

STATION DE PATHOLOGIE VÉGÉTALE, I.N.R.A.
MONFAVET, FRANCE

MISSION O.R.S.T.O.M., I.N.R.A. - TUNISIE

I.N.R.A. - MAROC

Interpretation des manifestations hivernales de la fusariose de la Tomate en Afrique du nord, favorisées par la présence de sels dans les eaux d'irrigation

par PIERRE DAVET, CHARLES-MARIE MESSIAEN et PIERRE RIEUF

Introduction

Au cours d'une mission au Maroc en Avril 1963 (Messiaen, 1963), nous avons pu démontrer que les symptômes de maladie vasculaire grave observés sur les cultures hivernales de Tomates étaient dûs avant tout au *Verticillium*. Les parcelles les plus proches de l'Océan, arrosées avec des eaux obtenues par forage dans une nappe contaminée par l'eau de mer (2 à 3g de ClNa par litre) constituaient cependant une exception: on y observait également des symptômes de maladie vasculaire, mais légèrement différents (stries brunâtres bien individualisées sur le bois au lieu d'un léger jaunissement de l'ensemble du tissu ligneux). A l'isolement à partir des tiges malades nous obtenions un *Fusarium*. Celui-ci fut ensuite identifié à *Fusarium oxysporum* Schl. f. sp. *lycopersici* (Sacc.) Sn. et Hans. race I (virulent sur « Marmande » et non sur « Roma »).

Parallèlement, en Tunisie, où la plupart des eaux d'irrigation sont chargées de sels divers (NaCl, MgCl₂), la verticilliose de la Tomate est rare (nous ne l'avons observée que deux fois: Davet, 1965). La fusariose au contraire, est extrêmement commune, et provoque de graves dégâts été comme hiver.

Nous sommes donc arrivés à penser que la succession classique de la verticilliose (maladie hivernale — optimum 20°C) et de la fusa-

riose (maladie printanière et estivale — optimum 30°C), caractéristique des cultures de Tomate des pays méditerranéens méridionaux, pouvait se trouver perturbée dans le cas où la solution du sol est anormalement riche en sels de soude ou de magnésie.

Quelle explication donner à cette anomalie? Si nous en croyons Genevoix (1959) la composition des pectines des plantes est très variable suivant leur alimentation. Les longues chaînes pectiques, grâce à leurs fonctions acide galacturonique (tout au moins celles qui ne sont pas méthylées) fonctionnent à la manière des « échangeurs d'ions » minéraux et synthétiques. Très avides d'ions bivalents, elles seaturent normalement de calcium, mais le magnésium, aussi compétitif, peut être également fixé s'il est présent en quantités importantes. Les ions sodium et potassium, au contraire, ne peuvent se fixer de façon notable sur les pectines que s'ils sont beaucoup plus abondants que les ions bivalents, ce qui se trouve réalisé dans l'eau de mer pour le sodium par rapport au magnésium et au calcium.

Au cours des douze dernières années, nous avons vu paraître, d'autre part, de nombreux articles attribuant aux enzymes pectiques secrétés par les *Fusaria* vasculaires un rôle important dans leur action parasitaire.

Cette théorie « pectique » du flétrissement, avancée par Gothoskar et Scheffer (1953)

ne rend certainement pas compte de tous les aspects de la maladie vasculaire. Parmi les toxines décrites par Gäumann, l'acide fusarium trouve encore des défenseurs (Gäumann, 1957; Kuo et Scheffer, 1964). Le brunissement des vaisseaux fait intervenir un β -glucosidase puis des polyphénol-oxydases. (Davis, 1953; Waggoner et Dimond, 1956).

L'acide indole-acétique, dont la production par le parasite n'est démontrée que dans le cas de *Pseudomonas solanacearum* E. F. Sm., joue sans doute également un rôle dans l'apparition des symptômes (Chambers et Corden, 1963; Matta, 1964), qui pourraient être aussi interprétés, d'après les travaux récents de Keyworth (1963) comme une réaction de défense trop tardive de la part de la plante, équivalant à une sorte de « suicide ». Le rôle des enzymes pectiques n'a cependant été mis en doute directement que par McDonnell (1962), qui décrit un mutant de *F. oxysporum* f. *lycopersici* ne produisant pas d'enzymes pectiques et conservant sa virulence. Peu après Mann (1962) étudiant de tels mutants les trouve cependant moins virulents que les souches normales.

Plus récemment, diverses références nous indiquent que l'un des enzymes pectiques invoqués par les auteurs précédents, la polygalacturonase, peut voir son efficacité varier suivant le degré de saturation des pectines par le calcium. Corden et Dimond (1959), Eddington *et al.* (1961) et Corden (1965) attribuent la résistance au *Fusarium* des plantes traitées avec de l'acide naphthylacétique à une déméthylation précoce, accompagnée d'une saturation calcique plus complète des pectines des racines. Inversement ils montrent que les pectines des plantes carencées en calcium sont plus facilement hydrolysées, ce qui explique la plus grande sensibilité de ces plantes à la fusariose.

Dans une suite de travaux consacrés à *Rhizoctonia solani* Kühn attaquant le Haricot, Bateman (1963, 1964) et Bateman et Lumdsen (1965) démontrent que la polygalacturonase extraite des lésions est peu active sur les polypectates en présence de Ba^{++} et de Ca^{++} , un peu plus active en présence de Mg^{++} , et très active en présence de Na^+ et de K^+ .

Parallèlement nous sommes conduits à supposer que, pour des températures voisines de 20°C, les pectines des racines et des tiges de Tomates sont saturées d'ions Ca^{++} en terrain normal, et résistantes à la polygalacturonase du *Fusarium*. Si le calcium est remplacé par du sodium ou du magnésium, les pectines deviennent sensibles à l'action de ces enzymes, et les plantes moins résistantes à la maladie. A 28°C, température à laquelle les plantes sont sensibles

à la maladie même en terrain normal, il faudrait admettre, soit que les pectines sont beaucoup plus méthylées, et dégradées par l'action successive de la pectine-méthylestérase puis de la polygalacturonase, soit que, comme semblent en indiquer la possibilité des travaux plus récents, un autre type d'enzyme intervienne, la trans-éliminase, celle-ci au contraire stimulée par la présence d'ions Ca^{++} (Hancock et Millar, 1965; Ayers et Papavizas, 1965).

Les expériences que nous allons décrire ne constituent pas une démonstration directe de ces hypothèses, mais vérifient simplement dans des conditions expérimentales le bien-fondé de l'observation de départ: sensibilité hivernale des plants de Tomate à la fusariose quand ils poussent sur des terrains contenant des concentrations anormales de sels de sodium ou de magnésium.

Matériel et méthodes

Matériel

La variété de Tomate « Marmande hâtive », couramment cultivée en Tunisie, nous a servis dans toute notre étude. Les semis étaient faits en serre dans des terrines de terre stérilisée à l'autoclave à 100°C pendant au moins trois heures. Nous avons utilisé dans tous nos essais des plants âgés d'un mois à un mois et demi, choisis autant que possible de la même taille.

Les deux souches de *F. oxysporum* f. *lycopersici* que nous avons employées pour nos inoculations ont été isolées dans le Sahel tunisien: l'une en Janvier 1965 à Chott Meriem, l'autre en Mai 1965 à Sahline.

Milieux

Nous avons utilisé soit des cultures en fioles de Roux, soit des cultures en tubes sur milieu gélosé. Dans les fioles de Roux, le *Fusarium* était ensemencé sur de la vermiculite additionnée de 100 cm³ du milieu de pomme de terre-carotte, de Langeron⁽¹⁾, non gélosé, et utilisable après 18 jours d'incubation à 25°C. Dans les tubes, le substrat nutritif était constitué par de la farine d'avoine gélosée⁽²⁾. Les cultures étaient maintenues à 25°C. Elles étaient toujours âgées d'une semaine au moment de leur utilisation. Pour la conservation des souches, nous avons

(¹) Pour 1 litre d'eau distillée, 20 g de pulpe de pomme de terre, et 20 g de pulpe de carotte.

(²) Pour 1 litre d'eau distillée, 40 g de flocons d'avoine et 20 g d'agar-agar.

alterné le milieu de Langeron gélosé et le milieu à base d'avoine.

Pour maintenir en survie les tomates en culture hydroponique, nous avons utilisé le milieu de Knop⁽³⁾, soit pur, soit, le plus souvent, dilué au cinquième. Ce milieu est renouvelé tous les 8 à 10 jours. De l'eau distillée aurait pu sembler à priori préférable. Les tomates peuvent s'y maintenir en vie assez longtemps. Mais l'apport d'un sel dans un tel milieu non tamponné a des effets toxiques sur les plantes. Aussi avons-nous préféré employer une solution nutritive tamponnée, malgré les interactions possibles de ses ions avec le sel apporté. La solution de Knop a l'avantage d'être l'une des plus simples. Pour éviter les fermentations bactériennes, surtout notables quand la température ambiante s'élevait, nous avons ajouté, après autoclavage, 2 mg par litre de poudre d'aureomycine, après nous être assuré que cette dose ne modifiait pas le comportement des tomates.

Mode d'inoculation

Nous avons pratiqué des inoculations en terre et surtout en milieu liquide.

Dans le premier cas, les plants de tomate étaient repiqués dans des pots de terre stérile de 16 cm de diamètre, à raison d'un plant par pot. L'inoculum était constitué par le contenu d'une boîte de Roux, réparti uniformément à quelques cm au-dessous du niveau des racines, puis recouvert de terre stérile.

Pour les inoculations en milieu artificiel, nous procédions ainsi: les tomates étaient arrachées des terrines et soigneusement lavées à l'eau courante. Puis le collet et la base des tiges étaient rapidement nettoyés avec un coton imbibé d'alcool. Les plants étaient enfin rincés dans de l'eau stérile. Dans le même temps on préparait l'inoculum en ajoutant aux tubes de *Fusarium*, ensemencé sur le milieu à l'avoine depuis une semaine, quelques centimètres cubes d'eau distillée stérile et en agitant un peu, de façon à obtenir une suspension de conidies et de fragments de mycélium. Les plants étaient alors coupés au collet avec des ciseaux flambés, et chacun d'eux plongé immédiatement dans un tube contenant une telle suspension ou, dans le cas des témoins, dans un tube rempli d'eau stérile. Ils étaient

enfin rafraîchis avec des ciseaux flambés de manière à ne conserver que trois ou quatre feuilles. Après un temps de trempage donné, — en général 6 heures —, chaque sujet était mis en place dans un tube stérile contenant 30 ml de la solution choisie. Ces tubes étaient enfoncés dans des boîtes à sable de sorte que leur base soit à l'abri de la lumière. Dans quelques essais les racines n'ont pas été coupées, ou ont été simplement rafraîchies, le reste du processus demeurant le même. Ces modifications seront précisées le cas échéant.

Nous n'avons pas cherché à ajuster les suspensions de conidies de façon à obtenir des concentrations égales dans tous les tubes. En effet, pour un essai donné, tous les tubes ayant été ensemencés de la même manière sur un milieu identique pouvaient être considérés comme comparables; d'autre part, Scheffer et Walker (1954) ont montré que le développement de la maladie est largement indépendant de la concentration de l'inoculum, tout au moins lorsqu'on utilise cette méthode d'inoculation. La température ambiante a une bien plus grande importance: la vitesse de développement de la fusariose croît rapidement au fur et à mesure que la température s'élève. Nous n'étions malheureusement pas maîtres de ce facteur. Aussi indiquerons-nous pour chaque résultat cité, la température à laquelle il a été obtenu.

Notations

Les deux systèmes les plus couramment utilisés consistent, soit à noter le brunissement des vaisseaux à un moment donné, sur des sections de tiges, soit à apprécier l'évolution des symptômes de flétrissement en fonction du temps. Comme les tiges de nos plants avaient un assez faible diamètre, et qu'elles se trouvaient légèrement étiolées du fait des conditions artificielles de culture, c'est la seconde méthode que nous avons choisie. Au demeurant, c'est par ces symptômes que la maladie se manifeste sur le terrain. Nous avons employé l'échelle de notation de Walker et Foster (1946). Ceux-ci distinguent cinq classes: sujets sains, légèrement flétris, moyennement fanés, très fanés et morts. Les n plants composant une série sont répartis dans ces cinq classes, et le nombre de plants dans chaque classe est multiplié respectivement par les coefficients: 0, 1, 2, 3 et 4. La somme des produits ainsi obtenus est multiplié par 100 et divisé par $4n$. On obtient de la sorte pour chaque série, une note comprise entre 0 (aucun symptôme) et 100 (mortalité totale).

Les notations ont été faites à intervalles réguliers à partir de l'apparition des pre-

(³) Milieu de Knop:
 $(\text{NO}_3)_2\text{Ca}, 4 \text{H}_2\text{O} = 1 \text{ g}$
 $\text{NO}_3\text{K} = 0,25 \text{ g}$
 $\text{SO}_4\text{Mg}, 7 \text{H}_2\text{O} = 0,25 \text{ g}$
 $\text{PO}_4\text{H}_2\text{K} = 0,25 \text{ g}$
eau distillée = 1000 cm³

miers signes de flétrissement. Chaque traitement comprenait 12 plantes inoculées et 12 témoins; chaque essai a été répété 2 ou 3 fois. Des prélèvements faits au hasard dans les tiges en fin d'essai nous ont permis de vérifier que le *Fusarium* était bien présent dans les plants fanés.

Pour apprécier le développement du *Fusarium*, nous avons pris comme critère l'accroissement quotidien moyen de diamètre des cultures, mesuré sur des boîtes de Petri. L'ensemencement était fait au centre des boîtes avec un emporte-pièce, à partir de cultures âgées d'une semaine. Chaque série comprenait 7 boîtes et était exécutée 2 fois.

Résultats

Nous étudierons d'abord l'action de solutions salées sur l'ensemble formé par la plante et son parasite. Nous essayerons ensuite de voir si le chlorure de sodium peut modifier le comportement du champignon ou de la tomate, pris séparément, et si cette modification peut suffire à expliquer les phénomènes que nous avons constatés.

ACTION DE SOLUTIONS SALÉES SUR DES TOMATES INOCULÉES

L'effet du chlorure de sodium est facile à mettre en évidence, aussi bien sur des plantes cultivées en pots que sur des tomates maintenues en culture hydroponique.

La figure 1 montre l'évolution des symptômes dans le cas d'une inoculation en pots. Deux lots avaient été constitués: dans le premier, les pots étaient arrosés avec de l'eau distillée pure, dans le second, ils étaient arrosés avec de l'eau distillée contenant 5 g de chlorure de sodium par litre. Au cours de l'expérience, on a donné de la solution de Knop uniformément aux deux lots à deux reprises. La température s'est maintenue aux

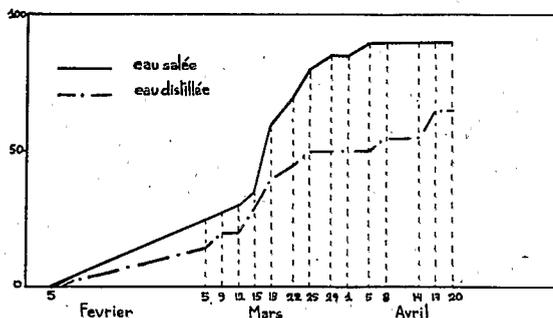


Fig. 1. - Expérience réalisée en pots - évolution de la fusariose sur des plants de Tomates arrosés à l'eau distillée ou à l'eau salée (5g de NaCl/litre température 18°C environ).

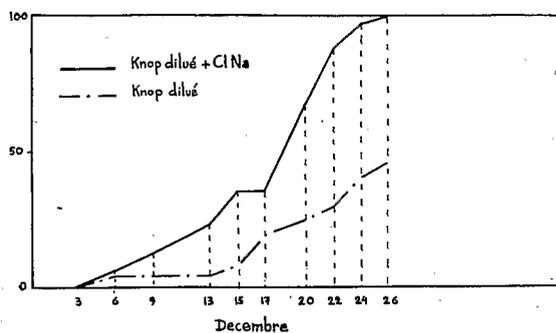


Fig. 2. - Expérience réalisée en tubes - évolution comparée de la fusariose avec la solution de Knop additionnée ou non de sel (2g de NaCl/litre) température 18°C.

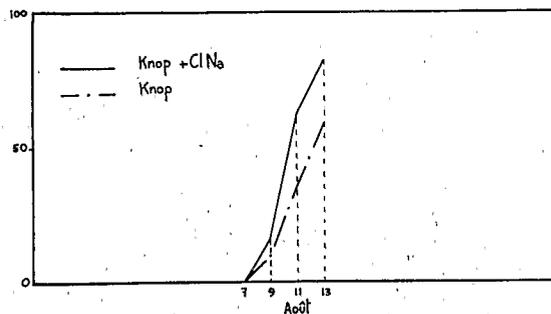


Fig. 3. - Expérience analogue à celle de la fig. 2. température 27-30°C.

environs de 18°C, l'évolution de la maladie a donc été relativement lente.

Lorsque l'inoculation est faite en tubes, nous obtenons des résultats du même ordre, illustrés par les graphiques 2 et 3. Dans le premier cas, le lot sans sel était maintenu dans une solution de Knop diluée, le lot avec du sel dans la même solution, additionnée de 2 g de chlorure de sodium par litre. La température était d'environ 18°C. Dans le cas de la figure 3, le lot sans sel était plongé dans une solution de Knop, le lot avec du sel dans une solution de Knop additionnée de 2 g de chlorure de sodium par litre. La température était comprise entre 27° et 30°C. On voit ainsi combien la réponse des plantes devient plus rapide lorsque la température s'élève. La différence reste cependant appréciable entre le lot normal et le lot traité au chlorure de sodium.

Les sols tunisiens contiennent fréquemment d'autres sels que le chlorure de sodium, en particulier du gypse et des sels de magnésie. Nous avons donc étudié l'action sur la fusariose du sulfate de calcium et du chlorure de magnésium. Les essais ont été réalisés en tube.

Dans l'exemple reporté (Fig. 4), les tomates ont été divisées en trois lots l'un

plongé dans une solution de Knop diluée, le second et le troisième dans des solutions de Knop diluées, additionnées respectivement de 1 g de chlorure de magnésium et de 1 g de sulfate de calcium pour 1 litre. La température pendant l'essai était de 20°C à 22°C.

L'effet du chlorure de magnésium se manifeste nettement, bien que sa concentration soit relativement faible. Il faudrait une quantité de chlorure de sodium plus élevée pour obtenir une courbe analogue. Ce fait est précisé par l'expérience suivante (Fig. 5) dans laquelle les tomates (dont les racines n'avaient pas été coupées) ont été plongées dans une solution de Knop avec 5 g de chlorure de sodium par litre et dans une solution avec 1 g de chlorure de magnésium par litre. La température oscillait entre 18° et 22°C.

Le sulfate de calcium au contraire semble avoir un effet légèrement curatif. L'action bénéfique du calcium a d'ailleurs été plusieurs fois signalée dans le cas des maladies vasculaires. Nous-mêmes l'avons mise de nouveau en évidence dans des essais où les Tomates, après inoculation, étaient alimentées par les solutions suivantes:

- solution de Knop (qui contient du calcium sous forme de nitrate).
- solution de Knop avec 4 g par litre de chlorure de sodium.
- solution de Knop sans calcium, où le nitrate de calcium est remplacé par du nitrate de sodium. Elle contient donc du sodium.

La Fig. 6 nous montre des courbes obtenues vers 23°-27°C. On y observe que le so-

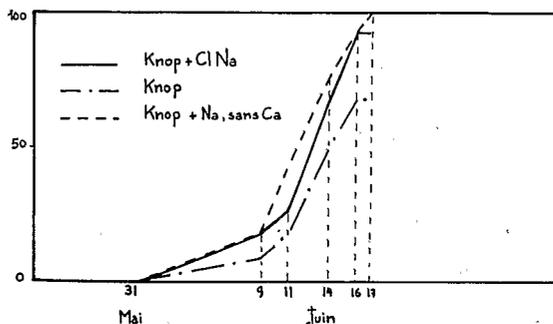


Fig. 6. - Evolution de la fusariose sur tomates conservées en tubes, comparaison de l'effet d'une solution de Knop type, de la même solution où Ca est remplacé par Na, ou de solution type additionnée de NaCl (4g/litre) température 23-27°C.

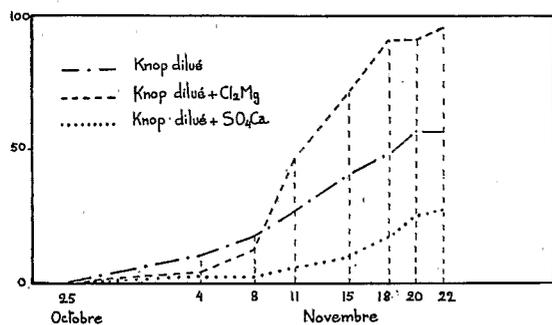


Fig. 4. - Evolution comparée de la fusariose sur tomates conservées en tube, avec la solution de Knop type, ou additionnée de $MgCl_2$ (1g/l) ou $CaSO_4$ (1g/litre), température 20-22°C.

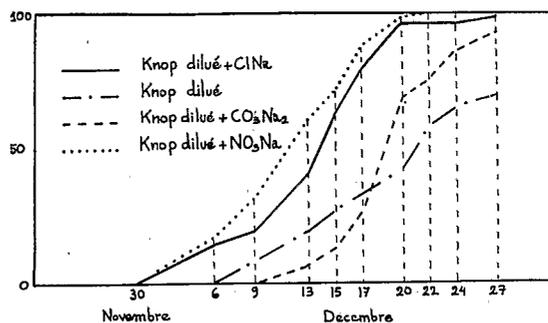


Fig. 7. - Evolution de la fusariose sur tomates conservées en tube avec la solution de Knop type, ou additionnée de NaCl (2g/litre) ou de $NaNO_3$ (concentrations équivalentes en sodium).

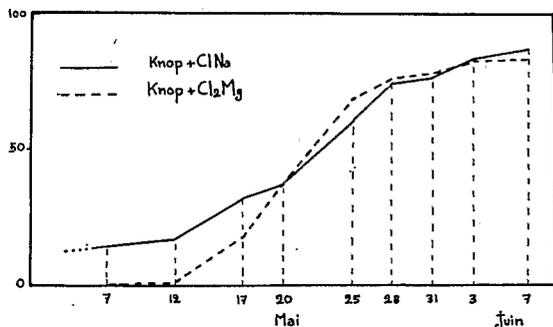


Fig. 5. - Expérience analogue à celle de la Fig. 4. Effet comparé de NaCl (5g/litre) et $MgCl_2$ (1gr/litre), température 20-22°C.

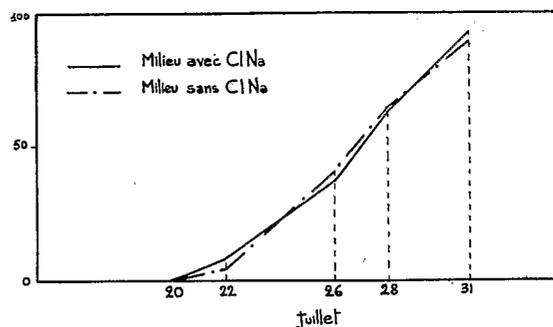


Fig. 8. - Evolution comparée de la fusariose sur tomates conservées en tubes, sur solution de Knop, après avoir été inoculées avec du *Fusarium* obtenu sur milieu de culture additionnée ou non de NaCl (5g/litre).

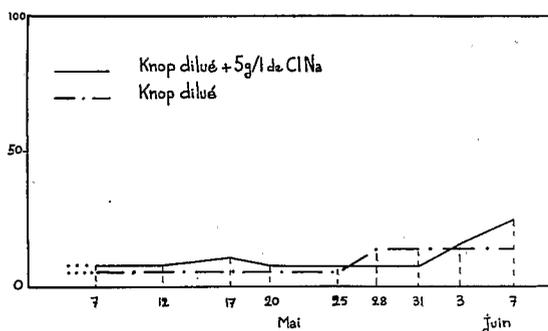


Fig. 9. - Absence de symptômes de flétrissement grave sur tomates conservées en tubes à des températures voisines de 20°C, en présence de 5g de NaCl/litre, en l'absence de *Fusarium* (racines intactes).

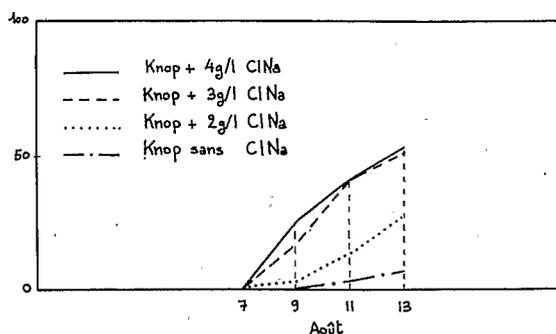


Fig. 10. - Expérience analogue à celle de la Fig. 9, réalisée à 27-30°C (racines coupées).

dium a un effet plus marqué en l'absence de calcium qu'en présence de cet élément. Notons au passage que le nitrate de calcium de la solution de Knop doit atténuer légèrement la réponse des tomates au chlorure de sodium dans nos inoculations expérimentales. Observons également que divers auteurs, étudiant la fusariose de la Tomate, opèrent, comme nous, en milieu liquide. Lorsqu'ils modifient ou suppriment l'un des éléments de leur solution nutritive pour en étudier le rôle, ils maintiennent la pression osmotique constante en ajoutant du chlo-

sure de sodium. Cette méthode nous semble critiquable, étant donné l'effet de ce sel sur la maladie.

L'action du chlorure de sodium sur la fusariose ayant été mise en évidence, nous avons voulu savoir si d'autres sels de sodium pouvaient jouer un rôle semblable. Nous avons pour cela constitué quatre lots de tomates, comprenant, comme habituellement, plantes inoculées et témoins. Le premier lot, servant de référence, était maintenu dans une solution de Knop diluée. Les trois autres étaient plongés dans des solutions de Knop diluées contenant du chlorure, du nitrate ou du carbonate de sodium. La concentration du chlorure était de 2 g par litre, et les concentrations des sels dans les autres solutions étaient calculées de sorte que toutes contiennent la même quantité de sodium. L'un des graphiques obtenus est reproduit sur la figure 7, (température de l'essai: environ 18°C). Il n'y a guère de différence entre le nitrate et le chlorure, tandis que le carbonate a une action plus faible, quoique cependant appréciable.

ACTION DU SEL SUR LE *Fusarium*.

Nous nous sommes limités à l'étude de l'action du chlorure de sodium. Ce sel modifie-t-il le comportement du champignon à l'extérieur de l'hôte? Favorise-t-il soit son développement, soit son pouvoir pathogène?

— Action du chlorure de sodium sur le développement du *Fusarium*.

Nous avons choisi comme milieu de culture un milieu naturel simple, le milieu de Langeron, de préférence à un milieu synthétique, afin d'éviter de créer des déséquilibres ioniques. A ce milieu de base était ajouté du chlorure de sodium aux concentrations désirées. La vitesse de croissance du champignon, mesurée par l'accroissement quotidien moyen de diamètre des cultures, augmente d'abord légèrement avec la concentration en chlorure de sodium:

TABLEAU I

Concentration en g/litre	0	1	2	3	4	5
Accroissements quotidiens en mm	13,3	14,3	15,8	16,4	17,4	17,9

Elle se stabilise ensuite pour des concentrations supérieures:

TABLEAU II

Concentration en g/litre	0	4	7	10	12	14	16	18	20
Accroissements quotidiens en mm	14	16,7	17,3	18,5	18	16,8	17,2	17,4	17,2

Ce phénomène n'apparaît pas chez d'autres champignons du sol comme, par exemple, le *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berth. et le *Corticium rolfsii* (Sacc.) Curzi.

Chez ceux-ci, au contraire, la croissance semble assez rapidement freinée lorsque la quantité de chlorure de sodium s'accroît dans le milieu:

TABLEAU III

Concentration en g/litre	0	4	7	10	12	14	16	18	20
<i>F. oxysporum</i>	15	17,1	17,7	18,5	18,6	18,6	18,8	18,2	18,8
<i>V. albo-atrum</i>	4,3	4,6	4,2	4,3	3,8	3,6	3,5	3,5	3,4
<i>C. rolfsii</i>	27,8	30,6	30,2	27,9	21,1	20,8	19,8	18,4	19,1

La tolérance au chlorure de sodium n'est donc pas un phénomène général. Il apparaît que l'on peut distinguer deux groupes de champignons, les uns sensibles au sel, les autres tolérants, ou même favorisés par de petites quantités, comme nos isoléments de *F. oxysporum* f. *lycopersici*.

Nous avons voulu savoir si la tolérance au sel du *F. oxysporum* se maintenait à des concentrations très élevées. Le tableau ci-dessous montre que, seul des cinq espèces de champignons du sol étudiées, le *F. oxysporum* s'accommode bien d'un milieu contenant 60 g de chlorure de sodium par litre:

TABLEAU IV

	Milieu sans sel	Milieu à 60g/litre
<i>Fusarium oxysporum</i> n. 1	13,9 mm	16,1 mm
<i>Fusarium oxysporum</i> n. 2	15,2	12,3
<i>Verticillium albo-atrum</i>	4,3	2,4
<i>Rhizoctonia solani</i>	plus de 36 (a)	12,3
<i>Colletotrichum atramentarium</i>	9	4
<i>Corticium rolfsii</i>	21,5	2,1

(a) Le champignon avait complètement envahi les boîtes avant la deuxième mesure de diamètre.

La croissance du *C. rolfsii* est presque arrêtée, celle des autres espèces au moins diminuée de moitié. On entrevoit une possibilité d'améliorer par ce moyen la sélectivité de certains milieux d'isolement vis-à-vis du *F. oxysporum*.

Action du chlorure de sodium sur le pouvoir pathogène du *Fusarium*

Nous avons mis le champignon en culture dans des tubes de milieu à l'avoine non salé. Au bout d'une semaine, chaque tube

a été repiqué dans un autre tube du même milieu. Ces tubes ont servi après une semaine à inoculer des tomates. De la même manière, nous avons cultivé deux semaines de suite le *Fusarium* sur le milieu à l'avoine précédent, additionné de 5 g par litre de chlorure de sodium. Les observations faites après l'inoculation n'ont pas permis d'établir de différence entre les deux traitements (graphique Fig. 8, établi entre 28° et 30°C). Il ne semble donc pas que le chlorure de sodium modifie directement le pouvoir pathogène du *F. oxysporum* f. *lycopersici*.

ACTION DU SEL SUR LA TOMATE

On considère généralement que la Tomate, sans y être totalement résistante, peut tolérer environ 4 g de chlorure de sodium par litre d'eau d'arrosage, en pleine terre. C'est à peu près la teneur des eaux de la Medjerda en été. En fait, ce chiffre peut varier de façon appréciable selon la nature du sol et les possibilités de drainage. Dans nos premiers essais en pots, les témoins, arrosés avec une eau à 5 g par litre, supportaient bien ce traitement.

L'étude des témoins des différents essais en tubes fait apparaître qu'*in vitro*, des tomates en bon état physiologique, avec leurs racines intactes, supportent assez bien des concentrations de chlorure de sodium de 5 g par litre si d'autre part la température n'est pas trop élevée (de l'ordre de 20°C, Fig. 9). A l'opposé, lorsque la base des tiges a été coupée et que la température est élevée, on observe des signes de toxicité à partir de la concentration de 3 g par litre, qui semble constituer une sorte de seuil: les graphiques de la figure 10 ont été obtenus entre 27° et 30°C.

Aux concentrations que nous avons utilisées, le chlorure de magnésium et le sulfate de calcium n'ont qu'un très léger effet toxique sur les tomates.

Discussion

Il apparaît que le rôle du sel est relativement complexe.

Il a en effet une action directe sur le *Fusarium* dont il favorise la croissance, alors qu'il devient assez rapidement toxique pour d'autres champignons du sol. Il n'est pas impossible que, dans certains sols, le chlorure de sodium introduise un léger déséquilibre dans la compétition biologique, en faveur du *Fusarium*. Ce fait peut contribuer sans doute à l'aggravation de la maladie dans les sols salés. Il ne s'agit néanmoins là que d'une action secondaire, puisque nous avons mis en évidence l'effet du chlorure de so-

dium *in vitro*, en dehors de toute compétition. D'ailleurs, il ne semble pas que le chlorure de sodium provoque une modification du pouvoir pathogène du *Fusarium*.

Le sel peut avoir par lui-même une action légèrement toxique sur la Tomate, se traduisant par un jaunissement, un flétrissement et un dessèchement des feuilles assez comparables au premier abord à ceux que produit le *Fusarium*. Mais cette toxicité n'est manifeste qu'*in vitro*, sur des plantes étioilées, lorsque la température est élevée. Aux concentrations que nous avons utilisées, elle ne saurait justifier les aggravations de symptômes que nous avons observées en milieu salé. Sur le terrain, nous n'avons pas vu d'exemple de parcelles de Tomates souffrant d'un excès de salinité du sol. Nous ne pensons donc pas que la toxicité directe du sel intervienne beaucoup dans l'étiologie de la maladie, surtout en culture hivernale (températures comprises entre 15° et 25°C).

C'est donc dans les rapports entre le parasite et son hôte que le sel intervient principalement. Il ne semble pas favoriser la pénétration du champignon dans les racines de l'hôte, puisqu'il agit de même sur des plantes entières et sur les plantes sectionnées au collet. Il doit donc intervenir à l'intérieur de la plante, en facilitant l'action du champignon. Comment? les faits que nous avons rapportés plus haut, s'ils ne constituent pas une démonstration directe de la théorie « pectique », sont du moins en parfait accord avec elle.

En effet, nous avons mis en évidence l'effet accélérateur des sels de sodium et aussi du chlorure de magnésium, effet particulièrement net à des températures éloignées de l'optimum du champignon. Or, nous l'avons vu dans l'introduction, les ions Mg^{++} et Na^+ peuvent remplacer les ions Ca^{++} dans les chaînes pectiques, et ces chaînes sont alors plus facilement dégradées par les enzymes pectolytiques.

Si le carbonate de sodium a peu d'action, c'est vraisemblablement parce que, peu soluble et peu ionisé, il n'est pas très absorbé et ne modifie guère la composition des pectines de la plante. On peut expliquer la plus grande activité du chlorure de magnésium par le fait que les ions Mg^{++} , bivalents, se substituent plus facilement aux ions Ca^{++} que les ions Na^+ . Quant aux sels de calcium, il est normal qu'ils agissent en sens inverse des sels de sodium, puisque les polypectates de calcium sont peu sensibles à l'action de la polygalacturonase.

Les conséquences pratiques de ces observations sont importantes: toutes les fois que les eaux d'irrigation contiennent des quantités importantes de chlorure de sodium ou

de magnésium, la fusariose de la Tomate peut devenir une maladie importante même dans des conditions de température relativement fraîche: dans la zone côtière du Maroc, dans de nombreuses régions de la Tunisie, et même dans l'Île de Guernesey (Ogilvie, 1961).

Dans un pays comme le Maroc où coexistent terrains salés et non salés, les variétés de Tomate utilisées en culture hivernale devront obligatoirement être résistantes à la fois au *Verticillium* et au *Fusarium*. En Tunisie, où les eaux d'irrigation salées dominent, c'est la résistance au *Fusarium* qui importe avant tout, le *Verticillium* semblant inhibé dans ses manifestations - comme le confirme l'absence de symptômes de tracheomycose sur l'Aubergine, plante sensible seulement au *Verticillium*.

Résumé

Des observations réalisées au Maroc sur des cultures de Tomates situées soit sur des coeaux, et arrosées avec de l'eau de source, soit au bord de la mer, et arrosées avec de l'eau provenant d'une nappe phréatique salée semblaient indiquer que la fusariose de la Tomate se manifestait à contre-saison, à la place de la verticilliose, dans le cas où l'eau d'arrosage contenait du chlorure de sodium.

En Tunisie, où la plupart des eaux d'arrosage contiennent du chlorure de sodium ou de magnésium, la verticilliose est très rare, et la fusariose provoque des dégâts en toute saison.

Des expériences ont été réalisées à Tunis sur des plants de Tomate poussant dans des pots, ou sur boutures plongées dans des milieux nutritifs liquides.

A des températures voisines de 18°C, l'addition de 2 à 5 g/litre de chlorure de sodium à une solution de Knop normale rend les plantes arrosées avec cette solution, ou les boutures qui y sont plongées, beaucoup plus sensibles à la fusariose. A 25-28°C la différence est beaucoup plus faible.

L'addition de chlorure de magnésium (1 ou 2 g/litre) ou le remplacement du nitrate de calcium de la solution de Knop par du nitrate de sodium, produisent un effet analogue.

En culture pure, *Fusarium oxysporum* Schl. f. sp. *lycopersici* (Sacc.) Sn. et Hans. peut pousser sans réduction de croissance dans des milieux de culture renfermant jusqu'à g 60 de sel par litre, alors que *Verticillium dahliae* Kleb. voit sa croissance réduite des 5 g/litre ainsi d'ailleurs que *Rhizoctonia solani* Kühn, *Colletotrichum atramentarium* (Berk. et Br.) Taub. et *Sclerotium rolfsii* Sacc.

Par contre les conidies de *F. oxysporum* Schl. ayant poussé sur un milieu riche en chlorure de sodium ne constituent pas un inoculum plus virulent que celles qui proviennent de cultures normales.

Ces résultats peuvent sans doute expliquer les apparitions hivernales de fusariose sur tomates cultivées dans des terrains salés ou magnésiens en Afrique du Nord.

1°) Il est probable que dans les sols *F. oxysporum* soit moins gêné que les autres champi-

gnons par la présence de sels de sodium ou de magnésium.

2°) On peut sans doute penser que l'effet sur la sensibilité des plantes se produit par l'intermédiaire des pectines, car d'après les travaux de Bateman, les polygalacturonases fongiques sont plus actives sur les pectines saturées d'ions monovalents ou de magnésium que sur celles qui sont saturées de calcium.

Riassunto

INTERPRETAZIONE DELLE MANIFESTAZIONI INVERNALI DELLA FUSARIOSI DEL POMODORO NELL'AFRICA SETTENTRIONALE, FAVORITE DALLA PRESENZA DI SALI NELLE ACQUE D'IRRIGAZIONE

Diverse prove hanno dimostrato che le piante di Pomodoro, infettate artificialmente con *Fusarium oxysporum* Schl. f. sp. *lycopersici* Sn. et Hans. sono più rapidamente colpite dal fungo a 18-20°C se si trovano in presenza di soluzioni di cloruro di sodio (da 2 a 5 g/l). Il nitrato di sodio e il cloruro di magnesio producono lo stesso effetto, mentre il solfato e il nitrato di calcio hanno un effetto contrario.

Il cloruro di sodio esercita una lieve azione stimolante sull'accrescimento del fungo, che ne sopporta anche alte concentrazioni (60 g/l). D'altra parte, il sale non ha azione diretta sulla virulenza del parassita.

In certe condizioni (da 25° a 30°C) si può manifestare una tossicità diretta del cloruro sodico verso il Pomodoro, ma essa non è sufficiente a spiegare lo sviluppo della fusariosi nelle colture invernali su terreni salini dell'Africa settentrionale.

L'ipotesi più accettabile sembra essere quella secondo cui gli ioni Ca⁺⁺ delle catene pectiche delle pareti cellulari siano sostituiti da ioni Mg⁺⁺ o Na⁺. La poligalatturonasi prodotta dal fungo agirebbe più facilmente su pectine così modificate. Tale ipotesi permette di dare una spiegazione soddisfacente alle manifestazioni di fusariosi in pieno inverno nei terreni salini del Maghreb.

Un effetto selettivo del sale nei confronti delle popolazioni di *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*, nel terreno può anche concorrere a determinare la gravità della malattia.

Summary

INTERPRETATION OF WINTER MANIFESTATIONS OF *FUSARIUM* WILT OF TOMATO IN NORTH-AFRICA, AS FAVOURED BY THE PRESENCE OF SALTS IN THE IRRIGATION WATER.

Several experiments have demonstrated that Tomato plants inoculated with *Fusarium oxysporum* Schl. f. sp. *lycopersici* Sn. et Hans. show more severe symptoms at 18-20°C when they are grown in the presence of sodium chloride (2 to 5 g/l). Sodium nitrate and magnesium chloride show a similar action. Calcium sulphate and nitrate have an opposite effect.

Similar doses of sodium chloride show a slight stimulating effect on *Fusarium* growth *in vitro*. Strong concentrations (60 g/l) are tolerated. However there is no direct influence of NaCl on pathogenicity.

A direct toxicity of NaCl towards tomato plants is possible under warm conditions (25°-30°), but cannot explain the appearance of *Fusarium* wilt on wintergrown tomatoes in salt-contaminated fields of North Africa.

The most plausible hypothesis is a replacement of Ca⁺⁺ by Na⁺ or Mg⁺⁺ in the polygalacturonate chains of cell-membranes, which become consequently more sensitive to fungal polygalacturonase. This explanation, combined possibly with a selective effect of NaCl on *Fusarium* in soil microflora can account for the unexpected appearance of tomato *Fusarium* wilt during winter in Morocco and Tunisia.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AYERS W. A. et G. C. PAPAIVAS, 1965. Simultaneous detection of polygalacturonate-transeliminase and polygalacturonase in culture filtrate of *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology*, 55, 503 (Abstr.).
- BATEMAN D. F., 1963. A mechanism of induced host resistance to polygalacturonase in *Rhizoctonia* infected tissue. *Phytopathology*, 53, 870 (Abstr.).
- BATEMAN D. F., 1964. An induced mechanism of tissue resistance to polygalacturonase in *Rhizoctonia* infected hypocotyls of beans. *Phytopathology*, 54, 438-445.
- BATEMAN D. F. et R. D. LUMSDEN, 1965. Relation of calcium content and nature of pectic substances in bean hypocotyls of different ages to susceptibility to an isolate of *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology*, 55, 734-738.
- CHAMBERS H. L. et M. E. CORDEN, 1963. Semeiography of *Fusarium* wilt in tomato. *Phytopathology*, 53, 1006-1010.
- CORDEN M. E. et A. E. DIMOND, 1959. The effect of growth regulating substances on disease resistance and plant growth. *Phytopathology*, 49, 68-72.
- CORDEN M. E., 1965. Influence of calcium nutrition on *Fusarium* wilt of tomato and polygalacturonase activity. *Phytopathology*, 55, 222-224.
- DAVET P., 1965. *Fusarium oxysporum* f. *lycopersici*. In: *Phytopathologie des cultures maraichères. Rapport annuel I.N.R.A.T. Tunis 1965*, p. 17 (ronéo).
- DAVIS D., 1953. The role of enzymes in the etiology of *Fusarium* wilt of tomato. *Phytopathology*, 43, 470.
- EDDINGTON L. V., M. E. CORDEN et A. E. DIMOND, 1961. The role of pectic substances in chemically induced resistance to *Fusarium* wilt of tomato. *Phytopathology*, 51, 179-182.
- GÄUMANN E., 1957. Fusaric acid as a wilt toxin. *Phytopathology*, 47, 342-357.
- GENEVOIX L., 1959. *Traité de chimie biologique*. Presses Universitaires de France, 354-368.
- GOTHOSKAR S. S. et R. P. SCHEFFER, 1953. Pectic enzymes in the physiology of *Fusarium* wilt of tomato. *Phytopathology*, 43, 472.
- HANCOCK J. G. et R. L. MILLAR, 1965. Relative importance of polygalacturonase transeliminase and other pectolytic enzymes in southern anthracnose spring blackstem and stemphylium leaf spot of alfalfa. *Phytopathology*, 55, 222-224.
- KEYWORTH W. G., 1963. The reaction of monogenic resistant and susceptible varieties of tomato to inoculation with *Fusarium oxysporum* f. *lycopersici* into stems or through Bonny best root stocks. *Ann. appl. Biol.*, 52, 257-270.
- KUO M. S. et R. P. SCHEFFER, 1964. Evaluation of fusaric acid as a factor in development of *Fusarium* wilt. *Phytopathology*, 54, 1041-1044.
- Mc DONNELL K., 1962. Relationships of pectic enzymes and pathogenicity in the *Fusarium* wilt syndrome of tomatoes. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 45, 55-62.
- MANN B., 1962. Role of pectic enzymes in the *Fusarium* wilt syndrome of tomato. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 45, 169-178.
- MESSIAEN CM., 1963. Etude des maladies vasculaires de la tomate au Maroc. In: *Maladies Plantes. Maraichères. Rapport d'Activité INRA*, 17.
- MATTA A. e I. GENTILE, 1964. Variazioni del contenuto in auxine indotte nel pomodoro dal *Fusarium oxysporum* f. *lycopersici*. *Riv. Patol. Veg., Pavia*, 4, 208-237.
- OGILVIE L., 1961. Diseases of vegetables. *Bull. Minist. Agric. Fish Fd., Lond.* 123.
- SCHEFFER R. P. et J. C. WALKER, 1954. Distribution and nature of *Fusarium* resistance in the tomato plant. *Phytopathology*, 44, 94-101.
- WAGGONER P. E. et A. E. DIMOND, 1956. Polyphenol-oxydases and substrates in potato and tomato stems. *Phytopathology*, 46, 495-498.
- WALKER J. C. et R. E. FOSTER, 1946. Plant nutrition in relation to disease development. III. *Fusarium* wilt of tomato. *Am. J. Bot.*, 33, 259-264.

Phyl.

STATION DE PATHOLOGIE VÉGÉTALE, I.N.R.A.
MONFAVET, FRANCE

MISSION O.R.S.T.O.M., I.N.R.A. - TUNISIE

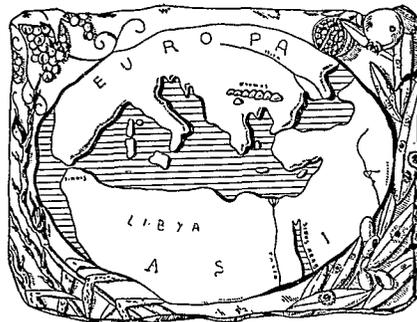
I.N.R.A. - MAROC

PIERRE DAVET, [CHARLES-MARIE MESSIAEN . PIERRE RIEUF]

**Interpretation des manifestations hivernales de la fusariose
de la Tomate en Afrique du nord, favorisées par la présence de sels
dans les eaux d'irrigation**

Tiré à part des « Actes du Premier Congrès de l'Union Phytopathologique Méditerranéenne »

Bari-Naples, 26 Septembre - 1er Octobre 1966



UNIONE FITOPATOLOGICA MEDITERRANEA

B 13634
13634
(1967)