 (a)	70 (a)	A9	ras muqueux	50 (abc)	70 (b)
A10				A10	ras muqueux	13 (bc)	50 (c)

(a) Estimé par inoculation de 10 plants de tomates âgés de 14 jours de la variété Marmande VR sensible à la race 1 du *Fusarium* f. sp. *lycopersici*.

(b) IAF: indice d'altération foliaire en % estimé sur la totalité des plants inoculés (IAF = 100% pour les plants morts), respectivement 2 et 3 semaines après l'inoculation.

(c) La différence n'est pas significative au risque 5% si les valeurs de l'IAF sont accompagnées de la même lettre.

TABLEAU II. - Pouvoir pathogène (a) de clones d'origine monospore obtenus à partir d'une culture de 18 mois respectivement de l'isolat IF et de l'isolat IA de *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*.

TABLE II. - Pathogenicity of clones issued from a 18 months old culture of the *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* isolate IF, and isolate IA respectively.

IF				IA			
Isolat et clones	Morphotype	IAF		Isolat et clones	Morphotype	IAF	
		2 (b)	3 (b)			2 (b)	3 (b)
IF	duveteux	25 (a) (c)	54 (a)	IA	ras muqueux	43 (a)	100 (a)
B1	ras muqueux	30 (a)	60 (a)	B1	ras muqueux	27 (a)	82 (a)
B2	ras muqueux	24 (a)	70 (a)	B2	ras muqueux	26 (a)	69 (a)
B3	ras muqueux	25 (a)	49 (a)	B3	ras muqueux	57 (a)	80 (a)
B4	duveteux	33 (a)	89 (a)	B4	ras muqueux	50 (a)	80 (a)
B5	ras muqueux	31 (a)	61 (a)	B5	ras muqueux	50 (a)	71 (a)
B6	ras muqueux	43 (a)	57 (a)	B6	ras muqueux	56 (a)	81 (a)
	sous-type patch						
B7	ras muqueux	10 (a)	48 (a)	B7	ras muqueux	31 (a)	52 (a)
	sous-type patch						
B8	duveteux	27 (a)	50 (a)	B8	ras muqueux	33 (a)	86 (a)
B9	ras muqueux	24 (a)	62 (a)	B9	ras muqueux	51 (a)	66 (a)
B10	ras muqueux	0 (a)	0 (b)	B10	ras muqueux	46 (a)	80 (a)
	sous-type patch						

(a) Estimé par inoculation de 10 plants de tomates âgés de 14 jours de la variété Marmande VR sensible à la race 1 du *Fusarium* f. sp. *lycopersici*.

(b) IAF: indice d'altération foliaire en % estimé sur la totalité des plants inoculés (IAF = 100% pour les plants morts), respectivement 2 et 3 semaines après l'inoculation.

(c) La différence n'est pas significative au risque 5% si les valeurs de l'IAF sont accompagnées de la même lettre.

Les clones issus de cultures jeunes de l'isolat IF sont tous très pathogènes (Tableau I): trois semaines après l'inoculation, la majorité des plants inoculés est morte (de 6 à 10 selon les clones). Aucune différence significative des indices d'altération foliaire, estimés deux semaines ou trois semaines après l'inoculation, n'a pu être notée.

Contrairement aux observations faites pour l'isolat IF, les clones issus de cultures jeunes de l'isolat IA n'ont pas tous le même pouvoir pathogène (Tableau I). Cela est attesté par l'analyse de la variance par le test F des mesures de l'indice d'altération foliaire faites deux semaines et trois semaines après l'inoculation.

Ainsi, il apparaît que l'isolat IA et le clone A1 sont très pathogènes (toutes les plantes sont mortes lors de la deuxième observation), alors que le clone A4 est nettement moins pathogène, puisque, lors de la deuxième observation, aucune plante n'est morte et que 6 plantes sur les 10 inoculées ne montrent aucun symptôme foliaire (l'IAF correspondant est différent significativement de tous les autres).

Quelle que soit leur morphologie, les clones issus de l'isolat IF âgé de 18 mois ont tous le même pouvoir pathogène (Tableau II), sauf le clone B10 qui n'a provoqué aucun symptôme. Ce clone a été inoculé une seconde fois à la même variété de tomate et n'a provoqué que des symptômes légers.

TABLEAU III. - Pouvoir pathogène (a) de sous-clones d'origine monospore à partir d'une culture âgée de 1 mois respectivement du clone IF.A1 et du clone IA.A1 du *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*.

TABLE II. - Pathogenicity of 10 sub-clones issued from a 1 month old culture of the *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* clone IF.A1 and clone IA.A1 respectively.

Sous-clone	Clone parental			
	IF.A1		IA.A1	
	Nombre de jours après inoculation			
	8	14	9	15
1	0	10	4	9
2	0	9	8	9
3	0	9	7	10
4	0	-	5	10
5	0	10	8	10
6	0	8	8	10
7	0	10	9	10
8	0	-	8	10
9	0	-	5	10
10	0	8	7	10

(a) Dans chaque essais, 10 plants de tomates âgés de 14 jours de la variété Marmande VR sensible à la race 1 du *Fusarium* f. sp. *lycopersici* ont été inoculés. Le pouvoir pathogène des sous-clones a été estimé par le nombre de plants flétris.

(b) Tous les sous-clones issus du clone IF.A1 sont de morphotype duveteux; ceux qui sont issus du clone IA.A1 sont de morphotype ras muqueux.

En revanche, les clones de l'isolat IA provenant d'une culture âgée de 18 mois, sont tous très pathogènes; aucune différence significative entre l'isolat de départ et les différents clones n'a été détectée (Tableau II).

**V a r i a b i l i t é i n t r a c l o n a l e .**  
La variabilité intraclonale a été estimée à l'aide de sous-clones provenant des cultures jumelles des clones IA.A1 et IF.A1, âgées d'un mois et de sept mois.

Le pouvoir pathogène des sous-clones provenant des cultures jumelles âgées d'un mois a été estimé simplement par le nombre de plantes flétries et de plantes saines. Les résultats (Tableau III) montrent que tous les sous-clones sont, comme les clones d'origine, très pathogènes (la majorité des plantes inoculées est flétrie deux semaines après l'inoculation) et qu'il ne semble pas y avoir de différence entre eux.

Les sous-clones issus de la culture jumelle de IA.A1 âgée de 7 mois ont des morphotypes différents et sont tous très pathogènes (Tableau IV). En revanche, les indices d'altération foliaires des tomates inoculées avec le clone IF.A1 et 10 de ses sous-clones varient assez fortement et il apparaît des différences significatives entre les sous-clones 6 et 8 le plus pathogènes et le sous-clone 1 le moins pathogène; cependant, ces indices foliaires, correspondant aux extrêmes, ne diffèrent pas significativement de ceux des plantes inoculées avec les autres sous-clones qui varient de 51 à 89% (Tableau IV).

### Discussion

Les expériences mises en place permettent d'apprécier l'influence du vieillissement sur le pouvoir pathogène des cultures du *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*. Il apparaît que le pouvoir

pathogène est conservé même après des temps de culture assez longs: 7 mois pour les clones, 18 mois pour les isolats d'origine. Seul un clone provenant d'une culture âgée de 18 mois semble être presque totalement dépourvu d'agressivité, tout en ayant conservé sa virulence à l'égard de la Tomate cv. Supermarmande. Ce résultat a été vérifié avec d'autres formes spécialisées de *F. oxysporum* f. sp. *vasinfectum* (Assigbetse, 1993) et *elaeidis* (Dossa, communication personnelle); il correspond à l'opinion exprimée par Messiaen et Cassini (1968), mais est en contradiction avec les conclusions tirées par Armstrong *et al.* (1940). Seul un clone provenant d'une culture âgée de 18 mois semblait avoir perdu presque toute agressivité, tout en ayant conservé sa virulence à l'égard de la Tomate cv. Supermarmande.

Nos essais n'ont pas révélé de modification de la virulence dans la descendance par

microconidies des isolats ou des clones. La variété de tomate cv. Marmande RF n'a jamais montré de symptômes nets. Il est donc certain qu'il n'y a pas eu de changement de virulence de la race 1 vers la race 2.

En revanche, il est apparu plusieurs fois des variations dans l'agressivité.

La variabilité interclonale s'est manifestée dans la descendance obtenue à partir d'une culture jeune de l'isolat IA (Tableau I) et dans celle issue d'une culture âgée de 18 mois de l'isolat IF (Tableau II).

La variabilité intraclonale ne s'est manifestée qu'à partir de la culture du clone IF.A1 âgée de 7 mois; elle apparaît relativement peu marquée puisque seuls les extrêmes montrent entre eux des différences significatives et que tous les sous-clones demeurent malgré tout assez fortement pathogènes.

TABLEAU IV. - Pouvoir pathogène (a) de 10 sous-clones d'origine monospore obtenus à partir d'une culture âgée de 7 mois respectivement du clone IF.A1 et du clone IA.A1 du *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*.

TABLE IV. - *Pathogenicity of 10 sub-clones issued from a 7 months old culture of the F. oxysporum f. sp. lycopersici clone IF.A1 and IA.A1 respectively.*

IF.A1				IA.A1			
Clones ou sous-clones	Morphotype	IAF (b)		Clones ou sous-clones	Morphotype	IAF (b)	
		11 (b)	18 (b)			11 (b)	18 (b)
IF.A1	duveteux	20 (a) (c)	71 (ab)	IA.A1	ras muqueux	59 (a)	100 (a)
1	patch	4 (a)	39 (b)	1	patch	46 (a)	83 (a)
2	patch	11 (a)	59 (ab)	2	patch	62 (a)	100 (a)
3	cotonneux	37 (a)	84 (ab)	3	ras muqueux	42 (a)	85 (a)
4	duveteux	26 (a)	82 (ab)	4	patch	21 (a)	59 (a)
5	ras muqueux	6 (a)	51 (ab)	5	cotonneux	25 (a)	85 (a)
6	cotonneux	43 (a)	95 (a)	6	patch	17 (a)	82 (a)
7	ras muqueux	6 (a)	56 (ab)	7	patch	24 (a)	69 (a)
8	duveteux	4 (a)	100 (a)	8	ras muqueux	60 (a)	100 (a)
9	patch	-	89 (ab)	9	ras muqueux	66 (a)	88 (a)
10	ras muqueux	23 (a)	83 (ab)	10	cotonneux	36 (a)	95 (a)

(a) Estimé par inoculation de 5 plants de tomates âgés de 14 jours de la variété Marmande VR sensible à la race 1 du *Fusarium* f. sp. *lycopersici*.

(b) IAF: indice d'altération foliaire en % estimé sur la totalité des plants inoculés (IAF = 100% pour les plants morts), respectivement 11 et 18 jours après l'inoculation.

(c) La différence n'est pas significative au risque 5% si les valeurs de l'IAF sont accompagnées de la même lettre.

En résumé, il semble que la variabilité interclonale soit plus marquée que la variabilité intracлонаle.

Ces résultats sont différents de ceux obtenus par Follin et Laville (1966) qui ont démontré l'existence d'une grande variabilité intracлонаle dans la descendance d'un clone du *F. oxysporum* f. sp. *cubense*. Des résultats semblables ont été obtenus au laboratoire avec *F. oxysporum* f. sp. *vasinfectum* (Assigbetse, 1993).

L'existence d'une variabilité intracлонаle limitée chez *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* est à comparer au résultat inverse obtenu chez le *Verticillium dahliae* (Lahlou et Boisson, 1981; Hadisutrisno et Boisson, 1986). Au sein de cette espèce, on observe, en effet une variabilité très marquée dans la descendance par microconidies de cultures âgées de clones de phénotype sauvage; chez cette espèce, on peut cependant parfaitement maîtriser cette variabilité puisqu'elle n'existe pas chez les variants hyalins (qui ont perdu la capacité de former des microsclérotés) qu'il est possible d'obtenir en grand nombre à partir des cultures âgées.

Pour chacun des clones et sous-clones inoculés, le morphotype du thalle a été noté. L'ensemble des résultats montre qu'il n'y a aucune corrélation entre la morphologie d'un thalle et son pouvoir pathogène. Par exemple, les clones de morphotype duveteux ou cotonneux de l'isolat IF jeune (Tableau I) ont le même pouvoir pathogène; à l'inverse, les clones de l'isolat IA jeune, qui ont tous le même morphotype (Tableau I), ont quelquefois des pouvoirs pathogènes différents. L'analyse des résultats illustrés dans les autres tableaux (II à IV) conduit aux mêmes conclusions. Ces résultats sont concordants avec ceux de Follin et Laville (1966), mais différent de l'opinion générale exprimée par Nelson (1981), ou des conclusions tirées par Miller (1945) pour *F. oxysporum* f. sp. *melonis*, et par Wellman and Blaisdell (1941) pour *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*. Il est notamment important de préciser que, contrairement à une opinion fréquemment émise, le morphotype ras muqueux, souvent considéré comme une forme dégradée, s'est montré, dans nos expériences, aussi pathogène que les autres morphotypes.

## Littérature citée

- ABAWI G.S. and J.W. LORBEER, 1965. Cultural variability and pathogenicity of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cepae*. *Phytopathology*, 55, 1051.
- ABAWI G.S. and J.W. LORBEER, 1971. Populations of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cepae* in organic soils in New York. *Phytopathology*, 61, 1042-1048.
- ASSIGBETSE K., 1993. Pouvoir pathogène et diversité génétique chez *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum* (Atk) Sn. et H., agent de la fusariose du cotonnier. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II.
- ARMSTRONG G.M., J.D. MAC LACHLAN and R. WEINDLING, 1940. Variation in pathogenicity and cultural characteristics of the cotton wilt organism, *Fusarium vasinfectum*, *Phytopathology*, 30, 515-520.
- AWUAH R.T. and J.W. LORBEER, 1988. Nature of cultural variability in *Fusarium oxysporum* f. sp. *apii* Race 2. *Phytopathology*, 78, 385-389.
- BOUHOT D., 1981. Some aspects of the pathogenic potential in formae speciales and races of *Fusarium oxysporum* on *Cucurbitaceae*. In : *Fusarium*. Diseases, biology, and taxonomy, (P.E. NELSON, T.A. TOUSSOUN and R.J. COOK, editors). The Pennsylvania State University Press, 318-326.
- FOLLIN J.C. et E. LAVILLE, 1966. Variations chez le *Fusarium oxysporum* f. *cubense* (agent causal de la maladie de Panama du bananier). *Fruits*, 21, 261-268.
- HADISUTRISNO B. et C. BOISSON, 1986. Interclonal variability of *V. dahliae* pathogenicity, 4th Intern. *Verticillium* Symposium. Guelph (Canada).
- HENNI J., C. BOISSON et J.P. GEIGER, 1994. Variabilité de la morphologie chez *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Phytopath. medit.*, 33, 51-58.
- LAHLOU H. et C. BOISSON, 1981. Pathogenicity, variations in one tomato isolate of *Verticillium albo-atrum* (microsclerotial form). 3rd Int. *Verticillium* Symposium. Bari, Italie.
- MESSIAEN C.M. et R. CASSINI, 1968. Recherches sur les fusarioses. IV - La systématique des *Fusarium*. *Ann. Epiphyt.* 19, 387-454.
- MESSIAEN C.M. et R. CASSINI, 1981. Taxonomy of *Fusarium*. In : *Fusarium*. Diseases, biology and taxonomy (P.E. NELSON, T.A. TOUSSOUN and R.J. COOK, editors). The Pennsylvania State University Press, 427-445.
- MILLER J.J., 1945. Studies on the *Fusarium* of muskmelon wilt. I - Pathogenic and cultural studies with particular reference to the cause and nature of variation in the causal organism. *Can. J. Res.*, 23, 16-43.
- NELSON P.E., 1981. Life cycle and epidemiology of *Fusarium oxysporum*. In : Fungal wilt diseases of plants. (M.E. MACE, A.A. BELL and C.H. BECKMAN, editors), Academic Press, New York, 51-80.
- WELLMAN F.L. and D.J. BLAISDELL, 1941. Pathogenic and cultural variation among single-spores isolates from strain of the tomato-wilt *Fusarium*. *Phytopathology*, 31, 103-120.

Accepted for publication: October 10, 1993