

UNIVERSITE DE OUAGADOUGOU
INSTITUT SUPERIEUR POLYTECHNIQUE

MEMOIRE DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION
DU DIPLOME D'INGENIEUR DU DEVELOPPEMENT RURAL
(OPTION AGRONOMIE)

PAR

TRAORE LAMOUSA ABDOUL

ET: LA NUTRITION MINERALE DE LA TOMATE: SON EFFET SUR
L'ELABORATION DE LA MATIERE SECHE ET SUR LA SUS-
CEPTIBILITE DE LA PLANTE A LA BRULURE ALTERNARIENNE

ETUDE REALISEE AU DEPARTEMENT DE PHYTOLOGIE
FACULTE DES SCIENCES DE L'AGRICULTURE
ET DE L'ALIMENTATION
UNIVERSITE LAVAL

DIRECTEUR: PROFESSEUR G.M. OLAH

MAI 1984

REMERCIEMENTS

La présente étude qui couronne un stage de dix mois a été menée sous la direction du professeur G.M. Olah du Département de phytologie de la Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation de l'Université Laval.

L'auteur de ce mémoire, qui a profité de son expérience et hautement apprécié sa constante disponibilité et ses conseils, lui exprime ses vifs remerciements.

Que M. C.A. Chamberland et Madame O. Desbiens qui ont respectivement contribué à la réalisation des travaux au laboratoire de mycologie et à celui de microscopie électronique trouvent ici l'expression de notre profonde reconnaissance.

Nous avons été très sensible aux conseils pratiques que le Dr André Gosselin et M. Nicolas Tremblay nous ont fournis chaque fois qu'ils ont été sollicités.

A tous les professeurs de l'institut supérieur polytechnique (I.S.P.) de l'Université de Ouagadougou qui nous ont assuré, quatre années durant, la formation théorique, nous exprimons notre profonde gratitude.

Enfin nous remercions le C.R.D.I. pour le financement de nos travaux.

RESUME

En culture hydroponique, cinq solutions nutritives différentes ont été appliquées à des plantes de tomate réparties entre des parcelles inoculées (avec des conidies de l'agent causal de la brûlure alternarienne) et des parcelles non inoculées, afin d'étudier leur effet sur:

- 1) la quantité de matière sèche élaborée
- 2) la susceptibilité des plantes de tomate à la brûlure alternarienne.

Les résultats obtenus montrent une variation considérable du poids sec des plantes de tomate en fonction de la solution nutritive; les tomates qui ont été alimentées avec la solution nutritive déficiente en azote ont élaboré la plus faible quantité de matière sèche.

Il ressort également que dans nos conditions d'étude, la susceptibilité des tomates à la brûlure alternarienne varie selon leur nutrition; les plantes déficientes en phosphore et celles carencées en potassium ont été les plus affectées par la maladie.

TABLE DES MATIERES

	Page
REMERCIEMENTS	i
RESUME	ii
TABLE DES MATIERES	iii
LISTE DES TABLEAUX	vi
LISTE DES FIGURES	vii
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I REVUE DE BIBLIOGRAPHIE	4
1.1 L'hôte: la tomate <u>Lycopersicon</u> <u>esculentum</u> Mill	4
1.1.1 Classification	4
1.1.2 Origine du genre Lycopersicon	4
1.1.3 Situation passée et importance actuelle	5
1.1.4 Exigences écologiques	6
a) sols	6
b) climat	6
1.2 La brûlure alternarienne et l'agent pathogène	6
1.2.1 La brûlure alternarienne de la tomate et son importance	6
1.2.2 Les symptômes	7
1.2.3 Le parasite	8

	Page	
1.2.3.1	Systématique	8
1.2.3.2	Origine	9
1.2.3.3	Morphologie	9
1.2.3.4	Formation des conidies	10
1.2.3.5	Germination des conidies	11
1.2.3.6	Biologie du parasite	11
1.2.3.7	Cycle vital du parasite	12
1.2.3.8	Nature et rôle des substances produites par le parasite	13
1.2.4	Epidémiologie	14
1.2.4.1	Influence de l'âge du plant sur les relations hôte-parasite	15
1.2.4.2	Influence du vent sur l'épidémiologie	16
1.2.4.3	Influence de l'humidité relative sur les relations hôte-parasite	16
1.2.4.4	Influence de la température sur les relations hôte-pathogène	18
1.2.4.5	Influence de la nutrition minérale de l'hôte sur les relations hôte-parasite ..	19
CHAPITRE 2	MATERIEL ET METHODES	22
2.1	Introduction	22
2.2	Matériel fongique	22
2.2.1	Origine et caractéristiques	22
2.2.2	Méthode de culture du champignon	23
2.2.3	Préparation de l'inoculum	24
2.3	Matériel végétal et méthodes de culture	24
2.3.1	Origine et caractéristiques de la variété	24
2.3.2	Semis des graines	25
2.3.3	Transplantation	25
2.3.4	Dispositif expérimental et nature des traitements ...	25
2.3.5	Conditions environnementales de croissance des plantes	26
2.3.5.1	Conditions de lumière	26
2.3.5.2	Conditions de température	29

	Page
2.3.5.3 Nutrition des plantes.....	29
2.3.6 Inoculation des plantes.....	29
2.4 Prélèvement et préparation des échantillons pour l'observation au microscope électronique à balayage	31
2.4.1 Prélèvement des échantillons	31
2.4.2 Préparation des échantillons	31
2.4.2.1 Fixation et déshydratation	31
2.4.2.2 Séchage et métallisation	31
2.5 Evaluation du degré d'infection des plantes.....	31
2.6 Récolte des plantes et détermination du poids sec	34
CHAPITRE 3 RESULTATS ET DISCUSSION	36
3.1 Résultats	36
3.1.2 Effet des traitements sur le poids sec des plantes....	36
3.1.2.1 Effet exclusif des solutions nutritives	36
3.1.2.2 Effet combiné des solutions nutritives et de l'inoculation	37
3.1.3 Effet de la nutrition sur la susceptibilité des plantes à la brûlure alternarienne	40
3.2 Discussion	48
3.3 Interprétation des observations faites au microscope électronique à balayage	56
CONCLUSION	84
BIBLIOGRAPHIE	86

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU		Page
1	Composition des différentes solutions nutritives	28
2	Régime de températures	29
3	Echelle de Horsfall et Barratt	35
4	Comparaison par le test de Duncan des poids secs moyens élaborés par plante et selon la nature du traitement	38
5	Analyse de variance des résultats relatifs aux poids secs moyens élaborés par plante.....	39
6	Pourcentage moyen de surface foliaire recouverte par les taches 20 jours après l'inoculation.....	42
7	Analyse de variance des résultats relatifs au pourcentage moyen de surface foliaire recouverte par les taches	43
8	Comparaison, par le test de Duncan, des pourcentages de surface foliaire recouverte par les taches 20 jours après l'inoculation	45

LISTE DES FIGURES

FIGURE		Page
1	Dispositif expérimental et distribution des traitements	27
2	Taille moyenne des plantes et nombre moyen de feuilles par plante au moment de l'inoculation	32
3	Composition minérale des feuilles des différents groupes de plantes, au moment de l'inoculation	33
4	Influence des traitements sur le poids sec par plante.....	41
5 et 6	Folioles de tomate prélevées 20 jours après l'inoculation	46 et 47
7 à 30	Figures hors texte	59

INTRODUCTION

La tomate Lycopersicon esculentum Mill. est un légume dont la culture a connu un essor important au cours des trois dernières décennies. Mais comme toutes les plantes cultivées, elle est assujettie à de nombreuses maladies dont les causes, bien que multiples, produisent le même effet: la désorganisation de la physiologie de la plante qui conduit à des désordres morphologiques détectables.

Cette désorganisation physiologique aboutit à une baisse quantitative des rendements ou/et à une diminution de la qualité des produits.

Ces maladies sont donc préjudiciables à l'homme qui a cherché et cherche encore à les combattre efficacement. Dans cette lutte contre les maladies des plantes les produits chimiques ont longtemps occupé une place prépondérante et leur utilisation remonte loin dans le temps. Elle connut une étape fondamentale avec la découverte de la bouillie bordelaise à la fin du 19^e siècle. Les années 1950 furent caractérisées par l'apparition de produits chimiques de grande spécificité.

Toutefois, après l'enthousiasme des premières années qui ont suivi la découverte des produits chimiques phytosanitaires, des constatations s'imposèrent. On s'aperçut que:

- 1) Les traitements chimiques ne modifient ni la susceptibilité de l'hôte vis-à-vis d'un agent pathogène, ni la virulence de l'agent pathogène à l'égard de l'hôte. Ils ne constituent qu'une solution temporaire et doivent être répétés chaque fois que la maladie

se manifeste. Ces répétitions augmentent le coût des traitements et limitent leur application.

2) L'introduction des traitements chimiques entraîne très souvent la création de nouvelles races physiologiques de pathogènes qui résistent à ces produits.

3) L'utilisation des produits chimiques dans la protection des cultures constitue souvent un danger pour l'environnement, l'homme et parfois même pour les plantes qu'ils doivent protéger.

Face à ces constatations, il apparaissait évident que les traitements à l'aide de produits chimiques ne pouvaient à eux seuls, constituer une solution satisfaisante à l'épineux problème de la phytoprotection.

Les phytopathologistes ne cherchent plus à exterminer les pathogènes à l'aide de produits chimiques mais tentent de les réduire à un niveau tolérable par une lutte intégrée incluant non seulement les produits chimiques mais aussi les conditions de développement des plantes qui déterminent l'état de plus ou moins grande réceptivité de la plante vis-à-vis de son pathogène.

Parmi ces facteurs environnementaux, la nutrition de l'hôte est sans aucun doute celui que l'homme peut modifier aisément.

Guidés par cette approche, nous avons tenté de cerner les facteurs qui peuvent avoir une influence sur le développement d'une maladie, afin de mieux la comprendre et de mieux la combattre. Notre étude porte sur la brûlure alternarienne de la tomate telle qu'elle peut être influencée par la nutrition contrôlée de l'hôte.

Dans cette optique, nous nous sommes proposés de :

- 1) déterminer l'effet de la nutrition minérale de l'hôte sur sa susceptibilité à la brûlure alternarienne telle qu'exprimée par les symptômes visibles de la maladie;

- 2) Déterminer l'effet de cette nutrition sur l'élaboration de la matière sèche.
- 3) Déterminer s'il existe une relation entre la quantité de matière élaborée par l'hôte et sa susceptibilité au parasite.
- 4) Observer les relations hôte-parasite en liaison avec la nutrition de l'hôte (culture hydroponique) à l'aide du microscope électronique à balayage.

Compte tenu de ces objectifs, la présente étude intitulée "La nutrition minérale de la tomate: son effet sur l'élaboration de la matière sèche et sur la susceptibilité de la plante à la brûlure alternarienne", aborde dans un premier temps la présentation de l'hôte, puis suit l'exposé des connaissances sur le pathogène. Ces deux parties constituent la partie bibliographique de l'étude.

La méthodologie utilisée, les résultats obtenus ainsi que la discussion de ces derniers constituent la partie expérimentale du mémoire.

CHAPITRE 1: REVUE DE BIBLIOGRAPHIE

1.1 L'hôte: la tomate Lycopersicon esculentum Mill.

1.1.1 Classification

La tomate Lycopersicon esculentum Mill. appartient, avec la pomme de terre Solanum tuberosum L. et quelques autres plantes de moindre importance, à la grande famille des Solanacées.

Cette famille renferme de nombreux genres parmi lesquels le genre Lycopersicon auquel appartient l'espèce esculentum qui fut choisie pour cette étude.

1.1.2 Origine du genre Lycopersicon

Les recherches effectuées sur l'origine de la tomate ont été rendues très difficiles à cause de la nature facilement périssable de toutes les parties constitutives de la plante. De ce fait, l'archéologie a peu contribué à la détermination de l'origine du genre Lycopersicon (*All about tomatoes* p. 6).

Cependant, la comparaison des données historiques sur les régions de culture du genre Lycopersicon et sur son utilisation, jointe à certaines évidences génétiques permettent de donner l'origine probable du genre.

Ainsi, on pense que le genre Lycopersicon serait originaire de l'Amérique du Sud. C'est de ce foyer d'origine que l'espèce esculentum se serait répandue pour atteindre d'autres régions notamment les régions tropicales.

La domestication de la tomate s'est effectuée au Mexique à partir de la variété cerasiforme considérée comme l'ancêtre de toutes les variétés actuellement cultivées (*All about tomatoes* p. 6).

1.1.3 Situation passée et importance actuelle

La tomate a d'abord été considérée comme une curiosité ou comme plante ornementale à cause de ses fruits. Son utilisation dans l'alimentation a été retardée car on lui attribuait des propriétés toxiques du fait de son appartenance à la famille des Solanacées comportant des plantes dont la toxicité a été bien connue.

Cette conception sur la tomate persista encore au début du 20^e siècle, longtemps après que la valeur nutritive de la tomate ait été découverte en Europe.

De nos jours, aucune crainte ne subsiste et la tomate, après une longue période d'éclipse connaît actuellement un essor important: elle constitue l'un des principaux légumes dans de nombreux pays, notamment en Amérique, en Europe et en Afrique du Nord. En 1981, la production mondiale de tomate a été évaluée à 40 millions de tonnes (Larousse agricole 1981, p. 1107).

L'importance accordée à la culture de la tomate au niveau mondial est essentiellement liée à sa valeur nutritive; elle constitue en outre une bonne source de vitamines A et C.

Cette importance est révélée par:

- l'introduction continuelle de nouvelles méthodes de culture dans le but d'accroître quantitativement et qualitativement la production;
- la création de multiples variétés visant à éliminer les limites imposées à la culture de la tomate par les conditions climatiques et à améliorer la qualité de la production;
- la mise sur pied de nombreuses industries de transformation dont l'objectif est de permettre une meilleure conservation du produit et de le rendre continuellement disponible. En 1981, plus du tiers de la production mondiale a été transformée en conserve (Larousse agricole 1981, p. 1107).

1.1.4 Exigences écologiques

a) Sols

La tomate est peu exigeante au point de vue sol. Elle peut se développer sur presque tous les types de sol. Cependant, son développement optimum nécessite des sols légers et convenablement drainés à pH compris entre 6 et 7.

b) Climat

La tomate est une plante de régions chaudes dont le développement optimum requiert des températures de 19°C à 29°C. Les basses températures lui sont nuisibles. De même, les températures trop élevées peuvent provoquer l'arrêt de la croissance.

Les exigences écologiques d'une plante déterminent largement les types de maladie qui peuvent l'affecter. Celles de la tomate permettent le développement d'une série de maladies cryptogamiques dont l'une des plus importantes est la brûlure alternarienne ou brûlure hâtive (*early blight*) causée par un champignon imparfait: Alternaria solani (Ell. et Mart.) Sor. rencontré partout où se pratique la culture de la tomate.

1.2 La brûlure alternarienne et l'agent pathogène

1.2.1 La brûlure alternarienne de la tomate et son importance

Parmi les nombreuses maladies cryptogamiques auxquelles sont confrontés les producteurs de tomate Lycopersicon esculentum Mill., l'une des plus importantes est certainement la brûlure alternarienne ou brûlure hâtive compte tenu de sa distribution généralisée et de sa gravité lorsque les conditions environnementales sont favorables à une épiphytie.

La rareté des variétés capables d'offrir une résistance significative à l'agent pathogène milite en faveur de l'expansion de la maladie.

Au contact avec le champignon, les plantes de tomate peuvent subir des dommages tant sur les feuilles que sur les tiges et les fruits. Il en résulte une perturbation de l'activité photosynthétique et une détérioration de la plante entière.

C'est en 1944 qu'a été signalé le premier cas d'épidémie de la brûlure alternarienne de la tomate. Il a été enregistré en Grande-Bretagne et rapporté par Glasscock et Ware (1944).

Thomas (1948) rapporte que la brûlure alternarienne est à l'origine de très graves pertes de production de tomate au sud des Etats-Unis.

Dès 1958, la maladie est signalée dans de nombreux pays d'Afrique (Ouganda, Nigeria, Kenya ...).

Actuellement, la brûlure hâtive se rencontre dans toutes les régions où se pratique la culture de la tomate.

Les dégâts dus à cette maladie atteignent souvent des proportions considérables: Wilson (1943) rapporte un cas d'infection dans l'état d'Ohio aux Etats-Unis, où la brûlure hâtive a causé une perte de production dépassant 30%.

1.2.2 Les symptômes

La brûlure alternarienne de la tomate se manifeste sur toute la partie aérienne de la plante. L'agent causal Alternaria solani (Ell. et Mart.) Sor. peut provoquer des dommages sur tiges, feuilles aussi bien que sur les fruits.

Sur la tige, l'infection aboutit à la pourriture du collet (collar rot) qui débute chez la plantule par une lésion au niveau du collet.

Au niveau des fruits, les symptômes caractéristiques de la maladie sont des lésions noir sombre ou brunes. Ces lésions sont enfoncées et dures. Elles apparaissent aussi bien sur les fruits mûrs

que sur les fruits immatures. Ces lésions débutent souvent au niveau du pédoncule. Elles s'étendent progressivement et peuvent recouvrir tout l'organe.

La version foliaire de la brûlure alternarienne est caractérisée par l'apparition, à la surface des feuilles, de taches circulaires ou anguleuses. Ces taches sont noires ou brun sombre et sont de dimensions variables. Leur centre se dessèche et se craquèle pendant que les fructifications apparaissent sous la forme de petits massifs veloutés. Des anneaux concentriques se forment souvent sur les tissus nécrosés constituant ainsi une caractéristique essentielle des taches de la brûlure hâtive.

Les taches sont souvent bien délimitées et séparées des tissus sains par une couche de liège brun pourpre à reflet métallique. Au voisinage immédiat des taches alternariennes, la présence de partie verte témoigne de l'existence d'une activité physiologique. Dans les attaques graves les taches s'accroissent en nombre et en taille, puis deviennent confluentes. Il en résulte une sénescence prématurée des feuilles infectées. Elles se flétrissent et tombent.

Les symptômes foliaires décrits ci-dessus sont très semblables à ceux causés par Alternaria tomato (Cke) Weber, un autre parasite de la tomate qui ne diffère de Alternaria solani que par ses propagules qui sont de plus petites dimensions.

1.2.3 Le parasite

1.2.3.1 Systematique

L'agent causal de la brûlure alternarienne de la tomate est un organisme fongique de la classe des champignons imparfaits et appartient au genre Alternaria dont la systematique est restée confuse longtemps après sa création par Nees (1817) et qui est aujourd'hui défini comme étant le genre regroupant tous les champignons qui produisent - très souvent en chaînes - des spores mûrifomes (phaeodictyospores) munies de "bec" ou filament apical.

Il appartient à:

- la classe des Fungi imperfecti regroupant tous les champignons dont la phase de reproduction sexuée demeure inconnue. Leur mode de multiplication est asexué et assuré par les conidies.
- L'ordre des Moniliales constitué de Deuteromycètes qui produisent leurs conidies sur un hyphes ou sur des conidiophores spécialisés qui peuvent être simples ou ramifiés, solitaires ou groupés.
- La famille des Dématiacées regroupant une trentaine de genres caractérisés par des hyphes de couleur foncée, de répartition diffuse, très rarement compacte.

1.2.3.2 Origine

L'agent causal de la brûlure alternarienne de la tomate a été décrit pour la première fois en 1882 par Ellis et Martin qui l'isolèrent des feuilles mortes de pomme de terre Solanum tuberosum L. dans le New Jersey (U.S.A.).

1.2.3.3 Morphologie

Alternaria solani (Ell. et Mart.) Sor. présente un mycélium septé et ramifié qui, avec l'âge, devient de plus en plus foncé. Les conidiophores sont relativement courts et sont de couleur sombre.

Les conidies sont munies d'un "bec" à leur apex. Elles sont mûrifformes, c'est-à-dire qu'elles possèdent deux types de septation: des septations longitudinales et des septations transversales. Ces dernières sont très souvent plus nombreuses que les premières. Ce mode de cloisonnement est relativement complexe. Ces conidies de type particulier sont désignées par le terme phaeodictyoporospores (Luedeman 1960).

Leur morphologie est sujette à des variations considérables selon l'âge et est étroitement liée aux conditions d'environnement durant leur formation (température, humidité, lumière...). Aussi trouve-t-on dans les divers travaux relatifs à la morphologie du pathogène des chiffres allant de 38 à 126 μm pour la longueur et de 13 à 24 μm pour la largeur.

1.2 3.4 Formation des conidies

Les conidies, qui constituent le stade infectieux le plus important du pathogène, prennent naissance au sommet d'hyphes spécialisés appelés conidiophores, d'une manière entéroblastique porospore type, (Kendrick 1971). Leur développement se fait à partir des pores situés dans la partie sommitale de la paroi du conidiophore.

Lukens et Horsfall (1972), rapportent que la conidiogénèse comporte deux étapes chez Alternaria solani:

- L'élaboration des conidiophores qui est stimulée par des lumières de longueur d'onde proche de l'ultra-violet.
- La formation des propagules (conidies) qui s'effectue à l'obscurité.

Contrairement aux autres champignons du genre Alternaria dont les conidies sont émises en chaînes, celles de l'agent causal de la brûlure alternarienne de la tomate se forment de façon solitaire ou en groupes de deux. La conidiogénèse en groupes de deux se rencontre surtout sur les milieux de culture artificiels. Dans la nature, les conidies se forment séparément les unes des autres. Ce caractère conduit à ranger l'Alternaria solani dans la section des non-catenatae définie par Neergaard (1945) regroupant les champignons dont les conidies ne sont pas produites en chaînes. Les champignons de cette section se caractérisent par leur degré de parasitisme élevé comparativement à ceux des deux autres sections: les longicatenatae et les brevicatenatae.

1.2.3.5 Germination des conidies

La moindre évolution du pathogène au sein de l'hôte après leur mise en contact nécessite la germination des propagules. Ceci est fondamental dans l'établissement des relations hôte-parasite. Du fait de leur nature mûriforme, les spores d'Alternaria sont pluriloculaires. Les diverses loges jouent un rôle important dans la germination des conidies.

Joly (1964) étudiant le mécanisme de la germination a démontré que:

- Toutes les loges d'une même conidie contiennent du protoplasme capable de donner naissance à des hyphes mycéliens: elles sont douées d'une même capacité germinative.
- Chaque loge possède une capacité de régénération.
- Toute loge en germination empêche ses voisines de germer.

Ces propriétés confèrent à ce type de conidie (dictyospore) d'énormes possibilités de germination. Ainsi lorsque des tubes germinatifs issus d'une loge donnée, meurent à la suite des conditions défavorables sévissant après leur formation, ils seront remplacés par d'autres tubes germinatifs de la même loge grâce à la capacité de régénération des loges. Ces nouveaux tubes germinatifs possèdent des caractéristiques physiologiques identiques à celles des précédents et sont munis d'un équipement enzymatique analogue. Si le pouvoir de régénération d'une loge donnée s'épuise, la loge voisine qui est demeurée, jusqu'alors, inhibée, devient fonctionnelle. Ces propriétés, jointes à la large gamme de températures (6°C à 34°C) dans laquelle la conidie est capable de germer, offrent au parasite une grande capacité d'infection.

1.2.3.6 Biologie du parasite

Alternaria solani (Ell. et Mart.) Sor. est caractérisé par une dualité en ce qui concerne le mode de vie. En effet, bien qu'étant parasite, il peut mener une existence saprophytique pendant des périodes d'assez longue durée. Walker (1952) rapporte que les propagules peuvent demeurer viables en culture artificielle pendant 17 mois.

L'éventail des hôtes possibles de ce parasite a fait l'objet de nombreuses controverses. Certains auteurs ont pu, par confusion avec d'autres formes biologiques du même genre, le signaler sur des plantes de diverses familles. Cependant il est aujourd'hui établi que le pathogène A. solani ne parasite que sur les plantes de la famille

des Solanacées. Exceptionnellement il peut s'attaquer aux plantes des familles Liliacées et Composacées (Neergaard 1945).

1.2.3.7 Cycle vital du parasite

Horsfall et Lukens (1971) distinguent les phases suivantes:

- Développement des hyphes fongiques
- Elaboration des conidiophores, des conidies et des appressoria
- Pénétration dans le tissu-hôte
- Expansion du pathogène au sein du tissu-hôte

Le parasite peut, sans perdre sa virulence ni son pouvoir infectieux, rester latent plus d'une année et demeurer sous forme de conidies et/ou de mycélium dans les débris de plantes infectées ainsi que dans les graines. L'inoculum que constituent ces conidies et/ou mycélium sera disséminé par des agents divers dont le plus important est le vent. Parvenues au contact de la plante-hôte, les propagules germent dès que les conditions de température et d'humidité deviennent favorables. Après la germination des conidies, il se manifeste un certain tropisme: les tubes germinatifs sont situés sur l'épiderme et se dirigent vers les stomates par lesquels ils pénètrent (Viennot-Bourgin 1949). Ainsi la pénétration du parasite dans le tissu-hôte peut se réaliser d'une manière directe et dans ce cas le mycélium s'achemine directement vers la chambre sous-stomatique et ensuite dans les tissus internes. Il est à noter que le pouvoir hydrolasique de l'apex hyphal est toujours très important. Une autre voie d'accès du pathogène au sein du tissu-hôte est offerte par les blessures éventuelles. Ensuite les hyphes se développent dans l'épiderme ou dans les cellules les plus superficielles des parenchymes. Elles progressent de cellule en cellule et émettent sous la cuticule quelques courtes ramifications formant un massif qui soulève la cuticule. A partir de ce massif, prennent naissance des conidiophores (Joly 1964). Lorsque les conditions climatiques deviennent favorables, les premières taches visibles caractéristiques de la maladie apparaissent au bout des deux ou trois jours qui suivent l'infection. La production

des propagules débute lorsque les taches atteignent un diamètre d'environ trois millimètres. Elle est stimulée par les périodes de forte humidité relative. Les conidies formées sur l'hôte sont détachées par le vent et peuvent infecter d'autres plantes. Pendant la phase du cycle correspondant au passage du parasite sur l'hôte, les relations hôte-parasite sont caractérisées par la production d'une gamme variée de substances élaborées par le pathogène comme il a été démontré par les auteurs: Brian et al. (1949), (1951) et (1952); Daproux et al. (1950), (1952) et (1953); Pound et Stahman (1951).

1.2.3.8 Nature et rôle des substances produites par le parasite

Alternaria solani (Ell. et Mart.) Sor. agent causal de la brûlure hâtive de la tomate, produit des substances phytotoxiques et des enzymes qui prennent une part active dans le processus infectieux. La virulence du pathogène est étroitement liée à des substances qu'il émet et dont l'existence n'a pas toujours été connue.

Whipples (1937) fait des observations qui le conduisent à émettre pour la première fois, l'hypothèse d'une production de substances responsables des symptômes de nécrose qui apparaissent sur les plantes de tomate infectées par A. solani. Thomas (1944) appuie l'hypothèse de Whipples suite à des travaux effectués sur les lésions nécrotiques dues au pathogène. Aucun de ces deux auteurs ne put cependant vérifier l'hypothèse. Brian et al. (1949) établirent la preuve de l'élaboration d'une substance, l'acide alternarique. Ces auteurs observent que l'acide alternarique inhibe la germination chez certains champignons du genre Botrytis. Ils entreprennent une étude sur les effets de l'acide alternarique vis-à-vis des plantes de tomate. A l'issue de l'étude, ils démontrent l'effet phytotoxique de cette substance lorsqu'elle est mise au contact de l'hôte.

Cependant Brian et al. (1949) ne purent pas préciser le mode d'action de l'acide alternarique sur la plante-hôte. Pound et Stahman (1951) entreprennent des études afin de vérifier l'émission de l'acide alternarique par le pathogène et de préciser le mode

d'action de cette substance. Ils aboutissent à la confirmation de l'existence effective de l'acide alternarique et démontrent que la substance se répand au sein des tissus infectés à partir des vaisseaux conducteurs. Leurs résultats sont confirmés par Joly (1964) au terme d'une étude sur le genre Alternaria. Après la mise en évidence de cette première substance élaborée par l'agent responsable de la brûlure alternarienne, d'autres auteurs prouvent la production de toute une gamme de produits parmi lesquels on peut citer l'alternarine dont la découverte a été réalisée par Daproux et al. (1950).

Ces substances constituent pour le pathogène un arsenal offensif sans lequel toute infection serait impossible. Darozkin et al. (1976) démontrent l'existence d'une corrélation entre la quantité d'acide alternarique produite par une souche et sa virulence. Selon ces auteurs les races les plus virulentes produisent 4 à 5 fois plus d'acide alternarique que les moins agressives. Les substances émises agissent sur la physiologie de la plante-hôte. Elles sont caractérisées par une double toxicité qui se traduit par deux types d'action sur l'hôte: une action flétrissante et une action nécrosante (Joly 1964). Il fut établi que l'action nécrosante est la plus importante; l'action flétrissante l'est moins: elle apparaît tardivement lorsque les substances phytotoxiques du pathogène sont déjà émises en grande quantité.

Tel que démontré par James (1968), Sands et Lukens (1974), la production de ces phytotoxines élaborées par le champignon est étroitement liée à la composition du milieu dans lequel le pathogène évolue.

1.2.4 Epidémiologie

Le cycle infectieux du parasite se réalise par la succession, dans le temps, de divers stades: croissance des hyphes, élaboration des conidiophores, formation des conidies, émission d'appressoria. Il se soumet aux exigences de l'environnement. Chacune des phases de ce cycle exige, pour sa réalisation, des conditions environnementales

déterminées. Il en résulte que le comportement du pathogène A. solani au sein de son hôte est en étroite liaison avec les conditions climatiques dans lesquelles se déroulent les relations hôte-parasite.

L'expression de l'état maladif de l'hôte, traduite par les symptômes visibles est donc elle aussi le résultat combiné de divers facteurs environnementaux sur l'hôte, le parasite et sur les relations hôte-parasite. L'intensité de la maladie dépend aussi de paramètres intrinsèques à la plante tels que son stade physiologique.

Parmi les facteurs qui déterminent la pathogénèse de la brûlure alternarienne de la tomate, ceux considérés comme les plus importants sont:

- l'âge de la plante-hôte
- le vent
- la température
- la nutrition minérale de l'hôte qui influence d'une part la croissance du parasite et d'autre part, la résistance ou la susceptibilité de l'hôte vis-à-vis de son pathogène.

1.2.4.1 Influence de l'âge de la plante sur les relations hôte-parasite

Les symptômes provoqués par A. solani sur les fruits de tomate sont plus sévères sur les fruits mûrs que sur les immatures (Nightingale et Ramsey 1936). Horsfall et Heuberger (1942) démontrent que les plantes de tomate sont plus susceptibles à la brûlure hâtive au moment de la fructification. Moore et Thomas (1943) remarquent lors de multiples observations, que l'infection des plantes de tomate par A. solani augmente avec l'âge. Ils entreprennent une étude se rapportant à l'effet de l'âge de l'hôte sur sa susceptibilité au pathogène. Les résultats obtenus confirment leurs observations: les plantes âgées présentent une plus grande sensibilité à l'infection.

Barratt et al. (1944) s'intéressant aux relations hôte-pathogène telles qu'elles sont influencées par le stade physiologique

de la plante-hôte démontrent que le degré de la défoliation due à A. solani est étroitement lié à la maturité physiologique de la plante. Selon ces auteurs, il existe une corrélation directe entre la défoliation et l'âge de la plante. Le degré d'infection augmente avec l'accroissement du rapport fruits/feuilles. Walker (1952) souligne que les feuilles les plus âgées sont les premières à être infectées par le parasite; l'infection des autres feuilles n'intervenant qu'à un stade plus avancé de maturité physiologique.

Par des travaux subséquents à ceux des auteurs ci-haut cités et concernant les corrélations entre l'âge de la plante-hôte et sa susceptibilité au pathogène, un consensus s'est dégagé en confirmant les résultats. Il est aujourd'hui acquis que la susceptibilité de la plante augmente avec la maturité physiologique. L'une des raisons de cette plus grande susceptibilité des plantes âgées à A. solani serait leur incapacité à produire de grandes quantités de phytoalexines (Darazhkin et al. 1976).

1.2.4.2 Influence du vent sur l'épidémiologie

Le vent est le principal facteur de dissémination de l'inoculum constitué essentiellement de conidiospores. Il joue un rôle important dans la généralisation de la maladie qui se fait par des réinfections multiples (Joly 1964). Rotem (1961) étudiant l'effet du vent sur l'évolution de la brûlure hâtive de la tomate démontre que la dispersion des propagules est maximale pendant les périodes de forts mouvements d'air et que les débris transportés par le vent, en blessant les plantes, augmentent leur susceptibilité au parasite.

1.2.4.3 Influence de l'humidité relative sur les relations hôte-parasite

Lutman (1911) étudie l'effet de l'humidité relative sur le développement de la brûlure alternarienne et conclut que les périodes de faible humidité relative sont propices à la maladie. Rands (1917) démontre que la brûlure hâtive de la tomate est plus sévère lorsque l'humidité relative est élevée et accompagnée d'un temps chaud.

Moore (1941) prouve la nécessité d'une forte humidité relative pour la réussite de l'infection: une période de forte humidité relative d'une durée minimale de quatre heures est nécessaire pour qu'une infection puisse s'effectuer. De plus, il démontre l'existence d'une relation entre la durée de la période de forte humidité relative et le degré de sévérité de la maladie. Selon le même auteur, l'humidité relative est le principal facteur limitant l'infection.

Viennot-Bourgin (1949) rapporte à l'issue de ses travaux sur les relations hôte-parasite telles qu'elles sont influencées par l'humidité, que les périodes de faible humidité, favorisent le parasite et donc la sévérité de la maladie. Mais il va à l'encontre des résultats obtenus par Moore (1941) et Rands (1917).

Rotem (1964) démontre le rôle joué par une humidité relative élevée sur le développement de la brûlure alternarienne. Il explique l'aggravation de l'infection en conditions de forte humidité relative, par une forte concentration d'inoculum sur les plantes infectées.

Douglas et Groskopp (1974) rapportent qu'un changement de méthodes d'irrigation opéré en Idaho (U.S.A.) par passage de l'irrigation gravitaire à l'irrigation par aspersion a eu pour conséquence un accroissement notable de la brûlure hâtive. Ils attribuent cette aggravation de la maladie à la forte humidité relative caractéristique du micro-climat de l'irrigation par aspersion.

Coulombe (1979) démontre l'effet stimulateur d'une forte humidité relative sur le développement du pathogène A. solani au sein de son hôte. Selon lui, les fortes humidités relatives contribuent au réveil hâtif de l'inoculum en favorisant la germination des conidiospores.

Tous les auteurs s'accordent donc pour admettre l'existence d'une relation entre le développement de la maladie au sein de l'hôte et les conditions d'humidité relative environnementales.

Hormis les résultats obtenus par Lutman (1911) et ceux de Viennot-Bourgin (1949), un consensus se dégage des travaux: les fortes humidités relatives ont un effet stimulateur sur le développement de la brûlure alternarienne.

Toutefois, si la présence d'une humidité élevée est nécessaire pour l'infection, elle n'est pas suffisante car elle doit être associée à des températures dans les limites d'exigence de l'organisme fongique sans lesquelles il ne peut se développer.

1.2.4.4 Influence de la température sur les relations hôte-pathogène

Kreutzer et Durell (1933) remarquent que la brûlure alternarienne de la tomate se manifeste plus sévèrement pendant les périodes de basses températures.

Nightingale et Ramsey (1936) démontrent l'existence d'une température optimale pour le développement du pathogène au sein de son hôte: l'optimum de température pour l'expansion de la maladie est de 27°C. Ces données vont à l'encontre de celles de Kreutzer et Durell (1933).

Moore (1941) conclut qu'en conditions d'humidité relative favorables, la vitesse d'expansion des taches foliaires est de plus en plus grande quand les températures moyennes augmentent. Glenn (1950) aboutit aux conclusions suivantes:

- Les températures auxquelles les plantes sont soumises avant l'inoculation n'ont pas d'incidence sur le développement de la brûlure alternarienne de la tomate.
- L'infection des plantes est fortement réduite par les basses températures inférieures à 13°C.
- Les températures qui prévalent après l'infection influencent considérablement le développement de la maladie quelle que soit la densité d'inoculum.

- L'intensité de la maladie croît lorsque la température augmente.

Horsfall et lukens (1971) déterminent les températures optimales pour chacune des phases du cycle d'infection. Selon eux, l'optimum de température est de:

- . 28°C pour la croissance des hyphes
- . 22°C pour la différenciation des conidiophores, des conidies et des appressoria.
- . 20°C pour la pénétration du champignon au sein de l'hôte.

Coulombe (1979) démontre également la gravité de l'invasion à des températures élevées.

Ces auteurs affirment la susceptibilité croissante des plantes infectées dans les conditions d'humidité relative élevée associée à des températures également élevées.

1.2.4.5 Influence de la nutrition minérale de l'hôte sur les relations hôte parasite

Il est admis que la nutrition minérale de l'hôte a une influence sur le développement des maladies qui l'affectent car:

- la nutrition minérale détermine largement l'état de réceptivité de l'hôte vis-à-vis du pathogène et également l'intensité de la réaction de l'hôte à l'égard de ce pathogène.
- La nutrition minérale de l'hôte détermine aussi la composition des substances issues de l'activité photosynthétique de la plante. Le parasite, par définition, puise au sein de son hôte les substances nécessaires à sa survie. Il en découle que toute modification de la composition des substances élaborées par l'hôte entraîne un changement quantitatif ou qualitatif des substances disponibles pour le parasite et a, par conséquent, une influence sur le développement du parasite au sein de son hôte (Stakman et Harrar 1957).

Même s'il est évident que la nutrition minérale d'une plante-hôte détermine sa susceptibilité vis-à-vis de l'agent pathogène, il s'avère beaucoup plus complexe d'en préciser l'effet sur le développement de l'organisme fongique responsable de la maladie. Cette complexité est liée à la diversité des facteurs qui agissent simultanément de part et d'autre.

Les travaux consacrés à l'étude de l'effet de la nutrition de l'hôte sur sa susceptibilité à la brûlure alternarienne ont surtout été axés sur les trois macro-éléments: azote, phosphore et potassium. Les résultats des travaux concernant les relations existant entre la nutrition de la plante-hôte et sa susceptibilité à l'agent causal de la brûlure hâtive ne sont pas concordants.

Sayre (1940) explique que l'application d'engrais aux plantes de tomate les rend moins sensibles à l'invasion du pathogène en augmentant leur vigueur. Hester (1941) aboutit à des résultats similaires. Moore et Thomas (1943) notent que la brûlure hâtive s'exprime plus sévèrement sur les plantes de tomate qui se développent sur sol pauvre. Leurs résultats concordent avec ceux de Sayre (1940) et de Hester (1941).

Selon Thomas (1940) les plantes obtenues sur sol à haute teneur d'azote manifestent une plus grande résistance comparativement à celles qui se développent sur des milieux à faible et moyenne teneur. Horsfall et Heuberger (1942) rapportent que les plantes alimentées avec du nitrate de sodium manifestent une grande résistance à la brûlure hâtive. Ainsi pour ces auteurs, la forme sous laquelle l'azote est apporté à la plante constitue le facteur déterminant son comportement à l'égard du parasite. Barratt et Richards (1944) rapportent que le niveau de fertilisation azoté n'a aucun effet sur le développement de la brûlure alternarienne de la tomate. Selon eux, les plantes soumises à des doses différentes d'azote ne manifestent aucune différence significative en ce qui concerne leur susceptibilité à A. solani. Thomas (1948) rapporte que les fortes doses d'azote réduisent la résistance des plantes. Ses résultats sont contraires à ceux de Ramakrishna (1971).

Selon le même auteur (Thomas 1948) les tomates se développant sur milieu riche en phosphore sont moins sensibles que celles qui croissent sur milieu plus pauvre en cet élément. Il précise qu'il existe une interaction entre l'azote et le phosphore en ce qui concerne la susceptibilité des tomates à la brûlure hâtive: les fortes teneurs associées à de faibles doses de phosphore sont plus favorables à l'évolution de A. solani comparativement à l'effet inhibiteur que produit une combinaison de forte teneur d'azote et de forte teneur de phosphore.

Towsen (1935) affirme que les plantes souffrant de carence potassique succombent plus vite à la brûlure hâtive que celles recevant une alimentation potassique convenable. Les résultats de Thomas (1948) sont contraires à ceux de Towsen (1935).

Barclay et al. (1973), Soltanpour et Harrison (1974), Iacob (1977), Shadrina (1977), Mackenzie (1980) ont rapporté de nombreux résultats portant sur la susceptibilité de la pomme de terre à la brûlure alternarienne en fonction de la nutrition minérale.

De la synthèse des travaux il ressort que les résultats obtenus par les différents auteurs qui se sont penchés sur l'influence de la nutrition minérale de la tomate sur sa susceptibilité à la brûlure hâtive sont contradictoires. Les travaux récents relatifs à ce sujet sont presque inexistantes et seul les effets des éléments azote, phosphore et potassium ont été étudiés.

Ces raisons nous ont amené à entreprendre une étude sur le développement de la brûlure hâtive de la tomate en fonction de la nutrition de l'hôte. Pour ce faire, nous avons choisi d'étudier l'effet, non seulement des trois éléments azote, phosphore et potassium sur le développement de la maladie, mais aussi celui du calcium.

CHAPITRE 2: MATERIEL ET METHODES

2.1 Introduction

La réalisation de l'étude a nécessité différents types de travaux:

- les travaux de laboratoire axés sur la culture du champignon effectuée en vue de la préparation de l'inoculum,
- les travaux en serre basés sur tous les aspects relatifs à la culture des plantes et à leur entretien,
- la préparation des différentes solutions nutritives appliquées aux plantes.

Le déroulement de l'expérience en serre a permis, chaque fois que cela s'est avéré nécessaire, de modifier les conditions environnementales de la croissance des plantes afin de répondre aux exigences de chacune des étapes de l'étude.

Deux groupes de matériel ont été utilisés:

- un matériel végétal: tomate Lycopersicon esculentum Mill. cv. Vendor
- un matériel fongique: souche de Alternaria solani (Ell. et Mart) Sor.

2.2 Matériel fongique

2.2.1 Origine et caractéristiques

La souche de champignon qui a servi à la préparation de l'inoculum est la souche numéro 32904 de l'"American type culture

collection". Cette souche est caractérisée par la production des carbohydrases suivantes: polygalacturonase, cellulase, β -glucosidase (Sands et Lukens 1974).

Une autre propriété de cette souche est l'inhibition de l'élaboration de ces enzymes en présence du glucose, lorsque la culture se fait sur milieu non enrichi. Par contre, en milieu enrichi, le glucose a très peu d'effet sur la production des deux premières enzymes (polygalacturonase et cellulase), même s'il inhibe encore celle du β -glucosidase (Sands et Lukens 1974).

2.2.2 Méthode de culture du champignon

Le procédé de culture qui a été employé pour l'induction de la sporulation chez la souche considérée est celui élaboré par Douglas et Pavék (1971). Il comporte deux phases:

Première phase

Le champignon a été repiqué dans des boîtes de pétri contenant chacune dix millilitres d'un milieu potato-dextrose-agar (P.D.A.) spécifique. ce milieu a été préalablement stérilisé à l'autoclave pendant 20 minutes à 120°C, à la pression de 1 kg/cm²; sa composition est la suivante:

- pomme de terre broyée	15 g
- dextrose	15 g
- agar	23 g
- eau distillée	1 000 ml

Les boîtes de pétriensemencées ont été déposées à la température de 20°C pendant deux semaines.

Deuxième phase:

A l'issue de la période de quatorze jours correspondant à la formation des conidiophores, le contenu des boîtes de pétri a été

transféré dans des erlenmeyers munis de 50 ml d'eau distillée stérile. Après agitation, le mélange issu des erlenmeyers a été employé pour ensemençer d'autres boîtes de pétri pourvues du même type de milieu P.D.A. que celui utilisé dans la première phase. ces boîtes de pétri et leur contenu ont ensuite été placées sous une lumière fluorescente de 15 watts à 20°C pendant six jours.

A la fin de cette période, les conidies obtenues, présentaient au microscope photonique les caractéristiques biométriques suivantes:

- longueur moyenne: $60 \mu\text{m} \pm 5$
- largeur moyenne: $12 \mu\text{m} \pm 2$
- longueur moyenne du filament apical: $37,5 \mu\text{m} \pm 3$
- nombre moyen de loges par conidie: 8

2.2.3 Préparation de l'inoculum

Les propagules issues de la culture du champignon ont été transférées dans de l'eau distillée. Après homogénéisation du mélange par agitation, les conidies ont été séparées du mycélium par filtration. La quantité de conidies par millilitre a été ajustée à 4×10^4 à l'aide de calcul provenant d'un hémacymètre. La solution d'une concentration conidiale connue ainsi obtenue a servi d'inoculum. (Le procédé employé pour effectuer l'inoculation est décrit ultérieurement).

2.3 Matériel végétal et méthode culture

2.3.1 Origine et caractéristiques de la variété utilisée

La variété "Vendor" originaire de la province de l'Ontario (Canada) est employée dans nos expériences. Créée par l'Institut de recherche horticole de Vineland, elle est cultivée en serre et est susceptible de donner des rendements très élevés. Elle fait partie du groupe de tomate à croissance indéfinie. Outre ces propriétés, elle est hâtive et manifeste sur le plan phytopathologique une résistance notable à la moisissure olive de la tomate causée par Cladosporium fulvum Cooke.

2.3.2 Semis des graines

Afin d'assurer le contrôle le mieux approprié sur la nutrition des futures plantes, la culture hydroponique (culture sans sol) a été choisie. Cette méthode permet l'utilisation de milieu de culture stérile dépourvu de tout agent pathogène et rend possible l'apport contrôlé de tous les éléments nutritifs indispensables à la plante.

En conformité avec le procédé de culture choisi, les graines de tomate ont été semées en caissette remplie de silice (No 16) stérilisée dont la fine texture assurait une bonne rétention d'humidité. Après le semis, les graines ont été maintenues dans une chambre de croissance à la température de $25^{\circ}\text{C} \pm 2$ et à une forte humidité relative.

2.3.3 Transplantation

Vingt jours après le semis, les plantules issues de la germination ont été transférées dans des pots remplis de silice (No 16). Les pots, d'un diamètre de 10 cm et d'une profondeur de 9 cm, avaient le fond perforé pour permettre un drainage adéquat.

Au moment de la transplantation, les plantules traitées jusqu'ici de manière identique présentaient un aspect uniforme. Elles étaient au stade 2 correspondant à l'apparition des deux premières vraies feuilles et avaient une taille moyenne de $5 \text{ cm} \pm 1 \text{ cm}$.

2.3.4 Dispositif expérimental et nature des traitements

Après la transplantation, 160 pots contenant chacun une plante ont été placés selon un dispositif "split-plot". Quatre répétitions ont été effectuées, chacune d'elles comportait 40 plantes réparties entre deux types de parcelles principales:

- des parcelles principales munies de plantes inoculées
- des parcelles principales constituées de plantes non inoculées.

Chacune de ces parcelles principales a été subdivisée en 5 sous-parcelles constituées de 5 solutions nutritives différentes réparties de façon aléatoire.

Les traitements suivants ont été appliqués aux plantes:¹

- (1) solution nutritive complète plus inoculation
- (2) solution nutritive complète sans inoculation
- (3) solution à faible teneur en azote plus inoculation
- (4) solution à faible teneur en azote sans inoculation
- (5) solution à faible teneur en phosphore plus inoculation
- (6) solution à faible teneur en phosphore sans inoculation
- (7) solution à faible teneur en potassium plus inoculation
- (8) solution à faible teneur en potassium sans inoculation
- (9) solution à faible teneur en calcium plus inoculation
- (10) solution à faible teneur en calcium sans inoculation.

Le dispositif expérimental utilisé ainsi que la composition des diverses solutions nutritives sont représentés respectivement dans la figure 1 et dans le tableau 1.

2.3.5 Conditions environnementales de croissance des plantes

Les conditions de température et de lumière dans lesquelles les plantes se sont développées ont fait l'objet de fréquentes modifications selon le stade physiologique et la phase de l'expérience.

2.3.5.1 Conditions de lumière

La lumière indispensable à la réalisation de la photosynthèse a été fournie par des lampes à sodium développant, pendant douze heures par jour, une intensité lumineuse de 16 140 lux.

¹ La composition précise des différentes solutions nutritives est indiquée dans le tableau 1.

Répétition 1.	$-N_{ni}$	$-Ca_{ni}$	$-K_{ni}$	$-P_{ni}$	C_{ni}	$-N_i$	$-P_i$	$-K_i$	$-Ca_i$	C_i
Répétition 2.	$-N_{ni}$	$-C_{ni}$	$-Ca_{ni}$	$-K_{ni}$	$-P_{ni}$	$-Ca_i$	$-K_i$	$-N_i$	$-C_i$	$-P_i$
Répétition 3.	$-P_{ni}$	$-K_{ni}$	$-N_{ni}$	C_{ni}	$-Ca_{ni}$	$-N_i$	C_i	$-P_i$	$-Ca_i$	$-K_i$
Répétition 4.	$-K_i$	$-N_i$	$-Ca_i$	C_i	$-P_i$	C_{ni}	$-P_{ni}$	$-N_{ni}$	$-Ca_{ni}$	$-K_{ni}$

Figure 1. Dispositif expérimental et distribution des traitements⁽¹⁾

- (1)
- C_i : solution complète plus inoculation
 - C_{ni} : solution complète sans inoculation
 - $-N_i$: solution déficiente en azote plus inoculation
 - $-N_{ni}$: solution déficiente en azote sans inoculation
 - $-P_i$: solution déficiente en phosphore plus inoculation
 - $-P_{ni}$: solution déficiente en phosphore sans inoculation
 - $-K_i$: solution déficiente en potassium plus inoculation
 - $-K_{ni}$: solution déficiente en potassium sans inoculation
 - $-Ca_i$: solution déficiente en calcium plus inoculation
 - $-Ca_{ni}$: solution déficiente en calcium sans inoculation

TABLEAU 1: Composition des différentes solutions nutritives

Nature de la solution molaire	Millilitres de solution molaire par litre de solution nutritive				
	Solution complète	-N	-P	-K	-Ca
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$	5	0,5	5	5	0,5
KN O_3	5	0,5	5	0,3	5
$\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	2	2	2	2	2
$\text{KH}_2 \text{PO}_4$	1	1	0,2	0,3	1
Na NO_3				4,7	9
Mg Cl_2					
$\text{Na}_2 \text{SO}_4$					
$\text{Na H}_2 \text{PO}_4$				0,7	
Ca Cl_2		4,5	0,9		
K Cl		4,5	1		
Oligo-éléments ⁽¹⁾	1	1	1	1	1

-N : solution déficiente en azote

-P : solution déficiente en phosphore

-K : solution déficiente en potassium

-Ca : solution déficiente en calcium

(1) La solution d'oligo-éléments est un mélange des composés suivants:
 $\text{Mn Cl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 1,8 g/l; Zn Cl_2 0,11 g/l; $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 50 mg/ml;
 $\text{Na}_2 \text{MgO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 25 mg/ml; H_3BO_3 2,86 g/l; Fe EDTA 1 ml/l.
 Le pH des solutions est ajusté à environ 6,5 par addition de soude ou d'acide chlorhydrique.

2.3.5.2 Conditions de température

Le régime de température auquel les plantes ont été soumises est représenté dans le tableau ci-dessous:

TABLEAU 2: Régime de températures

Stades de développement	Température	
	Jour	Nuit
Période de germination	25°C ± 2°C	25°C ± 2°C
De la levée au 60 ^e jour après semis	21°C ± 2°C	16°C ± 2°C
Du 60 ^e jour au 90 ^e jour après semis	24°C ± 2°C	18°C ± 2°C

2.3.5.3 Nutrition des plantes

Durant les dix premiers jours qui ont suivi le semis, aucun apport d'éléments nutritifs n'a été effectué. Le milieu a été maintenu humide par application d'eau distillée.

Après cette période, les plantules ont reçu, pendant trente-cinq jours, une dose quotidienne de 200 millilitres de solution nutritive complète (cf. tableau 1). L'application des différentes solutions nutritives a été effectuée à partir du 45^e jour suivant le semis et s'est poursuivie jusqu'à la fin de l'expérience à la dose quotidienne de 400 ml/plante. Afin d'éviter une forte concentration des sels minéraux dans le milieu de culture et d'empêcher une forte modification du pH pouvant causer des carences conditionnelles, la silice servant de support a été lessivée une fois par semaine à l'eau distillée.

2.3.6 Inoculation des plantes

L'inoculation des plantes a été effectuée deux semaines après le début d'application des différentes solutions nutritives, soit deux mois après le semis. L'inoculum constitué d'eau distillée

contenant 4×10^4 conidies par millilitre a été pulvérisé sur les plantes des parcelles inoculées à l'aide d'un pulvérisateur fonctionnant sous une pression constante. La distance de pulvérisation a été d'environ 25 cm. Les plantes des parcelles non inoculées ont été pulvérisées de façon identique avec de l'eau distillée dépourvue de conidie. Immédiatement après l'inoculation, les plantes ont été recouvertes d'un sac en polyéthylène. Un vaporisateur fonctionnant 8 secondes par heure projetait sur les plantes, de fines gouttelettes d'eau. Cette opération qui a duré 48 heures avait pour but d'assurer une humidité relative élevée nécessaire à l'infection.

Immédiatement avant l'inoculation, les opérations suivantes ont été effectuées en vue de déterminer les caractéristiques des divers groupes de plantes:

- mesure de la taille des plantes
- relevé du nombre de feuilles par plante
- prélèvement de feuilles pour l'analyse chimique.

La taille moyenne des plantes ainsi que le nombre moyen de feuilles par plante au moment de l'inoculation sont donnés dans la figure 2. L'analyse chimique de la teneur en éléments minéraux (azote, phosphore, potassium, calcium) des différents groupes de plantes a été effectuée sur la cinquième feuille (à partir du sommet) considérée comme étant la plus représentative. Pour chaque groupe de plantes quatre feuilles d'une telle position ont été prélevées sur quatre plantes et séchées à l'étude à 70°C pendant 24 heures. Puis les échantillons ont été moulus.

La teneur en azote et en phosphore a été déterminée à l'aide d'un autoanalyseur technicon I selon la méthode Kjehdal. Le potassium et le calcium ont été dosés à l'aide d'un spectrophotomètre. La teneur en potassium a été déterminée par émission atomique. Celle en calcium a été obtenue par absorption atomique. Les résultats obtenus sont consignés dans la figure 3.

2.4 Prélèvement et préparation des échantillons pour l'observation au microscope électronique à balayage

2.4.1 Prélèvement des échantillons

Trois prélèvements de feuilles ont été effectués respectivement aux deuxième, sixième et dixième jours qui ont suivi l'inoculation. Les prélèvements ont été réalisés sur une parcelle inoculée choisie au hasard.

2.4.2 Préparation des échantillons

2.4.2.1 Fixation et déshydratation

Des fragments de feuilles d'environ cinq millimètres de diamètre sont fixés pendant 16 heures dans une solution de glutaraldéhyde à 3% et à une température de 4°C. Les tissus sont ensuite lavés à la même température pendant trois heures dans le tampon phosphate Sörenson (pH = 7,3). La post fixation a été effectuée pendant deux heures dans une solution de tétroxyde d'Osmium à 2%. Puis les échantillons ont été lavés dans de l'eau bidistillée déminéralisée. Après rinçage, ils ont été déshydratés dans des gradients croissants d'alcool.

2.4.2.2 Séchage et métallisation

Les échantillons ainsi fixés et déshydratés ont été séchés au point critique à l'aide d'un appareil LADD. Après séchage, les spécimens ont été montés sur des porte-objets et métallisés par vaporisation d'une mince couche de pellicule d'Or-Paladium (20 à 30 nm d'épaisseur). Les observations et la prise des clichés sont effectuées par le microscope électronique à balayage (M.E.B.) Cambridge SCAN 150 à 120 KV.

2.5 Evaluation du degré d'infection des plantes

La susceptibilité des plantes a été évaluée par estimation du pourcentage de la surface foliaire recouverte par les taches alternariennes. Cette estimation s'est faite sur la base de l'échelle proposée par Horsfall et Barratt (cf. tableau 3). Le degré d'infection

C: Solution complète

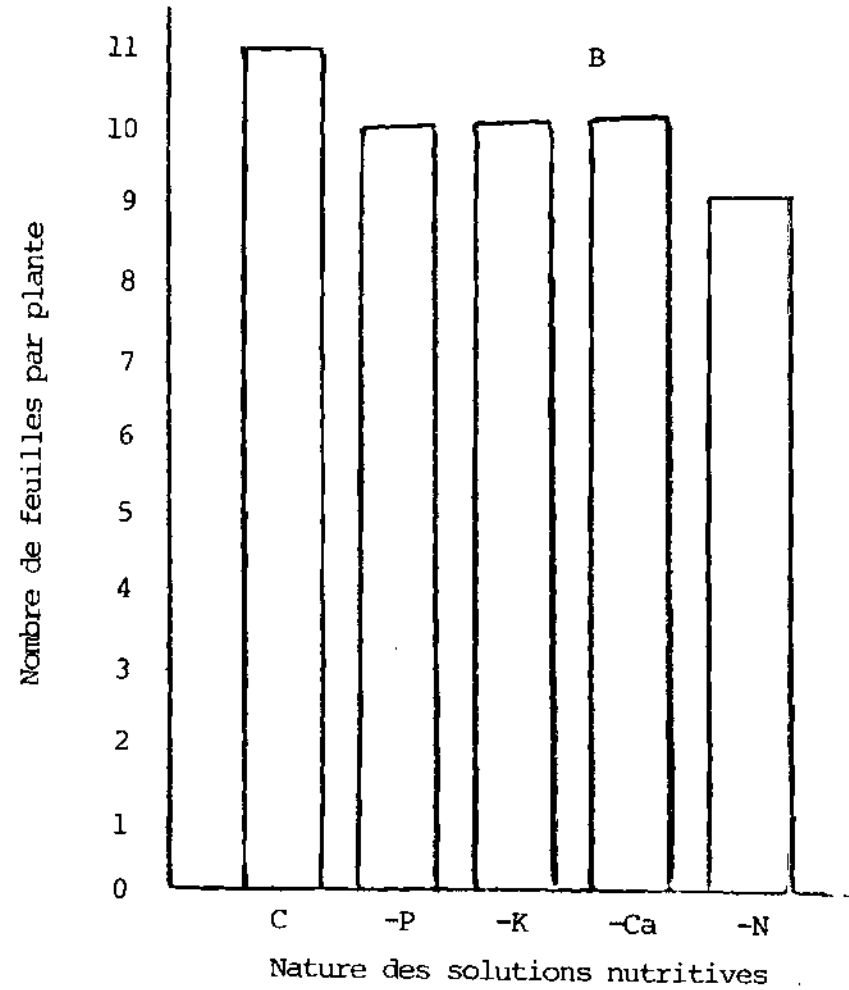
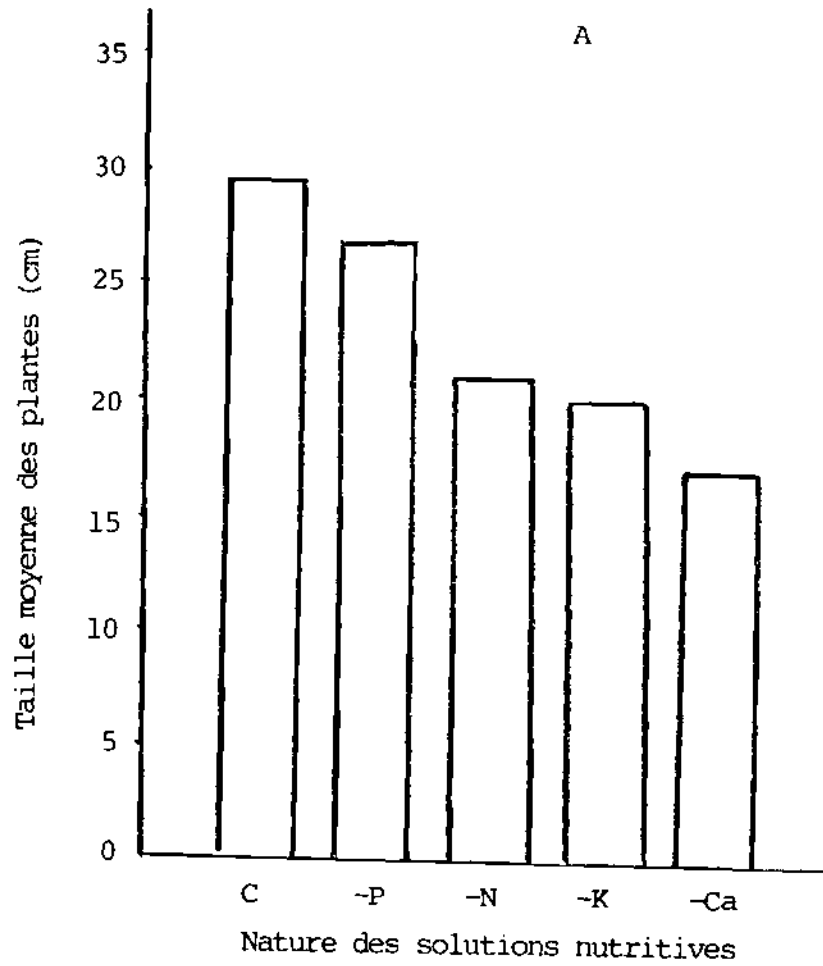


Figure 2: Taille moyenne de plantes (A) et nombre moyen de feuilles par plante (B) au moment de l'inoculation

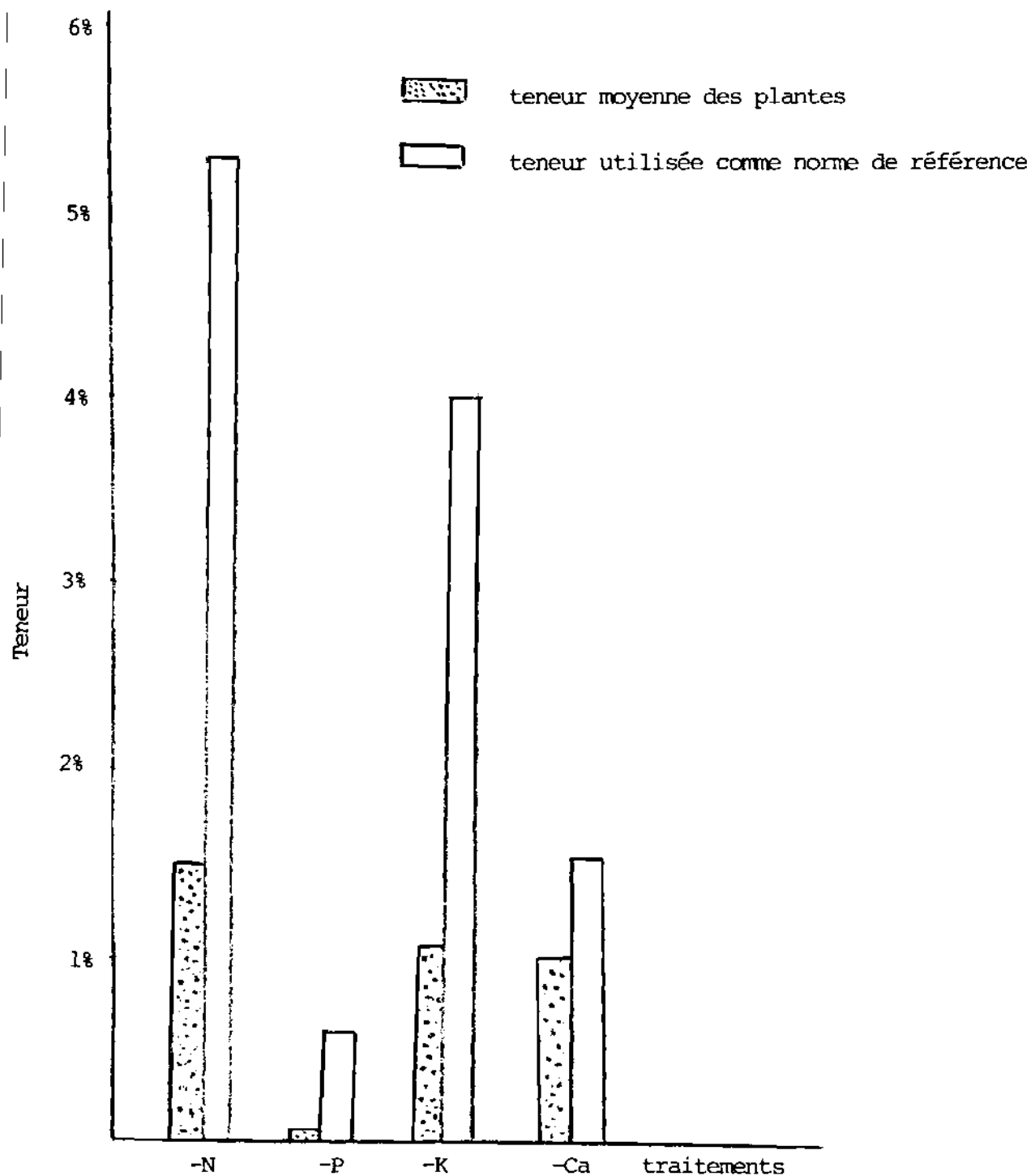


Figure 3: Composition minérale des feuilles des différents groupes de plantes, au moment de l'inoculation.

N.B.: Pour chaque type de traitement, seule la teneur de l'élément déficient est donnée et comparée avec la norme de référence. La composition minérale des plantes de la solution complète n'a pas été représentée car elle est peu différente, pour chacun des éléments N, P, K, et Ca, de la norme de référence.

a été évalué 20 jours après l'inoculation. Au niveau de chaque parcelle inoculée et de chaque sous-parcelle, quatre plantes ont été examinées et la moyenne obtenue constitue le résultat du bloc (répétition).

2.6 Récolte des plantes et détermination du poids sec

La récolte a eu lieu trente jours après l'inoculation, soit 90 jours après le semis. Les parties aériennes des plantes ont été recueillies puis congelées pendant 24 heures. Ensuite elles ont été lyophilisées pendant 48 heures et le poids sec par plante et par traitement a été déterminé par simple pesée.

TABLEAU 3: Echelle de Horsfall et Barratt⁽¹⁾

Notes attribuées	Classes correspondantes (en % de la surface foliaire présentant des taches)	Valeur moyenne des classes
0	0	0%
1	0-3	2,34%
2	3-6	4,69%
3	6-12	9,38%
4	12-25	18,75%
5	25-50	37,50%
6	50-75	62,50%
7	75-88	81,25%
8	88-94	90,62%
9	94-97	95,31%
10	97-100	97,66%
11	100	100%

(1) Pendant l'évaluation du degré d'infection des plantes, des notes de 0 à 11 sont attribuées selon que le pourcentage de surface foliaire recouvert de taches appartient à l'une ou l'autre des 11 classes définies dans la colonne 2 du tableau ci-dessus. A chacune de ces notes correspond une valeur exprimée dans la colonne 3. Cette valeur représente le pourcentage de la surface foliaire recouvert par les taches.

CHAPITRE 3: RESULTATS ET DISCUSSION

3.1 Résultats

3.1.2 Effet des traitements sur le poids sec des plantes

3.1.2.1 Effet exclusif des solutions nutritives

Considérons les poids secs moyens par plante au niveau des parcelles non inoculées par l'agent pathogène *A. solani*, qui permettent de déterminer l'influence exercée par les différentes solutions nutritives sur la quantité de matière sèche élaborée par les végétaux.

L'analyse de variance des résultats du tableau 4 indique que le poids sec varie selon la nature de la solution nutritive: le F obtenu est significatif au seuil de 1% (cf. Tableau 5). Le test de Duncan réalisé sur les moyennes des rendements exprimés en poids de matière sèche a permis de préciser les différences entre ces solutions nutritives. Ainsi, ce test révèle une nette prédominance du poids des plantes qui ont été alimentées au cours de toute l'expérience, avec la solution nutritive complète. En effet, le poids sec moyen des spécimens de ce groupe est très significativement supérieur à ceux des plantes de tous les autres groupes qui ont été soumis à une alimentation déficiente en l'un ou l'autre des quatre éléments: azote, phosphore, potassium, calcium.

Parmi les différentes carences, la déficience phosphatée a été la moins nuisible à la croissance des plantes de tomate si nous

nous référons à la quantité de matière sèche produite. En effet, si le poids sec moyen d'une plante carencée en phosphore représente environ la moitié de celui d'une autre ne souffrant d'aucune déficience, il est toutefois hautement supérieur à celui des végétaux carencés en l'un quelconque des éléments: azote, potassium, calcium.

Au seuil de 1%, le test de Duncan n'indique aucune différence entre les carences potassique et calcique. Par contre, si l'analyse s'effectue au seuil de 5%, elle révèle une différence significative entre les quantités de matière sèche produite par les plantes de ces deux groupes: le poids sec des plantes déficientes en potassium est significativement inférieur à celui des plantes à faible teneur calcique.

La carence azotée s'est avérée la plus sévère. Les végétaux qui y ont été soumis ont un poids moyen très significativement inférieur à celui de tous les autres végétaux. Le rapport entre le poids d'une plante carencée en azote et celui d'une plante à nutrition complète avoisine 1/7 et traduit l'ampleur du stress dû à la déficience en azote.

3.1.2.2 Effet combiné des solutions nutritives et de l'inoculation

Si nous nous intéressons à la quantité de matière sèche élaborée au niveau des parcelles inoculées et établissons des comparaisons analogues à celles effectuées dans le cas des végétaux non inoculés, nous obtenons des résultats presque identiques aux précédents. En effet, malgré l'inoculation, les plantes qui ont fait l'objet d'une nutrition complète demeurent les plus performantes. Elles sont suivies par les plantes déficientes en phosphore. La carence azotée s'avère être le stress nutritif le plus sévère. Sur les parcelles inoculées, on note, en ce qui concerne le calcium et le potassium, un comportement différent de ce qui a été observé au niveau des parcelles non inoculées. En effet, chez les plantes non inoculées, il n'est apparu aucune différence significative entre les carences potassique et calcique au seuil de 1%. Tel n'est pas le cas sur

TABLEAU 4: Comparaison par le test de Duncan des poids secs moyens élaborés par plante et selon la nature du traitement

Nature des traitements	Poids moyen par plante (en g) ¹	
	Test de Duncan 5% (2)	Test de Duncan 1% (2)
Carence en azote + inoculation	5,81	5,81
Carence en azote sans inoculation	6,50	6,50
Carence en potassium + inoculation	11,18	11,18
Carence en potassium sans inoculation	14,18	14,18
Carence en calcium + inoculation	16,18	16,18
Carence en calcium sans inoculation	16,37	16,37
Carence en phosphore + inoculation	17,75	17,75
Carence en phosphore sans inoculation	23,06	23,06
Solution complète + inoculation	41,93	41,93
Solution complète sans inoculation	42,06	42,06

(1) moyenne de 4 répétitions

(2) Deux moyennes soulignées par le même trait ne sont pas significativement différentes; deux moyennes non soulignées par le même trait le sont.

TABLEAU 5: Analyse de variance des résultats relatifs aux poids secs moyens élaborés par plante

Sources de variation	Degré de liberté	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de f
Répétitions	3	4,8921	1,6307	0,8391
Inoculation	1	34,6890	34,6890	17,8514*
Erreur a	3	5,8296	1,9432	
Inoculation x solution nutritive	8	5975,9812	746,9976	403,629**
erreur b	24	44,4187	1,8507	
Total	39	6065,8109		

* significatif au seuil de 5%

** significatif au seuil de 1%

les parcelles inoculées où l'analyse des résultats révèle une différence hautement significative entre ces deux groupes. Ce dernier résultat suggère l'existence d'une interaction entre l'inoculation et la solution nutritive dans la production de la matière sèche. Le test de Duncan révèle qu'il n'y a pas d'interaction entre l'inoculation et la solution nutritive chez les trois catégories suivantes: plantes à nutrition complète, plantes carencées en azote et plantes déficientes en calcium. En effet, chez ces groupes, la quantité de matière sèche élaborée par les plantes des parcelles inoculées n'est pas significativement différente de celle produite par les plantes non inoculées. Le test indique aussi que l'interaction entre la solution nutritive et l'inoculation est évidente chez les deux autres catégories de plantes (plantes déficientes en potassium et celles carencées en phosphore). En effet, il existe dans ces cas, une différence très significative entre plantes inoculées et plantes non inoculées: pour la même solution nutritive, les plantes inoculées ont un poids de matière sèche nettement inférieur à celui des non inoculées. Un résumé de l'effet des dix traitements sur la quantité de matière sèche produite par les plantes est donné dans la figure 4.

3.1.3 Effet de la nutrition sur la susceptibilité des plantes à la brûlure alternarienne

L'intensité de la maladie telle qu'évaluée par la surface foliaire recouverte par les taches alternariennes a varié selon la nature de la solution nutritive comme l'indique la valeur de F (tableau 7) obtenue dans l'analyse de variance des résultats du tableau 6.

Des cinq solutions nutritives appliquées aux plantes, la solution complète et la solution à faible teneur en calcium sont celles qui leur ont assuré la plus grande résistance à la brûlure hâtive: les plantes de ces deux catégories de solution nutritive ont présenté les plus petits pourcentages de surface foliaire recouverte par les symptômes de la maladie; 1,4% de la surface des feuilles

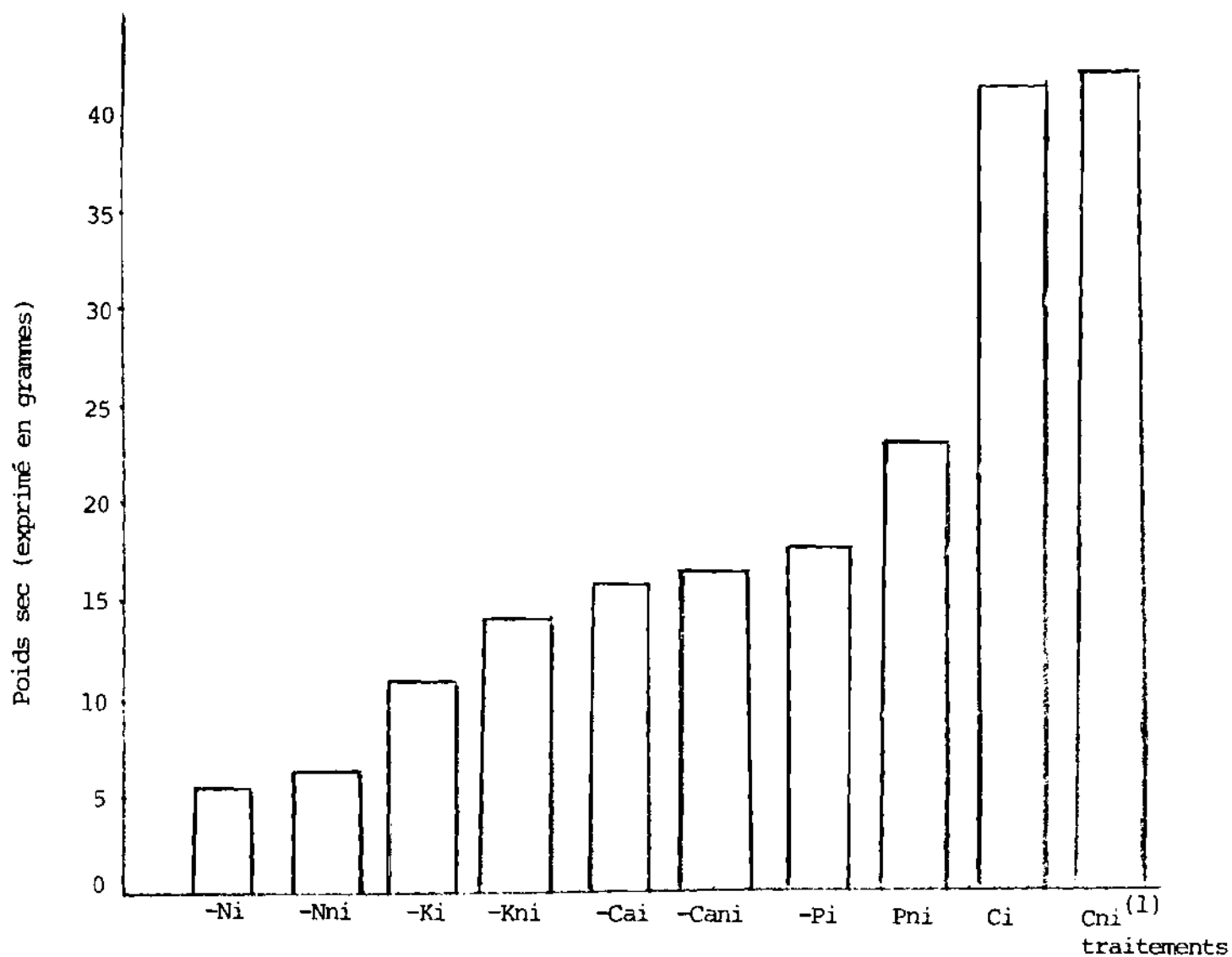


Figure 4: Influence des traitements sur le poids sec/plante

(1) Les symboles utilisés ont la même signification que dans la figure 1.

TABLEAU 6: Pourcentage moyen de surface foliaire recouvert par les taches 20 jours après l'inoculation

Nature du traitement	Pourcentage moyen de surface foliaire recouvert (%) ⁽¹⁾
Solution complète + inoculation	1,46
Solution complète sans inoculation	0
Carence en calcium + inoculation	2,04
Carence en calcium sans inoculation	0
Carence en azote + inoculation	7,03
Carence en azote sans inoculation	0
Carence en phosphore + inoculation	16,4
Carence en phosphore sans inoculation	0
Carence en potassium + inoculation	17,57
Carence en potassium sans inoculation	0

(1) moyenne de 4 répétitions.

TABLEAU 7: Analyse de variance des résultats relatifs au pourcentage moyen de surface foliaire recouvert par les taches

Sources de variation	Degré de liberté	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F
Répétitions	3	3,568	1,189	1
Inoculation	1	792,990	792,990	666,938**
Erreur a	3	3,568	1,189	-
Inoculation x solutions nutritives	8	949,538	118,692	64,157**
Erreur b	24	44,407	1,850	-
Total	39	1794,073	-	-

** Significatif au seuil de 1%

des plantes à nutrition complète est occupé par les taches contre 2% chez les végétaux à faible teneur calcique (cf. tableau 6). Le test de Duncan (cf. tableau 8) n'indique aucune différence entre ces deux groupes qui présentent par contre, une différence hautement significative lorsqu'on les compare avec les trois autres groupes.

Chez les plantes alimentées avec la solution à faible teneur d'azote, les taches alternariennes ont recouvert 7% de la surface foliaire. Ces plantes ont toutefois été moins affectées par la maladie que celles déficientes en phosphore ou en potassium: au seuil de 1% l'analyse statistique indique que la surface occupée par les taches est significativement plus grande en cas de déficience potassique ou phosphatée qu'en cas de carence azotée.

Enfin les plantes carencées en potassium et celles déficientes en phosphore ont été les plus affectées par la maladie avec des taches recouvrant respectivement 17,5% et 16,4% de leur surface foliaire. Il n'y a pas de différence significative entre ces deux catégories en ce qui concerne leur susceptibilité au pathogène. Les figures 5 et 6 illustrent les symptômes de la maladie en fonction du type de solution nutritive.

TABEAU 8: Comparaison, par le test de Duncan, des pourcentages de surface foliaire recouverts par les taches 20 jours après l'inoculation

Nature du traitement	Pourcentage de surface foliaire recouvert ⁽¹⁾ Test de Duncan 1% ⁽²⁾
	Solution complète sans inoculation
Carence en azote sans inoculation	5,739
Carence en phosphore sans inoculation	5,739
Carence en potassium sans inoculation	5,739
Carence en calcium sans inoculation	5,739
Solution complète + inoculation	8,986
Carence en calcium + inoculation	10,016
Carence en azote + inoculation	16,38
Carence en phosphore + inoculation	24,61
Carence en potassium + inoculation	25,498

(1) Les résultats ci-dessus diffèrent de ceux du tableau 6 car l'analyse de variance a été effectuée en ajoutant 1 à chaque moyenne

(2) Deux moyennes soulignées par le même trait ne sont pas significativement différentes; deux moyennes non soulignées par le même trait le sont.

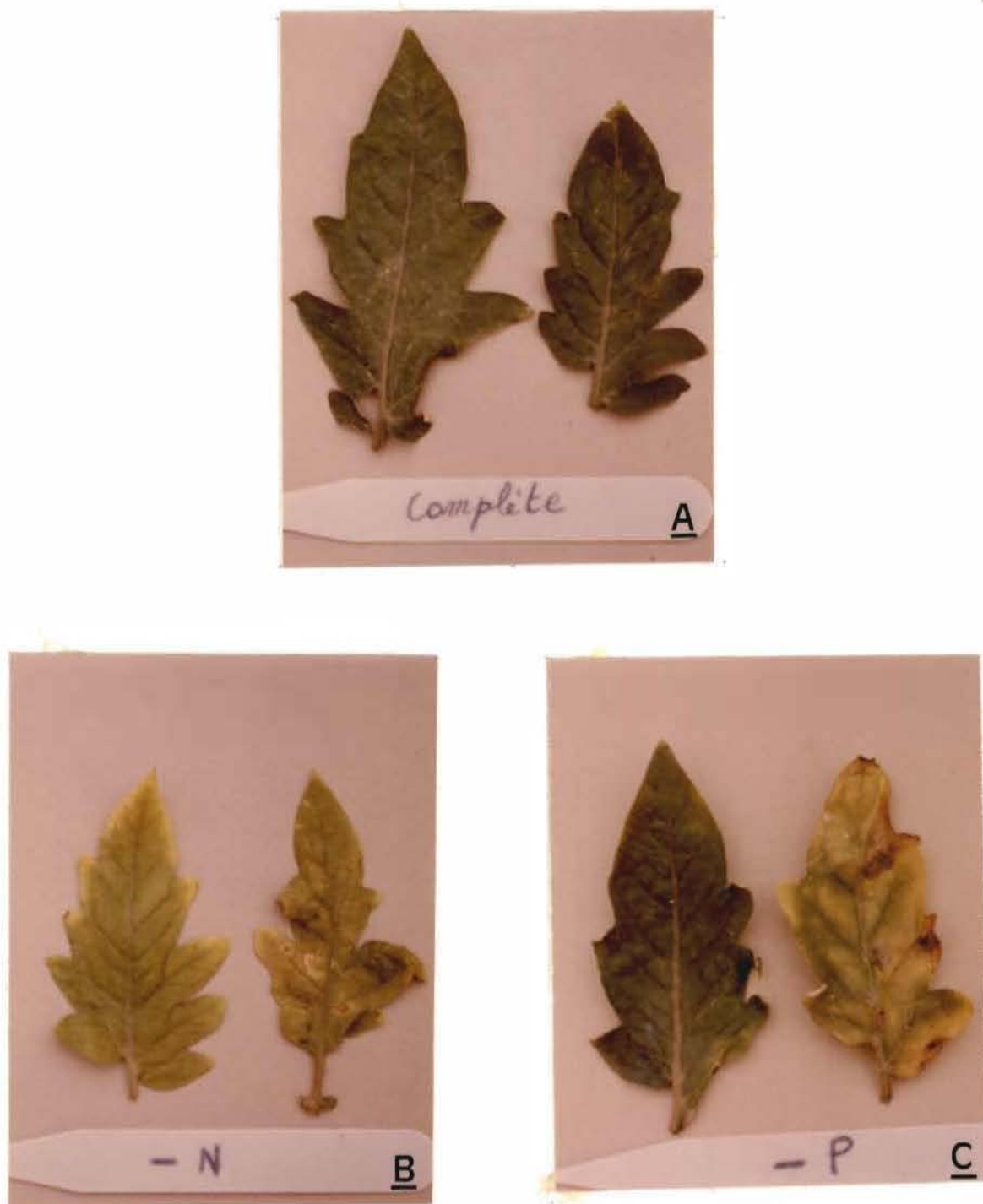


Figure 5: Foliolles de tomate prélevées 20 jours après l'inoculation. Sur chacune des figures A, B et C, la foliole de gauche est non inoculée, celle de droite est inoculée. On note les taches alternariennes sur les folioles inocuées. Leur ampleur varie selon la nature de la solution nutritive.



Figure 6: Foliolles de tomate prélevées 20 jours après l'inoculation. Sur chacune des figures A et B, la foliole de gauche est non inoculée, celle de droite est inoculée. On note les taches alternariennes sur les folioles inocuées. Leur ampleur varie selon la nature de la solution nutritive.

3.2 Discussion

Dans cette partie, nous discuterons successivement les effets des différentes solutions nutritives sur l'élaboration de la matière sèche et leurs effets sur la susceptibilité des plantes à la brûlure alternarienne. La variation observée dans la quantité de matière sèche produite par les plantes alimentées avec les diverses solutions nutritives ne traduit qu'un fait bien connu depuis les travaux de De Saussure (1804): la croissance des plantes est une conséquence directe des éléments nutritifs qu'elles absorbent et qui participent à la synthèse des composés organiques dont elles ont besoin.

Cette synthèse est d'autant plus importante que la plante est convenablement alimentée. Aussi, il est normal que la quantité de matière sèche élaborée par les plantes alimentées avec la solution nutritive complète soit plus importante que celle produite par des plantes soumises à des stress nutritionnels qui ont perturbé leurs activités physiologiques.

Selon Sutcliffe (1969), la croissance stimule l'absorption des ions à la suite de l'absorption de l'eau qui réduit la concentration ionique dans le suc vacuolaire et par l'accroissement du nombre de sites de liaison sur la membrane cellulaire et dans le cytoplasme. Même si cette explication du mécanisme de la croissance fait l'objet de critiques de la part de certains auteurs comme Tabi (1972), elle retient notre attention car elle établit un lien entre la quantité des éléments nutritifs disponibles et le degré de croissance de la plante. Elle permet également d'expliquer la faible croissance observée au niveau des plantes déficientes en l'un quelconque des éléments azote, phosphore, potassium, calcium, par l'impossibilité pour celles-ci, d'avoir à leur disposition les quantités d'éléments nutritifs qui leur sont nécessaires pour une croissance adéquate.

Comme souligné antérieurement, la carence en azote a été la plus néfaste aux tomates. Ce phénomène semblait déjà perceptible dès les quatorze premiers jours qui ont suivi l'application des différentes solutions nutritives. En effet, dès cette période, les plantes carencées

en azote paraissaient très affectées par l'insuffisance de cet élément comme l'attestent la taille moyenne et le nombre moyen de feuilles par plante qui, dès ce moment étaient inférieurs à ceux des autres groupes de plantes (cf. figure 2). Ce fait démontre clairement que la déficience azotée a agi négativement sur les deux composantes de la croissance que sont l'accroissement des parties déjà existantes et la néoformation d'organes.

L'ampleur de l'effet dépressif causé par l'insuffisance de l'azote est liée à l'importance que revêt cet élément dans la nutrition minérale de la tomate. En effet, parmi les quatre macro-éléments (azote, phosphore, potassium, calcium), l'azote est celui qui intervient en plus grande proportion dans la production de la matière sèche de la tomate: chez une plante de tomate convenablement alimentée, l'azote représente 5,25% du poids de la matière sèche produite, alors que le potassium, le phosphore, le calcium n'en représentent respectivement que 4%, 0,6% et 1,6%. L'exigence quantitative de la tomate en azote n'est pas sans rapport avec le rôle prépondérant que joue cet élément dans la physiologie de la plante. L'azote entre dans la fabrication de nombreux composés organiques de la plante et figure dans la formule chimique des pyrroles de la chlorophylle dont le rôle dans la photosynthèse n'est plus à démontrer. La carence azotée a donc été nuisible à la réalisation de la photosynthèse considérée chez la tomate et chez toute autre plante comme la fonction physiologique la plus importante au maintien de la vie. L'insuffisance de l'azote a nécessairement abouti à la sénescence prématurée des plantes car, comme l'ont démontré Wagner et Michael (1971), la synthèse des cytokinines (phytohormones responsables de la vigueur et du maintien des caractères juvéniles), diminue considérablement en cas de déficience azotée. Il va de soi que cette sénescence prématurée entraîne, sinon l'arrêt, du moins la réduction de la synthèse des composés organiques au sein de la plante, ce qui se traduit par l'importante baisse de poids constatée.

Le potassium représente chez une plante de tomate convenablement alimentée, 4% de la matière sèche produite. Il se classe ainsi au premier rang des cations rencontrés chez cette espèce. Si l'on ajoute à cette importance quantitative, le rôle prépondérant que l'élément joue dans le métabolisme de la plante, on comprend aisément pourquoi les tomates carencées en potassium ont été parmi les plus affectées quant à l'élaboration de la matière sèche. Il est à noter que le rôle du potassium se rapproche en plusieurs points de celui de l'azote. En effet, tout comme l'azote, le potassium intervient dans le maintien des caractères juvéniles de la plante, et son insuffisance entraîne inéluctablement une sénescence prématurée. Le rôle primordial que cet élément joue dans la photosynthèse explique la gravité avec laquelle les plantes qui en sont déficientes ont été affectées. On sait en effet que le potassium intervient dans la photosynthèse en favorisant l'ouverture des stomates et en stimulant le taux d'assimilation du gaz carbonique. Il assure également la translocation des photosynthats en activant la production d'A.T.P. dont l'absence rend impossible toute translocation (Hart 1969, Mendel et Haeder 1973, Ashley et Goodson 1972).

Dans l'exposé des résultats relatifs à l'effet des différentes solutions nutritives sur le poids sec des plantes, il a été souligné qu'au seuil de 1%, il n'y a pas de différence significative entre les poids des tomates carencées en potassium et de celles déficientes en calcium. La différence n'est significative qu'au seuil de 5%. Ce résultat paraît surprenant si on se réfère aux travaux de Wallace et al. (1966) qui ont démontré que les plantes peuvent croître de façon satisfaisante en présence de faibles doses de calcium. Mais l'effet de la carence calcique tel qu'observée dans cette étude, s'explique par la nature calcicole de la tomate.

La carence phosphatée a été moins nuisible à l'élaboration de la matière sèche comparativement aux autres déficiences. Ce fait ne signifie cependant pas que l'insuffisance de cet élément est peu préjudiciable au développement normal de la tomate. En effet, comparée au poids sec des plantes à nutrition complète, la quantité de matière

sèche élaborée par les plantes à faible dose de phosphore est très inférieure à la normale.

Nous avons tenté d'expliquer l'effet des différentes carences sur l'élaboration de la matière sèche, par l'importance quantitative et le rôle des divers éléments nutritifs au sein de la plante. Cette interprétation pourrait ne pas convenir à certains auteurs comme Homès et Van Schoor (1969) qui estiment que l'action individuelle d'un élément ne peut être isolée que par une exploration factorielle très complexe. Selon ces auteurs, toute variation de la quantité d'un élément nutritif entraîne de nombreuses autres modifications telles que la concentration ionique totale, la proportion de l'élément étudié au sein de la somme ionique et la proportion de l'ion choisi vis-à-vis de chacun des autres ions.

Ainsi selon ces auteurs, rien ne permet de dire si les effets observés sont davantage dus à la concentration de l'élément considéré qu'à l'une de ces variations. Nous ne méconnaissons pas l'importance que revêtent les interactions entre facteurs. Aussi, tout en admettant les conceptions d'Homès et de Van Schoor (1969) relatives à la difficulté de séparer l'action individuelle d'un élément nutritif, nous croyons que les effets dépressifs observés chez les plantes carencées en l'un ou l'autre des éléments azote, phosphore, potassium et calcium varient essentiellement en fonction de l'importance quantitative et qualitative de cet élément dans la nutrition de la tomate.

Si nous tentons d'établir un rapprochement entre les quantités de matière sèche élaborée par les différents groupes de plantes et leur susceptibilité à la brûlure alternarienne, nous constatons qu'il n'y a pas de parallélisme entre ces deux phénomènes: l'examen des résultats ne nous permet pas d'affirmer que la susceptibilité des plantes croît lorsque la quantité de matière sèche augmente. Un tel résultat aurait d'ailleurs été contradictoire avec la nature du pathogène, *A. solani* qui est un parasite de faiblesse. Il aurait été acceptable que le parasite se manifeste de plus en plus sévèrement lorsque la vigueur des plantes diminue. Ce fait s'accorderait mieux avec la

nature même du parasite. Nous constatons qu'il n'existe aucune relation directe dans nos conditions expérimentales entre la quantité de matière sèche produite par les plantes et leur éventuelle susceptibilité à la brûlure alternarienne. Il importe dès lors de tenter de trouver une explication au comportement manifesté à l'égard du parasite par les différents groupes de plantes en s'intéressant à des aspects autre que la quantité de matière sèche produite.

Dans cette optique, nous notons que la très faible sensibilité manifestée à l'égard du parasite par les plantes à nutrition complète est en conformité avec la nature du pathogène. Il est plus apte à se développer sur les plantes de moindre vigueur. A ce propos, Joly (1964) fait remarquer qu'il est rare de voir le pathogène s'installer directement sur un organe sain et que son implantation exige un affaiblissement physiologique. Le même auteur ajoute que l'installation du parasite s'observe fréquemment chez les plantes déficientes. Nous croyons, compte tenu des résultats d'auteurs comme Stavely et Slana (1971) que la faible sensibilité manifestée par les tomates à nutrition complète peut s'expliquer par leur capacité à réagir à l'infection du parasite par des mécanismes de cicatrisation et de production de phytoalexines.

Il est utile, pour expliquer les effets des autres solutions nutritives sur la susceptibilité des tomates à la brûlure hâtive de retenir ce fait qui frise l'évidence mais qui est très important: les plantes puisent leurs aliments de la solution nutritive; les pathogènes prennent les leurs dans le tissu-hôte. Par conséquent, la nutrition minérale détermine largement la nature du substrat que sera l'hôte pour le pathogène en agissant à la fois sur la morphologie et la physiologie de la plante. Ceci nous conduit à formuler les deux hypothèses suivantes pour justifier la variation observée dans la susceptibilité des tomates à la brûlure alternarienne en fonction des solutions nutritives:

- 1- les déficiences ont eu pour conséquence la modification de la perméabilité cellulaire qui a facilité la pénétration du parasite dans le tissu-hôte,

2- les carences nutritionnelles ont agi sur le métabolisme des tomates en modifiant quantitativement et/ou qualitativement les composés organiques dont le parasite se nourrit.

Examinons les différentes hypothèses. Il est un fait bien connu que le potassium contribue à l'activation des systèmes enzymatiques nécessaires à la synthèse des substances chimiques composant les parois cellulaires. Si l'on s'en tient à ce rôle joué par l'élément, on pourrait attribuer la très grande susceptibilité des plantes déficientes en potassium à l'amincissement des parois cellulaires qui résulte d'une telle carence et qui facilite la pénétration du parasite dans la plante. Cependant Rashke (1977), Eder et Huber (1977) ont démontré que la déficience potassique entraîne une fermeture des stomates qui constituent une des voies de pénétration de *A. solani* dans le tissu-hôte. A la lumière de ces faits, deux conclusions s'imposent:

- la carence potassique facilite la pénétration active du champignon dans la plante car la dégradation des parois pectocellulosiques par les enzymes du pathogène s'effectue plus aisément (du fait de l'amincissement des parois cellulaires).
- Cette même carence réduit la pénétration par la voie stomatique en engendrant la fermeture des stomates.

Il serait plus convaincant de connaître la résultante de ces deux phénomènes à effets opposés avant de conclure que la pénétration a été globalement facilitée ou non.

Une autre raison qui milite peu en faveur de la première hypothèse formulée ci-dessus est la faible sensibilité observée chez les plantes carencées en calcium. En effet, si la susceptibilité des tomates était due essentiellement à la facilité du pathogène dans le tissu-hôte, les plantes déficientes en calcium devraient être parmi les plus affectées par la brûlure alternarienne car l'importance du calcium dans l'édification de parois cellulaires épaisses est bien connue. Or, il n'en est pas ainsi: nos résultats démontrent que cette catégorie de plantes a été l'une des moins affectées par la maladie.

Il est admis que l'abondance d'azote donne lieu à de grandes cellules à parois minces. Des auteurs comme Schafer (1954) sont d'avis que l'insuffisance d'azote entraîne la formation de petites cellules à parois épaisses. Si ce fait est vérifié, il pourrait être l'une des causes de la relative résistance manifestée par les plantes carencées en azote.

Face à ces constatations, sans méconnaître le fait que la pénétration du parasite dans le tissu-hôte est une condition nécessaire à l'interaction hôte-pathogène, il apparaît que la phase la plus importante est le développement du champignon après son entrée dans le tissu-hôte. Ce développement qui suit la pénétration dans l'hôte est très étroitement lié à la composition du tissu parasité. En effet, le principe de la nutrition du parasite stipule qu'un pathogène croît dans son hôte parce que celui-ci contient en quantité suffisante les éléments qui lui sont nécessaires.

Examinons dans quelle mesure la composition interne des plantes a pu modifier leur susceptibilité à la brûlure hâtive.

D'après Horsfall et Dimond (1957), la brûlure alternarienne se développe mieux sur les plantes à faible teneur en sucres. Or il est bien connu que le potassium joue un rôle fondamental dans la synthèse des sucres au sein des plantes. La déficience potassique entraîne inévitablement une baisse considérable de la teneur en sucres des plantes qui en sont affectées. Aussi, il est probable que cette diminution du taux de sucres ait contribué au fort développement de la maladie observé chez les tomates déficientes en potassium. La même raison peut également justifier la sensibilité manifestée à l'égard du pathogène par les plantes carencées en phosphore car cet élément intervient aussi dans la synthèse des sucres au sein de la plante. Il est probable que les tomates carencées en potassium et en phosphore aient été incapables de fournir l'énergie nécessaire à l'activité méristématique pour arrêter l'expansion des taches alternariennes. La résistance relative manifestée par les plantes déficientes en azote peut être partiellement attribuée aux taux de sucres élevé que provoque une carence azotée notamment à ses débuts.

D'autres faits permettent de soutenir que la modification de la composition des tissus-hôtes a joué un rôle prépondérant dans la susceptibilité des tomates à l'égard du parasite. Lewis (1957) a démontré dans une expérience in vitro relative à la nutrition de A. solani, que de nombreux acides aminés ont un effet stimulateur sur la croissance de ce champignon. Parmi ces acides aminés figurent l'asparagine et la glutamine. Or on sait que la plupart des carences nutritionnelles des plantes entraînent une augmentation de leurs teneurs en certains acides aminés. On sait en particulier que la carence potassique chez la tomate a pour effet une accumulation de l'asparagine au sein des tissus (Nightingale, 1932). Cette accumulation d'asparagine est probablement l'une des causes de la très grande susceptibilité manifestée par les tomates déficientes en potassium. Elle peut également justifier la grande sensibilité manifestée par les plantes déficientes en phosphore car la carence phosphatée entraîne également une accumulation de l'asparagine dans les tissus. Ces faits expliquent que les tomates déficientes en azote qui ont été les moins vigoureuses sont demeurées moins affectées par la maladie que celles carencées en phosphore ou potassium. Ce phénomène s'expliquerait par l'effet dépressif exercé sur la synthèse de l'asparagine par l'insuffisance d'azote.

L'effet stimulateur que l'asparagine exerce sur la croissance de A. solani a été mis en évidence par Lewis (1957) au cours d'expériences in vitro dans lesquelles, seul l'asparagine a été utilisé. In vivo, il est évident que de nombreux autres acides aminés interviennent et ont des effets antagoniques ou synergiques avec l'asparagine. L'effet final exercé sur le champignon dans ces conditions dépend de la résultante des interactions entre les différents composés.

Cependant, il semble très probable que la modification de la composition interne des tomates, liée à leur nutrition minérale, soit le facteur prédominant dans leur comportement à l'égard de A. solani.

3.3 Interprétation des observations faites au microscope électronique à balayage (M.E.B.)

L'observation au microscope électronique à balayage indique que l'installation du pathogène est amorcé chez tous les groupes de plantes, deux jours après l'inoculation (cf. fig. 11, 13 et 15; 17 et 20; 23 et 24; 27). Cependant la croissance ultérieure du champignon semble varier selon la catégorie de plantes considérée. En effet, les tomates qui ont été alimentées avec la solution nutritive complète et celles déficientes en calcium, présentent à la surface de leurs feuilles un mycélium peu ramifié (cf. fig. 12, 27 et 29). Par contre sur les feuilles des trois autres groupes de plantes, apparaît un abondant développement mycélien très ramifié et couvrant de très grandes surfaces (cf. fig. 16, 19, 21, 23, 24). Ces observations concordent avec les résultats obtenus et relatifs à l'effet de la nutrition minérale sur la susceptibilité des tomates à A. solani.

Le mauvais développement mycélien observé chez les plantes à nutrition complète peut être attribué à leur forte capacité de réaction à l'infection du pathogène. Celui des plantes carencées en calcium est surprenant compte tenu de l'abondante exsudation fongique observée sur les échantillons provenant de ce groupe de tomates (cf. fig. 29). En effet ces exsudats fongiques jouent un rôle important dans la progression des symptômes de la maladie. Il est probable que le mauvais développement mycélien observé chez les plantes déficientes en calcium soit le résultat de conditions nutritionnelles défavorables à l'organisme fongique.

D'autre part, les observations effectuées au microscope électronique à balayage révèlent aussi la formation de micro-cristallisations à la surface des feuilles des trois groupes de plantes suivants:

- plantes à nutrition complète (cf. figures 7 et 8)
- plantes déficientes en phosphore (cf. figure 9)
- plantes carencées en potassium (cf. figure 10).

Ces microcristallisations apparaissent plus tôt chez les plantes à nutrition complète que chez celles déficientes en phosphore ou en potassium. En effet chez les premières, elles sont visibles dès le deuxième jour de l'inoculation (cf. figure 7). Par contre chez les deux dernières on ne les rencontre que dix jours après l'inoculation (cf. figures 9 et 10). Si l'on considère que ces microcristallisations sont une réaction de défense des tissus parasités, le retard observé dans leur apparition au niveau des tomates carencées en potassium et en phosphore est en conformité avec la forte susceptibilité manifestée par ces plantes. Bien que l'absence de microcristallisations à la surface des feuilles des plantes carencées en calcium et en azote reste injustifiée. La faible susceptibilité manifestée par les plantes carencées en calcium, jointe à l'absence de microcristallisations chez cette catégorie de plantes renforce l'hypothèse selon laquelle la carence calcique crée des conditions nutritionnelles défavorables à l'organisme fongique.

Les observations montrent qu'après son installation, l'organisme fongique se développe vigoureusement chez les plantes déficientes en phosphore et chez celles carencées en potassium. Ce développement vigoureux se manifeste par la production d'abondants filaments mycéliens et de tubes germinatifs qui pénètrent dans les tissus (cf. figures 17, 20, 23 et 24). Un tel phénomène s'observe aussi chez les plantes déficientes en azote où le champignon émet, dès le deuxième jour de l'inoculation, des tubes germinatifs (cf. figure 14). Dans ces conditions, la faible susceptibilité des plantes carencées en azote comparativement à celles déficientes en potassium ou en phosphore, se justifierait par un épuisement plus rapide des éléments nécessaires à l'organisme fongique.

Les observations réalisées au microscope électronique à balayage concordent avec les résultats obtenus par l'observation des symptômes, certains phénomènes demeurent néanmoins inexplicés. Il en est ainsi de l'absence de microcristallisations à la surface des feuilles des plantes carencées en azote ou en calcium. De plus, l'observation au microscope électronique à balayage ne permet pas

d'observer les relations hôte-parasite au niveau de l'ultrastructure. Il serait utile de réaliser des observations d'échantillons au niveau ultrastructural à l'aide du microscope électronique à transmission. De telles observations nécessitent cependant d'importants travaux, qui ne pouvaient pas être entreprises dans le cadre de la présente étude.

FIGURES HORS TEXTE

Les observations ont été réalisées au microscope électronique à balayage (M.E.B.) Cambridge S. 150 sous une tension d'accélération de 20 KV. La prise de clichés est effectuée sur film polaroid N et B Land 4 x 5 polapan type 52. ASA 400/27DIN.

LISTE DES ABREVIATIONS

- be : "bec", prolongement sommital du propagule
C : conidie
ex : exsudation
mc : microcristallisation
my : mycélium
P : poil épidermiques
st : stomates
T : tube germinatif
Zn : zone épidermique nécrosée.

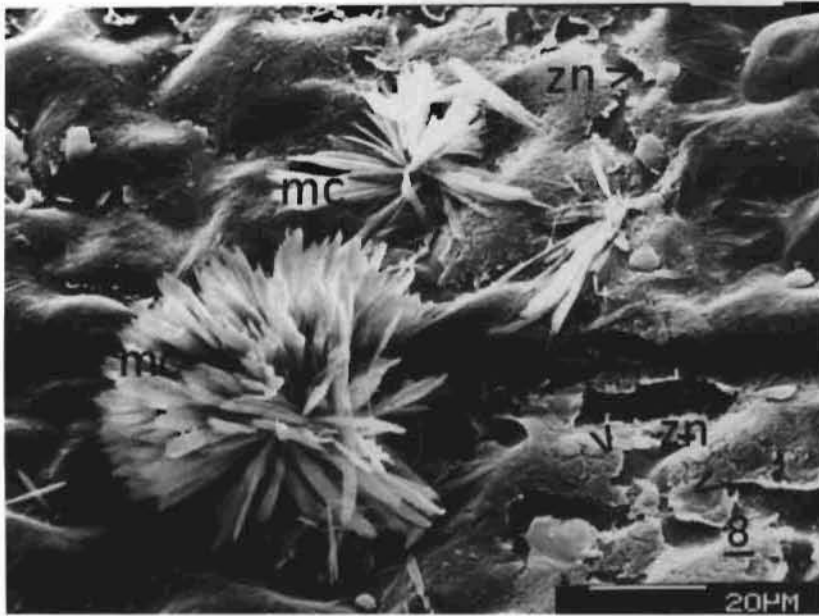
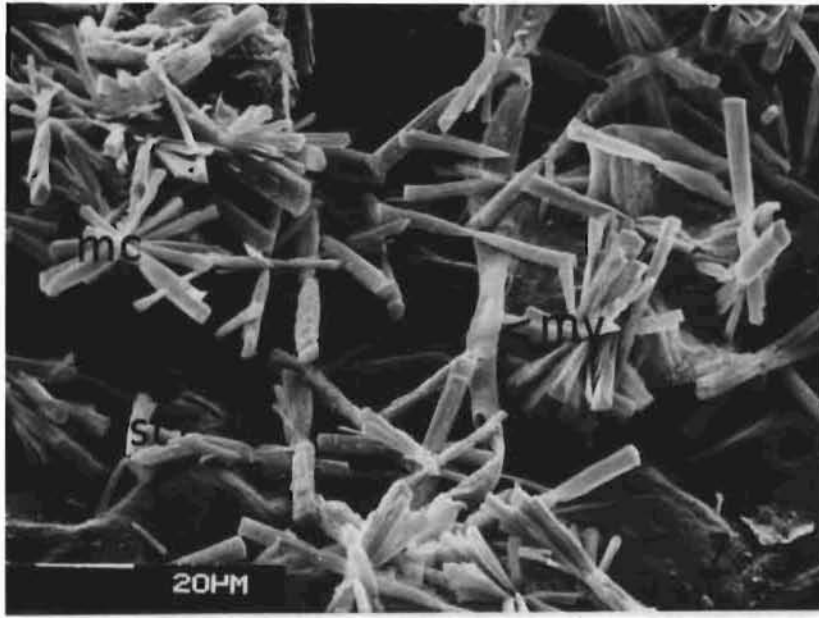


Figure 7: Portion de feuille prélevée 48 heures après l'inoculation sur tomate croissant sur solution nutritive complète: on observe des microcristallisations (mc) différentes de celles des figures 8, 9 et 10. x 1 000

Figure 8: A la proximité des microcristallisations la partie externe de l'épiderme devient nécrosée (Zn) x 1 000

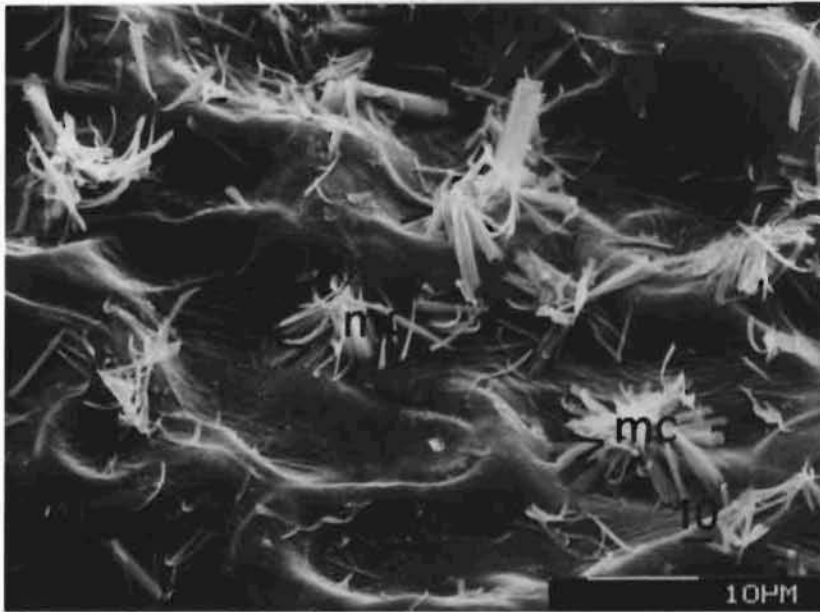
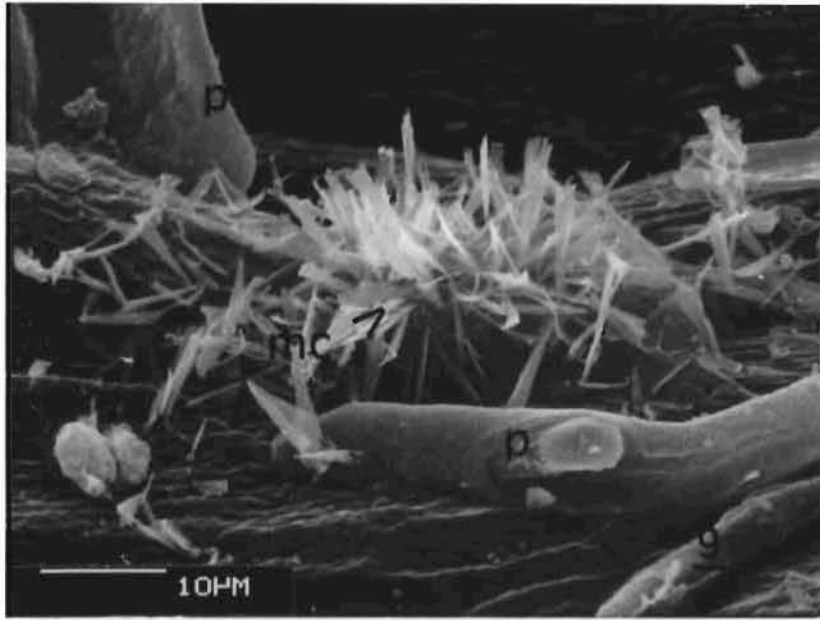


Figure 9: Fragment de feuille prélevé sur tomate se développant sur solution carencée en phosphore 10 jours après l'inoculation on observe une importante microcristallisation (mc) ayant des feuilles dont la morphologie et la taille sont plus petites que dans les deux cas précédents. x 2 000

Figure 10: Extrait de feuille de tomate inoculée et carencée en potassium: 10 jours après l'inoculation. On observe également des microcristallisations. x 2 000

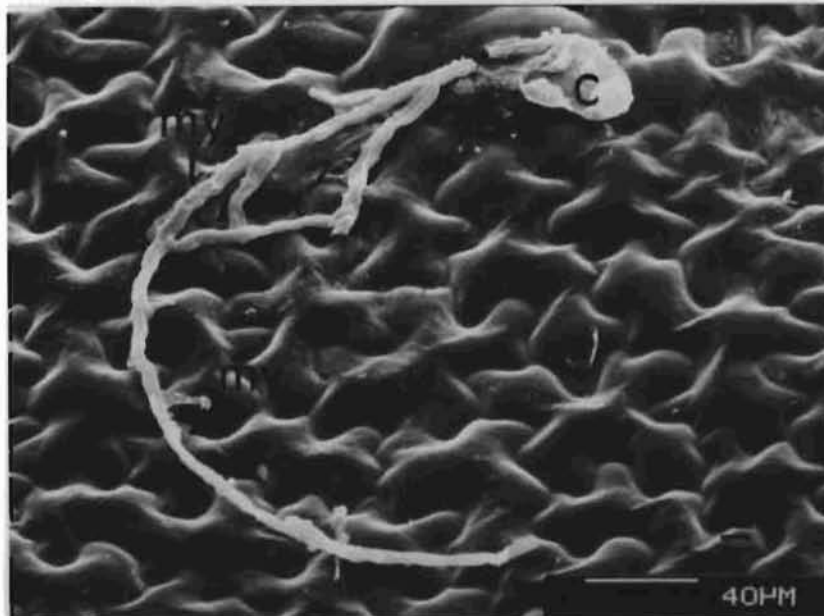
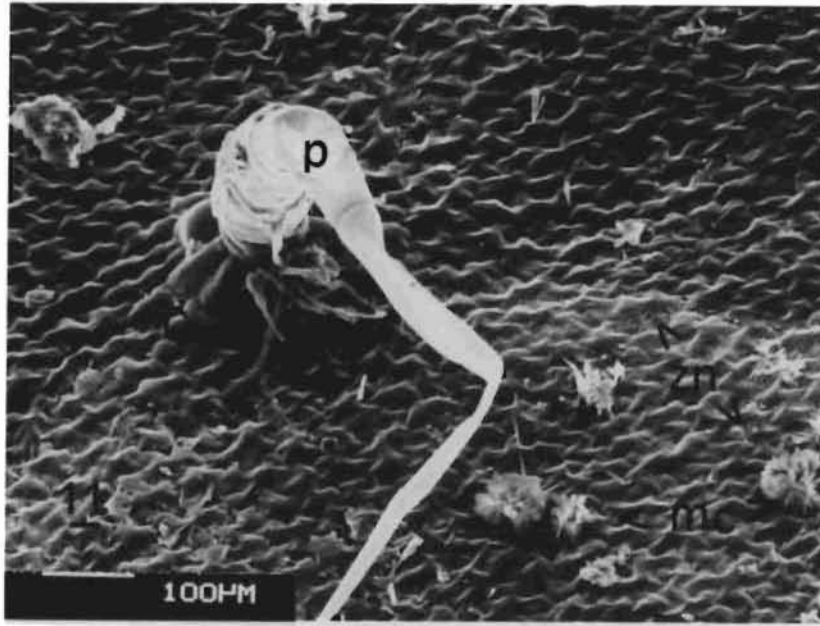


Figure 11: Sur la face supérieure d'une feuille de tomate alimentée avec la solution complète et inoculée avec le champignon il apparaît des microcristallisations (mc), des zones nécrosées (Zn), des conidies (c) près du poil épidermique (P). Prélèvement effectué 48 heures après l'inoculation.
x 200

Figure 12: A côté de la conidie (c), un long filament mycélien (my), peu ramifié, se développe. Près de l'hyphe, apparaît l'exsudation (ex) d'origine fongique. L'échantillon provient de la solution nutritive complète 10 jours après inoculation.
x 500

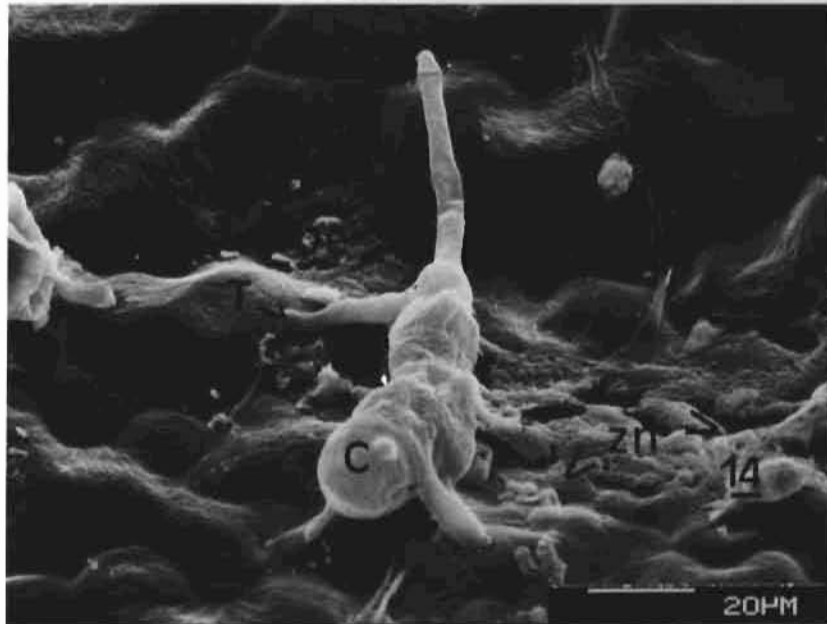


Figure 13: Sur une portion de feuille prélevée sur de la tomate alimentée avec de la solution nutritive carencée en azote on observe l'installation de l'agent pathogène 2 jours après l'inoculation. x 1 000

Figure 14: Comme dans la figure 13 on aperçoit la formation progressive des tubes germinatifs provenant des diverses loges de conidies (c). Très tôt à l'endroit de l'impact, la zone nécrosée (Zn) devient visible. Conditions culturales et prélèvement identiques à figure 13. x 1 000

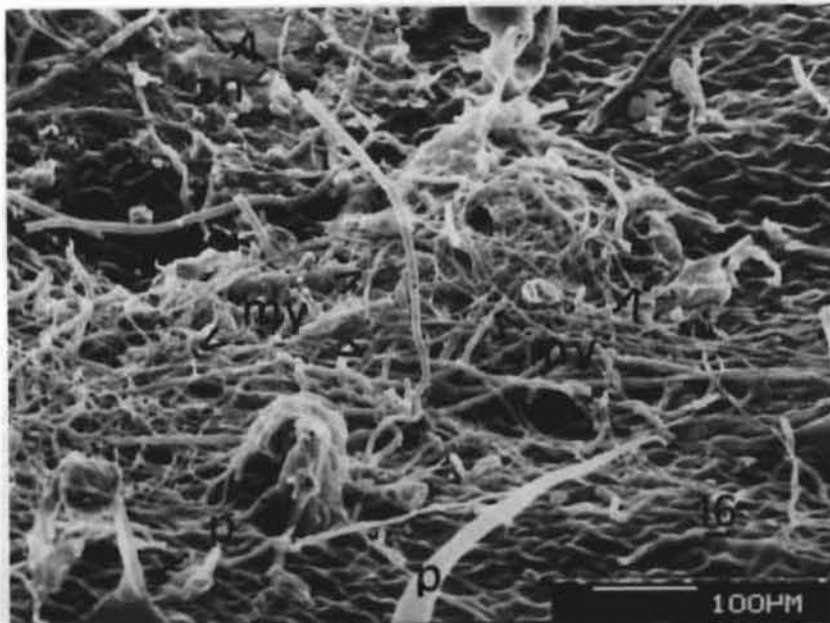


Figure 15: Portion de feuille prélevée 48 heures après inoculation sur tomate carencée en azote: stade initial de prise de position de A. solani

Figure 16: 10 jours après l'inoculation, dans les mêmes conditions que dans la figure 15, l'enchevêtrement mycélien (my) de l'agent pathogène devient évident. x 200

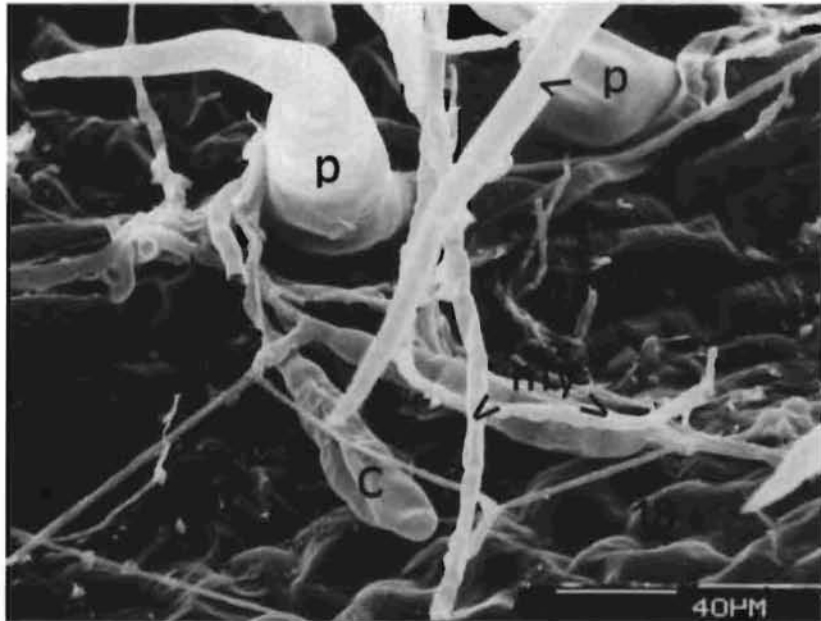
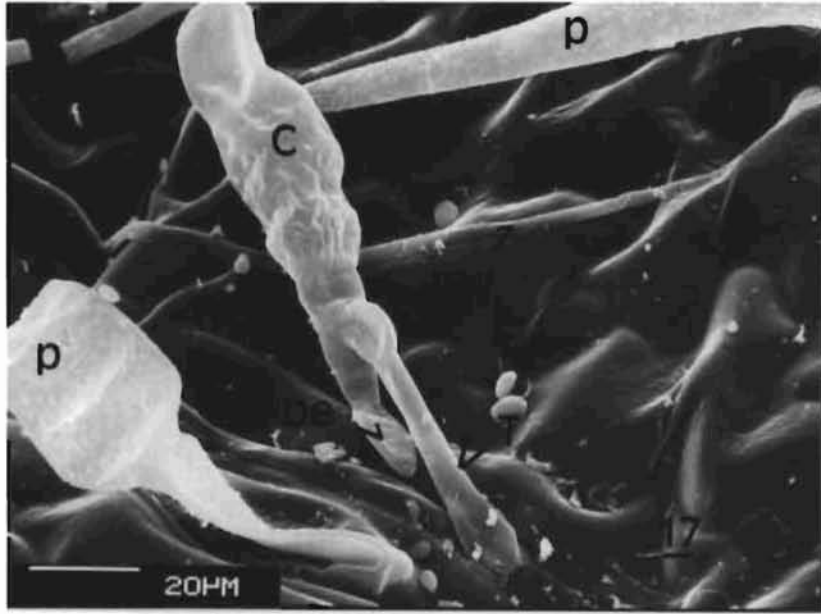


Figure 17: Germination de la conidie (c) sur la feuille de tomate déficiente en phosphore. Observation réalisée 48 heures après inoculation. x 1 000

Figure 18: Conditions culturales identiques à la figure 17: illustration du développement progressif de l'agent pathogène A. solani. x 200

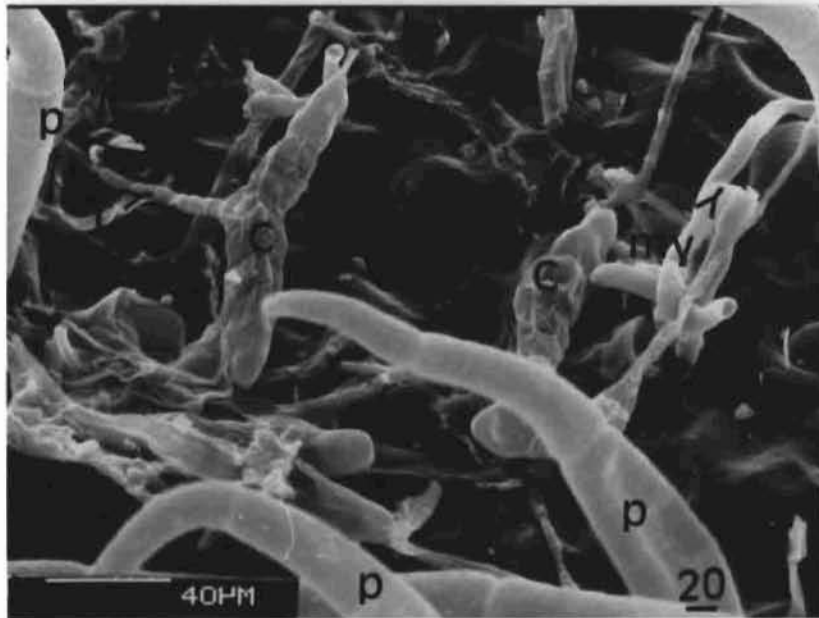
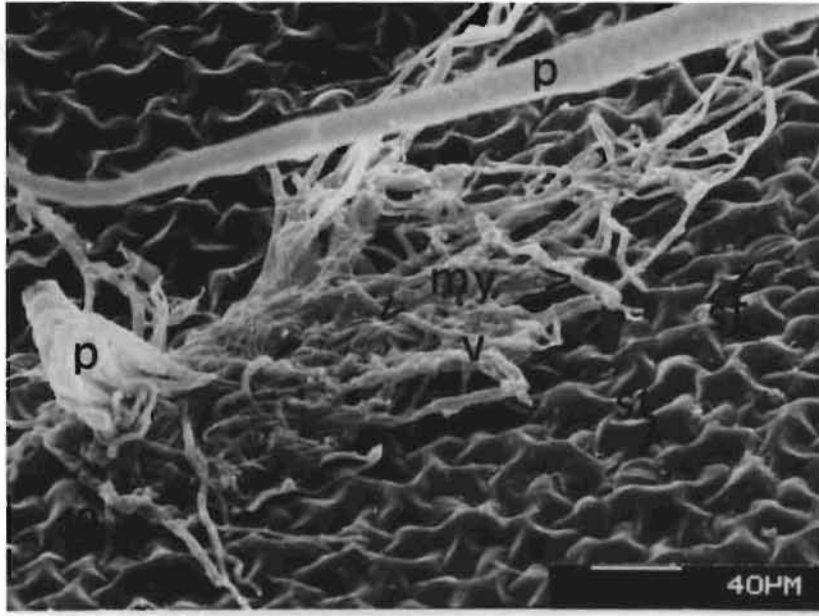


Figure 19: Formation de thalles mycéliens (my) après 10 jours d'inoculation des plantes carencées en phosphore. x 500

Figure 20: Feuille de tomate carencée en phosphore: On observe un développement vigoureux du pathogène 48 heures après l'inoculation. x 500

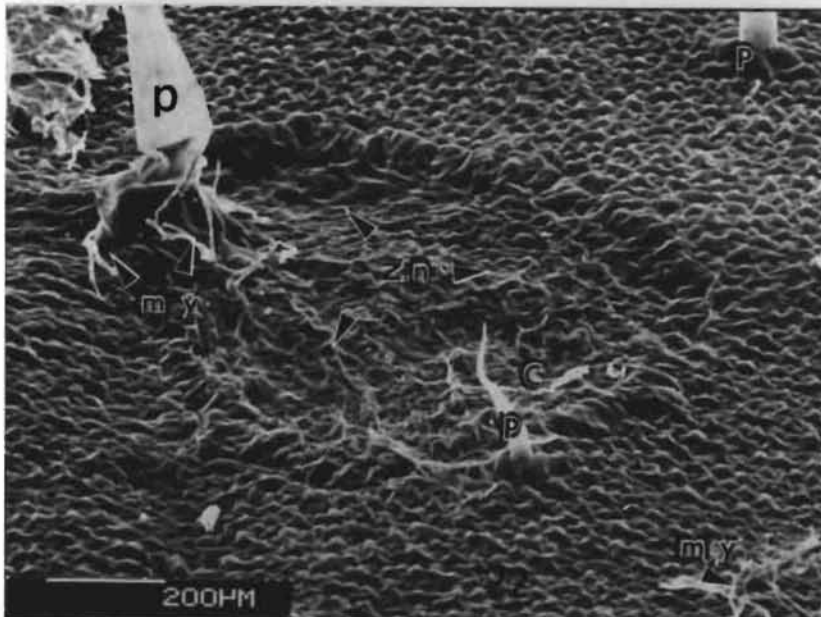
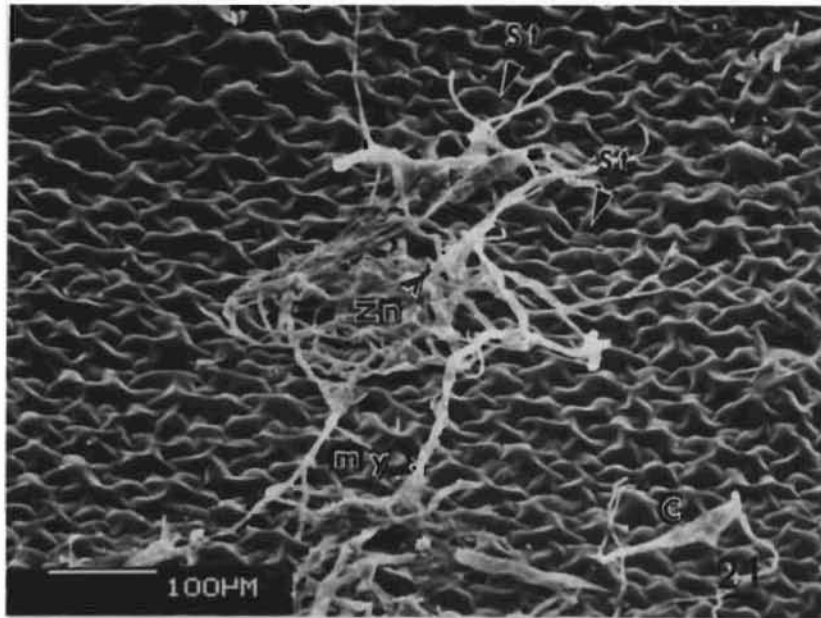
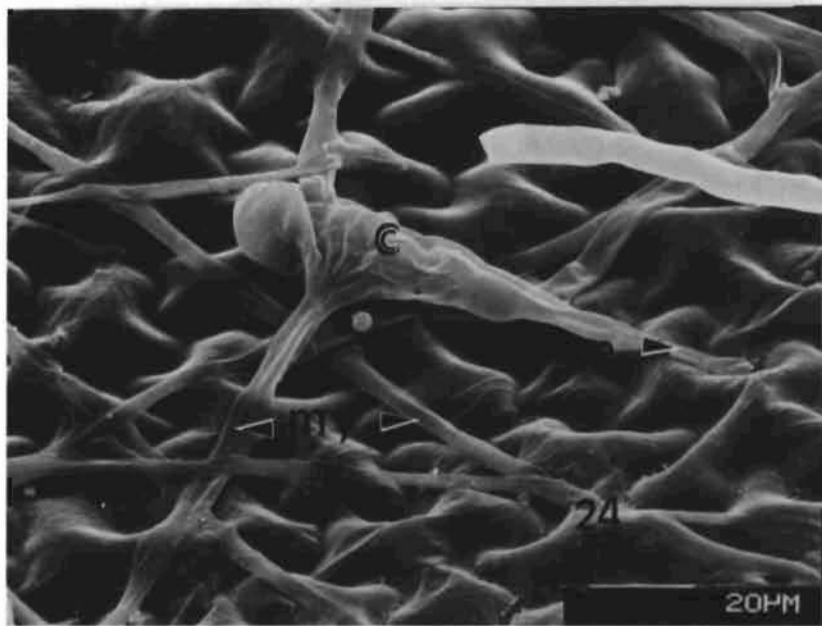
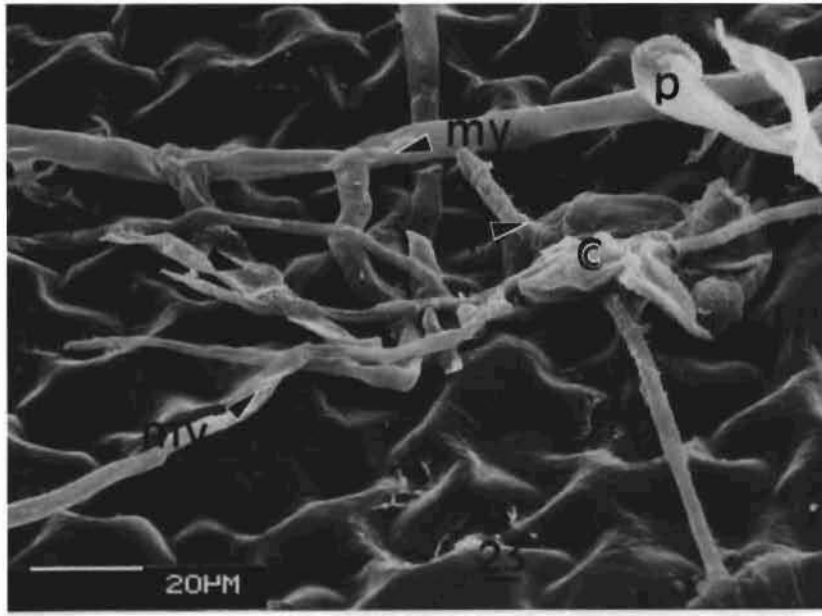
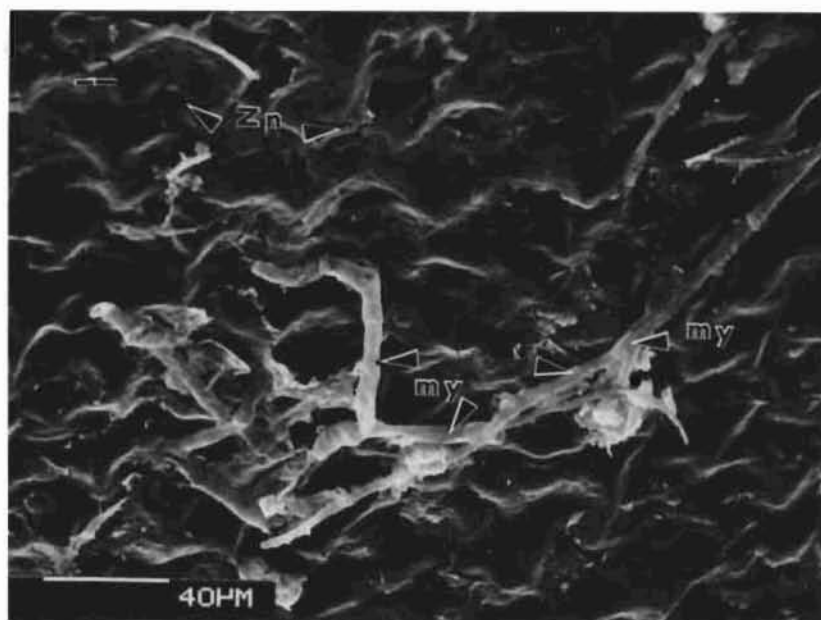


Figure 21: Comme dans la figure 19 on observe un enchevêtrement mycélien (my) issu d'une conidie. Conditions culturales et prélèvement identiques à figure 19. x 200

Figure 22: 10 jours après l'inoculation le développement sous l'épiderme de l'organisme fongique engendre l'effondrement des cellules donnant la zone nécrotique (Zn). Prélèvement de feuille carencée en phosphore. x 500



Figures 23 et 24: Fragment de feuille déficiente en potassium: 48 heures après l'inoculation. On observe un développement mycélien (my) très important. x 1 000



Figures 25 et 26: 10 jours après l'inoculation les feuilles carencées en potassium montrent de nombreuses taches nécrotiques (Zn). Le mycélium (my) du champignon évolue aussi bien en surface que dans les cellules épidermiques. x 500

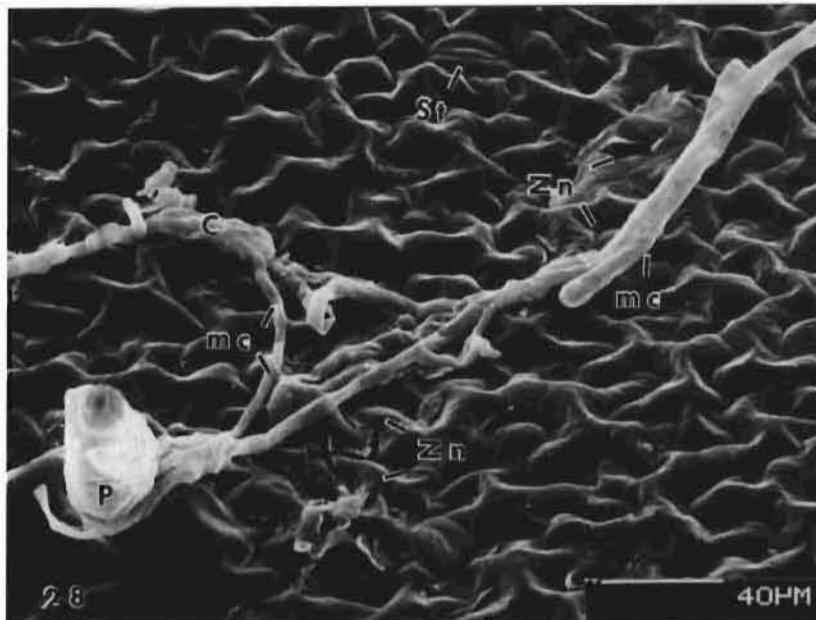
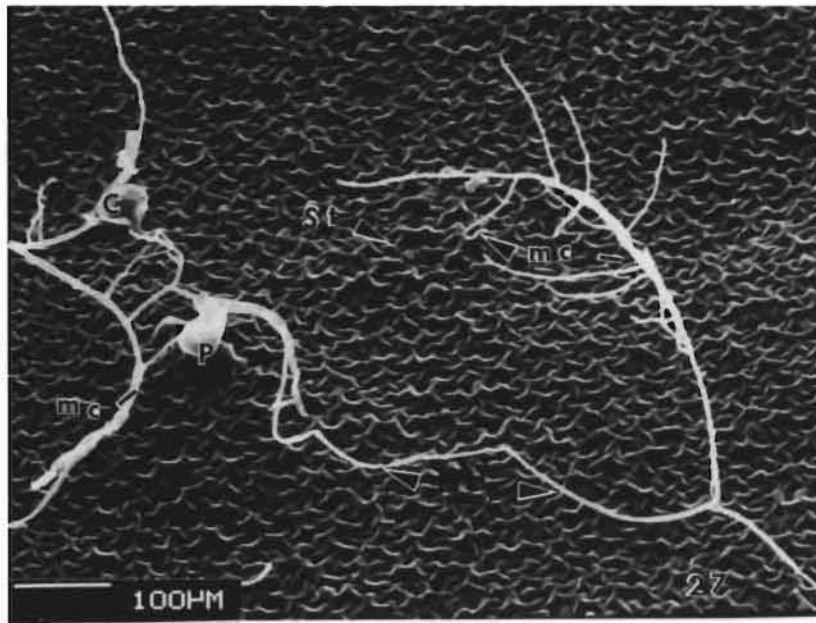


Figure 27: Portion de feuille carencée en calcium: 48 heures après l'inoculation le mycélium fongique se développe bien mais présente peu de ramification. Les extrémités de l'hyphe se dirigent vers les cellules stomatiques (st). x 200

Figure 28: Conditions expérimentales identiques à la figure 27. Les zones nécrotiques (Zn) commencent à se former. x 500

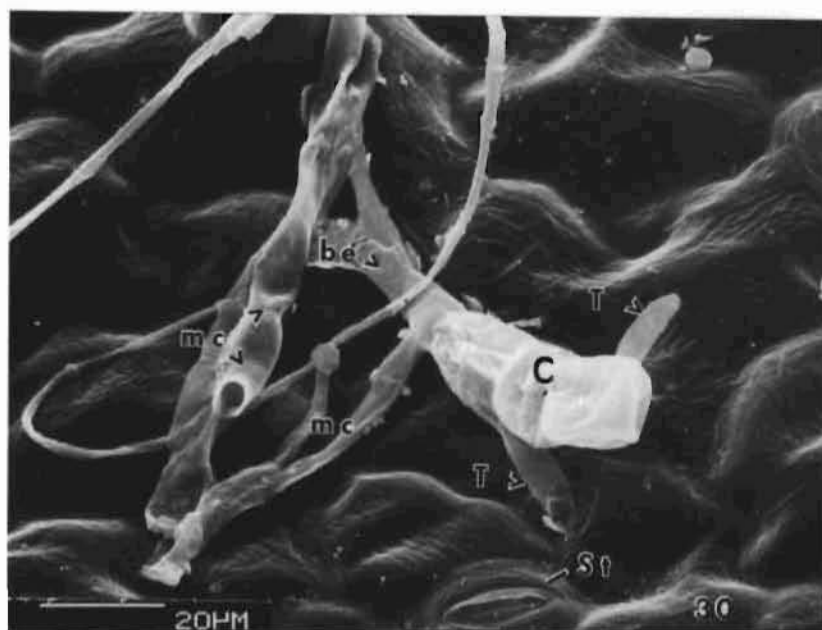
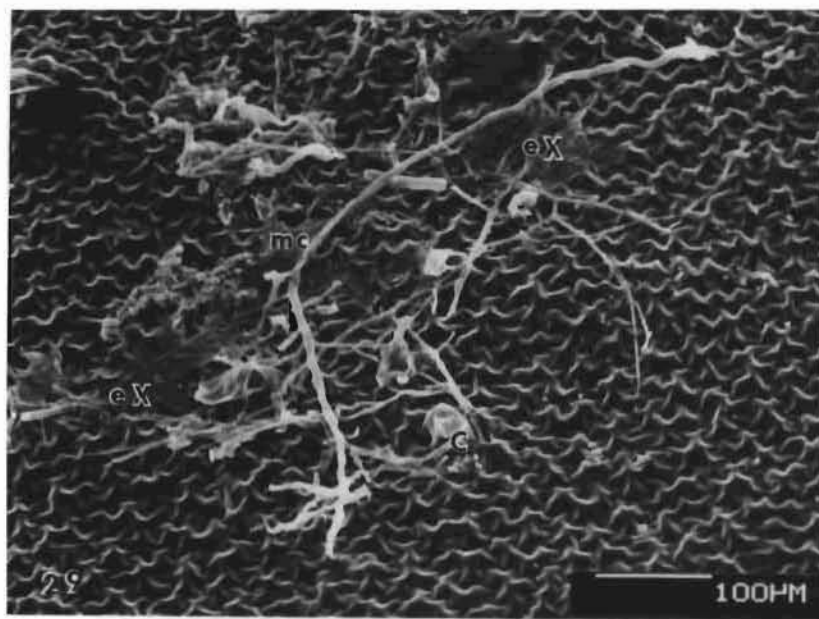


Figure 29: Développement mycélien après 10 jours d'inoculation sur feuille de tomate carencée en calcium. L'exsudation fongique (ex) est abondante mais les hyphes demeurent peu ramifiés. x 200

Figure 30: Conditions culturales identiques à la figure 29: les ébauches des tubes germinatifs (T) s'orientent vers les cellules stomatiques (st). x 1 000

CONCLUSION

Il est généralement admis que la nutrition minérale d'une plante exerce sur celle-ci deux types d'action:

- une action directe en influençant la croissance,
- une action indirecte en déterminant l'état de réceptivité et la capacité de réaction de la plante à l'égard des agents pathogènes.

Ces deux types d'action ont été étudiés chez la tomate dans le présent mémoire qui a essentiellement porté sur les effets exercés par cinq solutions nutritives différentes sur la quantité de matière sèche élaborée par les plantes et sur leur susceptibilité à la brûlure alternarienne causée par A. solani. La susceptibilité des plantes à la maladie a été évaluée par l'observation des symptômes à l'échelle macroscopique et les relations hôte-parasite ont été observées à l'aide du microscope électronique à balayage.

Les résultats obtenus ont mis en évidence l'action directe qu'exercent les solutions nutritives sur les tomates puisque la quantité de matière sèche produite par celles-ci varie étroitement selon la nature de la solution nutritive appliquée: les plantes alimentées avec la solution nutritive complète ont élaboré la plus grande quantité de matière sèche. Elles sont suivies respectivement par les plantes carencées en phosphore, en calcium, en potassium et en azote.

L'action indirecte exercée par la nutrition minérale sur les tomates a également été mise en évidence par le fait que la susceptibilité des plantes a fortement varié selon la nature de la solution nutritive appliquée.

Les observations au microscope électronique à balayage ont permis de montrer une différence dans le comportement du pathogène sur les diverses catégories de plantes. Cette différence apparaît notamment dans le type de développement mycélien produit par le champignon.

En outre, cette étude a fait ressortir l'importance que revêt la nutrition minérale de la tomate pour sa croissance et son comportement à l'égard de l'agent causal de la brûlure alternarienne. Afin de pouvoir mieux cerner ces problèmes, il serait intéressant d'utiliser des combinaisons de plusieurs doses des différents éléments nutritifs afin de déterminer la combinaison optimale, c'est-à-dire celle qui permet à la fois une croissance satisfaisante des plantes et une bonne résistance à A. solani.

De façon plus générale, les études relatives à l'effet de la nutrition minérale sur la susceptibilité des plantes aux maladies doivent s'intensifier car elles peuvent conduire à des résultats pouvant contribuer à la réduction de l'emploi abusif des produits chimiques dans la lutte contre les maladies des plantes et par ces faits même améliorer à la fois la quantité et la qualité du produit.

BIBLIOGRAPHIE

- ASHLEY, D.A., and R.D. GOODSON. 1972.
Effect of time and plant potassium status on ¹⁴C-labelled photosynthate movement in cotton.
Crop Sci. 12: 686-690
- BARCLAY, G.M., H.J. MURPHY, F.E. MONZER, and F.E. HUTCHINSON. 1973.
Effects of differential rates of nitrogen and phosphorus on early blight in potatoes.
Potato J. 50(2): 42-48
- BARRATT, R.W., and M.C. RICHARDS. 1944.
Physiological maturity in relation to Alternaria blight in the tomato.
Phytopathology 34: 997
- BASHI, Esther, and J. ROTEM. 1976.
Induction of sporulation of Alternaria porri f. sp. solani in vivo.
Physiological Plant Pathology 8: 83-90
- BRIAN, P.W., P.J. CURTRIS, H.G. HEMMING, C.H. UNWIN, and J.M. WRIGHT. 1949.
Alternaric acid, a biologically active metabolic product of the fungus Alternaria solani.
Nature 164: 534-535
- COULOMBE, L.J. 1979.
Mesure de paramètre concernant la sensibilité à deux maladies ainsi que la production et la qualité des fruits chez deux cultivars de tomate.
Phytoprotection 60(2): 79-92

- COUTURE, Luc. 1980.
 Assessment of severity of foliage diseases of cereals in cooperative evaluation tests.
 Can. Plant Dis. Surv. 60(1): 8-10
- DAPROUX, H., A. FAIVRE-AMIOT et L. ROUX. 1950.
 Sur un nouvel antibiotique, l'alternarine, et sur quelques autres substances extraites de cultures d'une souche d'Alternaria solani
 C.R. Ac. Sc. Paris 230: 993-995
- DAROZKLIN, M.A., U.R. YVANYOK. 1976.
 Phytoalexins and resistance of tomato to early dry spot.
 Review of plant pathology 55: 5936
- DAVID, C. Sands, and Raymond J. LUKENS. 1974.
 Effect of glucose and Adenosine phosphates on production of extracellular carbohydrases of Alternaria solani.
 Plant Physiol. 54: 666-669
- DOUGLAS, D.R., and J.J. PAVEK. 1971.
 An efficient method of inducing sporulation in pure culture.
 Phytopathology 61: 239
- DOUGLAS, D.R., and M.D. GROSSKAPP. 1974.
 Control of early blight in eastern southcentral Idaho.
 Amer. Potato J. 51: 361-368
- GLASSCOCK, H.H. and W.M. WARE. 1944.
 Alternaria blight of tomatoes.
 Min. Agr. (Gt. Brit.) 51: 417-420
- GLENN, S. Pound. 1950.
 Effect of air temperature on incidence and development of the early blight disease of tomato.
 Phytopathology: 41: 127-135
- HARTT, C.E. 1969.
 Effect of potassium deficiency upon translocation of ¹⁴C in attached blades of sugarcane.
 Plant Physiol. 44: 1461-1469
- HESTER, J.B. 1941
 Tomato plant production in the south.
 Amer. fert. 94: 5-8; 95: 9-11

- HOMES, M.V. et G.H. Van SCHOOR. 1969.
Possibilités d'utilisation de la méthode des variantes systématiques. La nutrition minérale des végétaux.
V: 115-146
- HORSFALL, J.G. and A.E. DIMOND. 1957.
Interaction of tissue sugars, growth substances and disease susceptibility.
Z. Pflanzen Suchutz 64: 416-421
- HORSFALL, J.G., and J.W. HEUBERGER. 1942.
Causes, effects and control of defoliation on tomatoes.
Conn. Agr. Expt. sta. Bul. 456: 181-223
- HORSFALL, J.G., and R.J. LUKENS. 1971.
Differential temperatures for separate phases of Alternaria solani.
Phytopathology: 61: 128
- HORSFALL, J.G., and R.W. BARRATT. 1945.
An improved grading system for measuring plant diseases.
Phytopathology 35: 655 (Abstr.)
- IACOB, G. 1977.
Climatic and soil factors affecting the pathogenesis of Alternaria disease in potato.
Review of Plant Pathology 58: 158
- JAMES, L. Goatley. 1968.
Production of exocellular polysaccharides by Alternaria solani.
Can. J. Microbiol. 14: 1063-1068
- JOHN, A. Elliott. 1917.
Taxonomic characters of the genera Alternaria and Macrosporium.
Amer. Jour. Bot. 4: 439-476
- JOLY, Patrick. 1964.
Le genre Alternaria.
Editions P. Lechevalier Paris pp. 250
- KENDRICK, Bryce. 1971.
Taxonomy of Fungi imperfecti.
University of Toronto Press. pp 309

- KOTSEV, P. 1980.
Our share in the protection of vegetable crops.
Review of Plant Pathology 60(6): 277
- KREUTZER, W.A., and L.W. DURELL. 1933.
Collar-rot of tomatoes.
Colo. Agr. Exp. sta. Bul. 402
- LEWIS, Ralph W. 1957.
Amino-acid nutrition of Alternaria solani.
Phytopathology 47: 121-125
- LEWIS, Ralph W. 1952.
The vitamin nutrition of Alternaria solani.
Phytopathology 42: 657-659
- LUEDEMAN, G.M. 1959.
The dictyochlamyospore of peyronellaca glomerata (Corda)
Geidanich ex Togliani contrasted with the dictyoporspore
of Alternaria tenuis auct.
Mycologia 51: 772-780
- LUISETTI, J. 1975.
Influence du taux d'inoculum sur l'expression des maladies
d'origine bactérienne.
Annale de phytopathologie 7: 354-355
- LUKENS, R.J., and J.G. HORSFALL. 1972.
Processes of sporulation in Alternaria solani and their
response to metabolic inhibitors.
Phytopathology 63: 176-182
- LUTMAN, B.F. 1911.
Twenty years spraying for potato diseases. Potato diseases
and the weather.
Vermont Agr. exp. Sta. Bull. 159: 225-296
- MACKENZIE, D.R. 1981.
Association of potato early blight nitrogen fertilizer rate
and potato yield.
Plant disease 65(7): 575-577
- MENDEL, K., and H.E. HAEDER. 1973.
Potassium availability and effect on crop production.
Potash Review, Berne. sub. 6 No 11

- MERRILL, W. and D.W. FRENCH. 1964.
Decay of wood by Alternaria and Penicillium.
Phytopathology 54: 867
- MESSIAEN, C.M. 1975.
Les divers facteurs susceptibles d'influencer la réceptivité
des plantes aux maladies.
Annale de phytopathologie 7: 351
- MOORE, W.D. 1941.
Some factors affecting the infection of tomato seedlings by
Alternaria solani.
Phytopathology 32: 399-403
- MOORE, W.D., and H. Rex THOMAS. 1943.
Some cultural practices that influence the development of
Alternaria solani on tomato seedlings.
Phytopathology 33: 1176-1186
- NEERGAARD, P. 1945.
Danish species of Alternaria and Stemphylium; taxonomy
Parasitism, economical significance.
Copenhagen, 560 pp
- NEES, Von Esenbeck. 1817.
System der pilze und S. Charme.
234 pp
- NIGHTINGALE, A.A., and G.B. RAMSEY. 1936.
Temperature studies of some tomato pathogens.
U.S. Dept. Agr. Tech. Bul. 520
- POUND, G.S. et M.A. STAHRMAN. 1951.
The production of a toxic material by Alternaria solani
and its relations to the early blight disease of tomato.
Phytopathology 41: 1104-1114
- RAMAKRISHNAN, Lakshmi, S. KAMALANATHAN, et C.S. KRISHNAMURTHY. 1971.
Studies on Alternaria leaf spot of tomato.
Review of Plant Pathology 51: 350
- RANDS, R.D. 1917.
Early blight of potato and related plants.
Wis. Agr. Expt. Sta. Res. Bul. 42

RASCHE, K. 1977.

The stomatal turgor mechanism and its response to CO₂ and abscisic acid: observations and a hypothesis.

E. Marré and O. Ciferri regulation of cell membrane activities in plants, Amsterdam, pp 173-183

ROTEM, Joseph. 1964.

The effect of weather on dispersal of Alternaria spores in a semi-arid region of Israel.

Phytopathology 54: 628-632

SANDS, D.C., and R.J. LUKENS.

Effect of glucose and adenosine phosphates on production of extracellular carbohydrases of Alternaria solani.

Plant Physiol. 54: 666-669

SAYRE, Charles B. 1940.

Starter solutions for tomatoes.

Farm Res 6: 12

SCHAFER, L. 1954.

The effect of nutrition on the susceptibility of tomato, Lycopersicon esculentum, Mill.

Thesis, Cornell University 73 pp

SHADRINA, O.V. 1977.

Complex protection of potato.

Review of Plant Pathology 57(11): 458

SOLTANPOUR, P.N., M.D. HARRISSON. 1974.

Interrelationships between nitrogen and phosphorus fertilization and early blight control of potatoes.

Amer. Potato J. 51(1) 1-7

STAKMAN, E.C., and J.G. HARROR. 1957.

Principles of plant pathology.

Ronald Press, New York. pp 581

STAVELY, J.R., and L.J. SLONA. 1971.

Relation of leaf age to reaction of tobacco to Alternaria alternata.

Phytopathology 61: 73-78

STEVENS, R.B. 1974.

Plant disease.

Ronald Press, New York, pp 459

- SUTCLIFFE, J. 1969.
Plants and water.
Edward Arnold, London.
- TABI, Morton. 1972.
Influence du phosphore, du potassium et du calcium sur la croissance et la teneur minérale des racines et des parties aériennes de certaines espèces agricoles.
Thèse de doctorat - Université Laval
- THOMAS, H.R. 1940.
Nitrogen nutrition of tomato seedling affects susceptibility to collar-rot.
Ind. Agr. Expt. Sta. Ann. Rpt. 52: 56
- THOMAS, H. Rex. 1948.
Effect of nitrogen phosphorus, and potassium on susceptibility of tomatoes to Alternaria solani.
J. Agric. Res. 76: 289-306
- VERHOEFF, K. 1978.
The role of cell wall degrading enzymes in the pathogenesis of Botrytis cinerea in tomato plants.
Ann. Phytopathol. 10(2): 137-144
- VIENNOT-BOURGIN, G. 1949.
Les champignons parasites des plantes cultivées.
Masson et Cie In dematiacées 1476-1549
- WAGNER, H., and G. MICHAEL. 1971.
Effect of varied supply on the synthesis of cytokinins in root of sunflowers.
Biochem. Physiol. 162: 147-158
- WALKER, John Charles. 1952.
Diseases of vegetable crop.
McGraw-Hill New York, Toronto, London. In early blight
470-474
- WALLACE, A., FROLICH, E., and LUNT, O.R. 1966.
Calcium requirements of higher plants.
Nature 209: 634
- WARE, George, W., and J.P. McCALLUM. 1975.
Producing vegetable crops.
Interstate Printers and Publishers, Danville, Illinois 558 p.

WHIPPLE, O.C. 1937.

Macrosporium seedling blight of tomatoes.
Wis. Univ. Sums. Doctoral Diss. 3: 65-66

WILSON, J.D. 1943.

Tomato fruit drop, caused by early blight.
Pl. Dis. Rptr., 27: 555

ZADOCKS, J.C. 1975.

Situation présente de l'épidémiologie botanique.
Annale de Phytopathologie 7: 344-346.