

ÉTUDE DE LA MYCOFLORE DES RACINES DU BANANIER ' POYO '



par

E. LAVILLE

Institut Français de Recherches Fruitières Outre-Mer.

Nous avons été amené à entreprendre cette étude sur la mycoflore des racines de bananier, à la suite d'observations, maintenant de plus en plus fréquentes, tant au Cameroun que dans d'autres pays, Côte d'Ivoire, Antilles etc..., de la présence de nécroses multiples et parfois très étendues, du système racinaire de cette plante.

Ces nécroses d'origines diverses, piqûres de nématodes, dégâts d'insectes, blessures accidentelles, infections fongiques, senescence de la racine, intéressant le plus souvent la zone corticale de celle-ci, provoquent par leur étendue une mauvaise alimentation du bananier et privent la plante d'un ancrage efficace au sol.

Cette étude se divise en trois parties principales.

Dans une première partie, une revue bibliographique des principaux travaux effectués jusqu'à présent sur le système racinaire du bananier, permettra une mise au point récente de cette question.

Une deuxième partie présentera les résultats d'observations effectuées au Cameroun et dressera un inventaire des principales espèces fongiques isolées, ainsi que leur distribution autour de la plante.

Enfin, les résultats concernant des infections expérimentales réalisées au laboratoire, feront l'objet d'une troisième partie.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DU SYSTÈME RADICULAIRE

ANATOMIE, ÉMISSION, CROISSANCE.

La première radicule formée à la germination de la graine disparaît rapidement et est remplacée par un système racinaire adventice.

Pour les plantes obtenues de souche, le système racinaire est adventice dès le début.

Les racines naissent en groupes longitudinaux de quatre, sous l'apex du rhizome et à la liaison entre le cylindre central et la partie corticale (SKUTCH).

Ces racines adventices principales ont en général de 5 à 10 mm de diamètre et cette dimension est généralement atteinte entre 4 et 6 mm après l'apex.

La racine jeune est blanche et turgescente et les parties plus âgées, bien que restant souples, deviennent plus foncées et liégeuses en surface.

L'apex est turgescent et fragile ; il est protégé par une coiffe gélatineuse.

On distingue plusieurs types de racines.

Racines principales.

Les racines principales adventices sont en nombre variable selon la nature du terrain et l'état végétatif de la plante ; elles peuvent atteindre cinq cent et plus. Leur longueur varie avec ces mêmes facteurs et peut dépasser cinq mètres environ. Leur croissance dans de bonnes conditions est très rapide, et peut être en moyenne de 2 cm par jour (RIOPEL). La zone d'élongation la plus active se trouve placée entre 4 et 6 mm de l'apex. La racine peut encore s'allonger, mais plus faiblement, dans deux zones comprises entre 3 et 4 mm, et 6 et 15 mm de l'apex (RIOPEL) (photo 1).

Racines secondaires.

On distingue parmi celles-ci les racines secondaires que nous appellerons « normales » de celles que nous caractériserons « d'accidentelles ».

Les premières sont issues latéralement de racines principales, elles ont un diamètre moyen variant de 0,5 à 3,5 mm et une longueur de 3 à 15 cm. Elles prennent naissance en général entre 10 et 30 cm de l'apex de la racine principale.

De ces racines secondaires normales sont issues des racines tertiaires de 1 à 4 cm de long et éventuellement on note la présence de racines quaternaires (photo 2).

Par contre, les racines secondaires accidentelles prennent naissance après blessure de la racine principale et peuvent atteindre le diamètre et la taille de cette dernière (photo 3).

Les racines principales et secondaires, normales et accidentelles (ou latérales secondaires déterminées et indéterminées, RIOPEL) sont couvertes de poils de 4 à 5 mm de l'apex jusqu'à 50 à 60 cm.

L'émission de racines est constante et bien que la moitié du nombre total, environ, soit atteint entre le deuxième et le quatrième mois, on peut observer la naissance de nouvelles racines jusqu'à la coupe du régime.

Des observations effectuées périodiquement (Rapports annuels 1961-1962-1963-1964, I. F. A. C.) ont

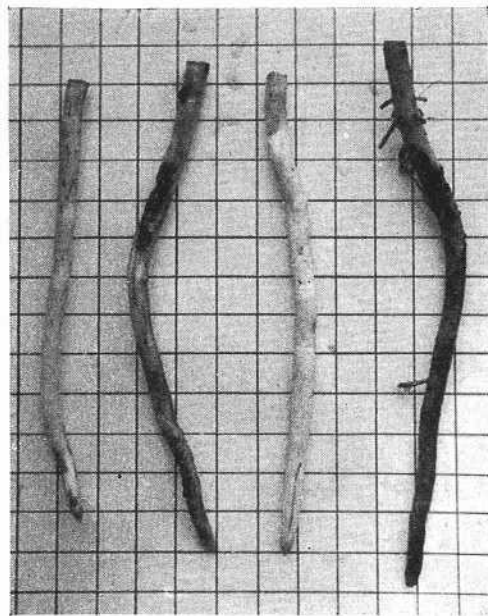


PHOTO 1. — Parties apicales de racines principales de 'Poyo'.

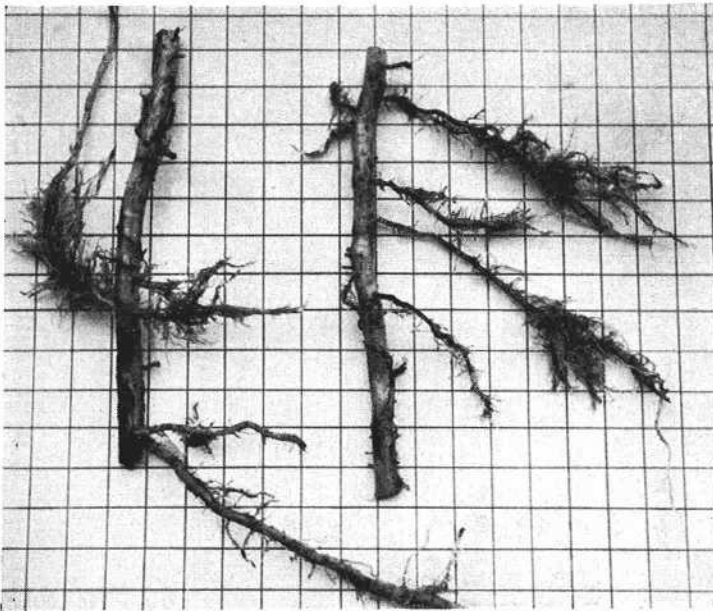


PHOTO 2. — Racines principales, racines secondaires « normales », racines tertiaires et quaternaires. Bananier ' Poyo '.

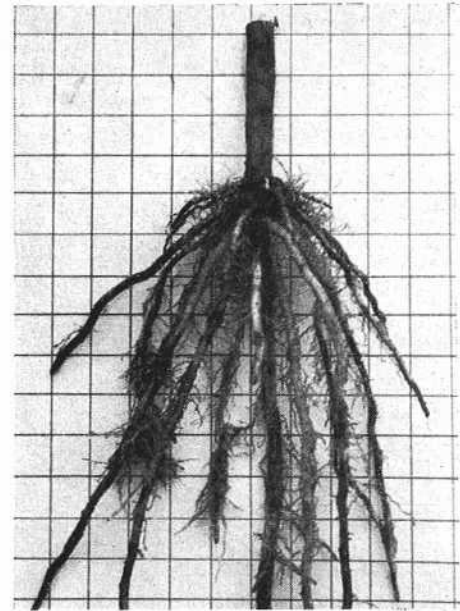


PHOTO 3. — Formation, après blessure, d'une racine principale, d'une racine secondaire « accidentelle » et de nombreuses racines secondaires « normales ». Bananier ' Poyo '.

montré que la longueur totale du système racinaire du bananier ' Poyo ' croissait régulièrement au cours de la vie végétative, et ceci, plus par le nombre des racines que par un accroissement en longueur de chacune d'entre elles.

On note aussi un fort pourcentage de racines de lon-

gueur moyenne (entre 0 et 60 cm) quel que soit l'âge du bananier.

On rencontre des racines jusqu'à 1,50 m de profondeur, mais la majeure partie d'entre elles se trouve entre 0 et 50 cm et tout particulièrement dans les premiers 20 cm.

ANATOMIE D'UNE RÉGION DIFFÉRENCIÉE

Matériel et méthode.

Nous avons utilisé pour ces observations des racines de bananier ' Poyo ', prélevées aussi bien sur des plantes élevées en serre que sur des sujets croissant en plein champ.

Des coupes transversales et longitudinales ont été effectuées à différents niveaux de différenciation à l'aide d'un microtome à congélation, sur organes frais.

Les coupes étaient ensuite passées dans un bain d'hypochlorite et après lavage à l'eau distillée, colorées au rouge de ruthénium et au bleu de méthylène, respectivement pour les parties cellulosiques et ligneuses.

On distingue en coupe transversale, un cylindre central fibro-vasculaire et une partie corticale ou « cortex ».

Le cylindre central.

Endoderme.

Le cylindre central est limité par une couche de cellules endodermiques dont les parois radiales et internes sont fortement épaissies et lignifiées. Les parois externes restent cellulosiques donnant à la cellule un aspect typique en fer à cheval (photo 4).

Des trous très étroits sont visibles dans ces parois et assurent les échanges. De plus, par place, on observe des cellules endodermiques à parois radiales et internes non épaissies. Dans les zones très différenciées ces cellules ne se retrouvent pas et l'épaississement des parois des cellules de l'endoderme est général (RIOPEL).

Péricycle.

Une seule couche de cellules de dimensions irrégulières et disposées en alternance avec celles de l'endoderme forme le péricycle.

Faisceaux libéro-ligneux.

On observe à la périphérie de la stèle une disposition polyarche et radiale de massifs de phloème et de xylème alternés auxquels s'ajoutent dans la partie centrale d'autres massifs de phloème ainsi que de grands vaisseaux (photo 5).

*Xylème.**Éléments périphériques.*

On distingue un protoxylème, adjacent au péricycle, et contre ce protoxylème, deux à quatre éléments en général, de métaxylème à développement radial et centripète, de taille moyenne.

Les éléments du protoxylème sont spiralés, parfois réticulés et le métaxylème est composé de vrais vaisseaux réticulés ou scalariformes (RIOPEL).

Éléments centraux.

D'autres éléments du métaxylème sont disposés sans ordre bien net dans la partie centrale de la stèle. Il s'agit en général de vaisseaux de plus grande taille que ceux de la partie périphérique.

On observe enfin, entourant ces éléments périphé-

riques ou centraux du métaxylème, une couche de cellules parenchymateuses.

*Phloème.**Éléments périphériques.*

Les massifs périphériques de phloème alternent avec les massifs de xylème.

On observe contre le péricycle une cellule de proto-phloème entourée généralement de quatre à six cellules de métaphloème.

Éléments centraux.

Des massifs de métaphloème sont disposés dans le centre de la stèle et leurs cellules sont de taille supérieure à celles des massifs périphériques.

Les parois de ces cellules de phloème sont cellulósiques.

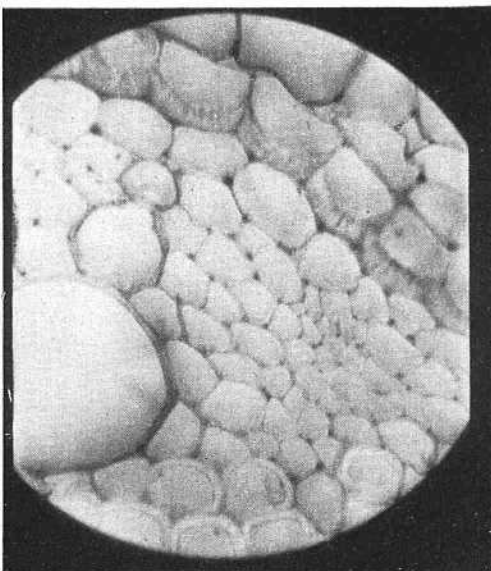
Fibres.

Une grande partie de la stèle est occupée par des massifs de fibres, entourant plus spécialement les éléments centraux du métaxylème et du métaphloème.

Les parois des cellules de ces fibres sont lignifiées mais relativement minces, même dans les parties les plus différenciées de la racine.

Moelle.

On observe au centre de la stèle les cellules de la moelle à parois cellulósiques.

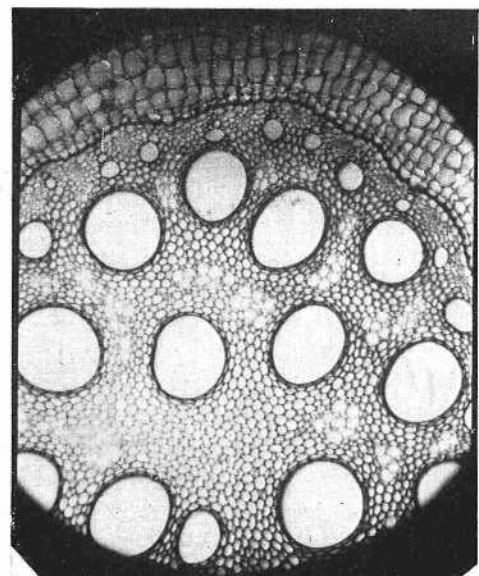


← PHOTO 4.

Coupe transversale de racine principale. Détail du cylindre central.

PHOTO 5. →

Coupe transversale de racine principale. Aspect général du cylindre central.



La partie Corticale (Cortex).*Zone interne.*

On observe, à partir de l'endoderme, plusieurs couches successives de cellules alignées radialement, aux angles arrondis, et présentant de larges espaces intercellulaires. Les cellules de la première couche, au contact de l'endoderme, sont de taille moyenne, les cellules des couches suivantes sont par contre de plus grande taille.

Zone moyenne.

La zone moyenne du cortex est occupée par de grandes lacunes de taille et de nombre variable. Ces lacunes sont limitées par des bandes radiales comprenant un ou deux alignements de cellules parenchymateuses.

Zone externe.

Cette zone est constituée de grandes cellules disposées irrégulièrement et possédant de petits espaces intercellulaires. Elles sont en général de taille légèrement inférieure à celles de la zone interne.

On peut distinguer, tout particulièrement dans les cellules voisines des lacunes, la présence de raphides et de cristaux.

Épiderme.

Les cellules épidermiques ont pratiquement disparu dans les régions bien différenciées de la racine et sont remplacées par une couche de cellules corticales sous-épidermiques à parois légèrement subérifiées (RIOPEL).

On note aussi dans les régions différenciées, des divisions tangentielles localisées à quelques cellules situées légèrement en dessous de la couche sous-épidermique.

ANATOMIE DES RACINES SECONDAIRES ET TERTIAIRES**Racines secondaires « normales ».**

L'anatomie de la racine secondaire normale dans une zone bien différenciée, présente quelques différences par rapport à celle de la racine principale.

On ne retrouve pas en effet, les éléments de métaxylème et de métaphloème centraux, et seuls sont présents les massifs alternés périphériques, mais en nombre inférieur (RIOPEL).

Dans le cortex, la zone moyenne lacuneuse disparaît plus ou moins et la distinction entre zone interne et zone externe est plus difficile à établir.

Racines secondaires « accidentelles ».

La constitution de ce type de racine est identique à celle d'une racine principale de même taille et de diamètre semblable.

Racines tertiaires.

On observe le plus souvent une stèle diarche et non polyarche comme pour la racine principale (RIOPEL).

BLESSURES ET NÉCROSES

WARDLAW (1930) a étudié le premier sur racine de 'Gros Michel', l'action de *Fusarium oxysporum f. cubense* sur les cellules du cortex et du cylindre central.

Il a observé la formation d'une barrière « cambi-forme » parallèle au front d'attaque du pathogène, caractérisée par des reclonnements des cellules du cortex.

Il a noté aussi, dans le rhizôme le cloisonnement des cellules parenchymateuses entourant les vaisseaux envahis par le champignon.

Mais c'est surtout RIOPEL (1960) qui, toujours sur 'Gros Michel' a étudié systématiquement, les réactions des divers tissus radiculaires aux blessures.

L'étude a été conduite sur des bananiers placés sur

un support de Vermiculite avec arrosage d'une solution nutritive. Voici les principaux résultats de cette étude.

Caractéristiques générales des blessures :

Les réponses aux blessures sont pratiquement semblables dans les tissus différenciés et dans les zones plus jeunes. Les différences observées se rapportant plus à une question de degré qu'à une question de nature.

La réponse à une blessure quelconque est complète en 4 à 6 semaines.

Elle se caractérise le plus souvent par une accumulation de produits de dégradation à la surface de la blessure, dans les espaces intercellulaires et dans les vaisseaux.

On observe une coloration rouge-brun, prenant une grande extension dans le cortex, et moins étendue dans le cylindre central et les vaisseaux.

On note parmi les produits de dégradation des tannins, des phlobophènes, des graisses et de la lignine (JOHANSEN, 1940).

Les cellules non tuées, adjacentes à la blessure, réagissent par production de subérine, limitée en général à 2 ou 4 couches de cellules.

Lorsqu'il y a blessure du cortex, les cellules de la blessure proprement dite meurent, et les cellules voisines augmentent de taille, et forment une lamelle de subérine sur la face interne de leur membrane. D'autres cellules se divisent alors parallèlement à la surface de la blessure.

Plus loin de la blessure, les divisions sont moins fréquentes mais les cellules situées jusqu'à 500 et 1 500 μ de la blessure s'élargissent cependant.

Dans la zone des premiers 70 cm à partir de l'apex lorsqu'il y a blessure profonde, dans la zone corticale il y a modification des cellules de la stèle.

Les parois internes et radiales des cellules de l'endoderme deviennent anormalement épaisses, de même les parois des fibres, et les cellules du péricycle s'agrandissent et entrent en division.

Des blessures directes des vaisseaux induisent la formation de « gommages » dans la zone corticale.

Dans une zone différenciée, la réponse de la stèle à une blessure directe est semblable à celle occasionnée par une blessure profonde du cortex mais reste plus limitée.

On note dans une blessure de la stèle, par exemple par écrasement des vaisseaux et des zones du phloème, un accroissement de la taille des cellules parenchymateuses, et l'apparition de « tyloses » oblitérant la lumière des vaisseaux.

Par écrasement du cortex sans éclatement de la sur-

face, on note une formation particulièrement faible de subérine et des colorations rouge-brun limitées.

Lorsqu'il y a blessure dans la région apicale, si la coupure est effectuée à moins de 1 mm de l'apex, la croissance normale de la racine peut reprendre.

Par contre, pour une coupure intervenant à plus de 1 mm de la coiffe il y a formation de racines secondaires et apparition d'une nécrose sur 3 à 10 mm.

Évolutions des blessures.

RIOPEL distingue deux stades : un stade précoce jusqu'à 72 heures après blessure, et un stade ultérieur et final intervenant de 72 heures à 3 semaines environ.

Au stade précoce, on ne distingue pas, jusqu'à 12 heures, de différence dans l'évolution d'une blessure de la région méristématique de celle d'une région différenciée (coupure de 5 mm de long dégageant la stèle et les vaisseaux).

On note l'apparition de la couleur rouge-brun au bord de la stèle et sous la surface de la zone corticale.

24 heures après, on observe un début de développement de subérine dans quelques cellules. Entre 36 et 48 heures dans une région méristématique, les cellules corticales, des 2 et 3 couches voisines, s'agrandissent. Dans une région plus âgée on note le même phénomène mais avec une plus grande accumulation de tannins.

A 72 heures, cinq à huit couches de cellules sont intéressées par un accroissement de taille, il y a peu de réaction dans les vaisseaux et on observe un début d'élargissement des cellules du péricycle (région méristématique).

Dans une région plus âgée les phénomènes sont sensiblement identiques.

Au stade final (à partir du 7^e jour environ) on observe dans les régions méristématiques des divisions des cellules du cortex.

Dans une zone différenciée, les cellules du parenchyme et des fibres réagissent ainsi que celles du cortex et des tyloses apparaissent dans les vaisseaux.

En trois semaines, la réaction est pratiquement complète et a intéressé les cellules jusqu'à 4 à 5 cm de la blessure, pour les tyloses, jusqu'à 2 à 3 cm pour l'accroissement des cellules, jusqu'à 1 cm au maximum pour l'épaississement des parois endodermiques et des fibres.

La période la plus active se situe entre 72 heures et 3 semaines.

RIOPEL a aussi étudié l'influence de divers facteurs dans l'évolution de ces blessures. Il a pu observer des évolutions faibles aux températures inférieures à 20° C

et supérieure à 29° C ; aucune réponse pour des températures supérieures à 34° C.

L'évolution normale a lieu entre 20 et 29° C.

En accord avec d'autres auteurs, il a observé qu'en atmosphère asphyxiante (faible teneur en O₂) les réponses étaient faibles, de même qu'en atmosphère d'azote.

En présence de CO₂ on observe moins de tyloses et un élargissement plus faible des cellules. Il semble que l'oxygène soit nécessaire à la formation de subérine.

Actions des nématodes.

BLAKE (1961) a étudié l'histologie des lésions de racines dues aux nématodes. L'espèce la plus importante par la gravité et l'étendue des blessures qu'elle occasionne semble être *Radopholus Similis* (COBB, 1893 ; THORNE, 1949).

D'autres espèces parasites, *Meloidogyne Incognita*, *Helicotylenchus Multitinctus*, *Xiphinema* sp. *Trochodo-*

rus sp. sont moins importantes bien que des galles produites par les *Meloidogynae*, surtout localisées dans l'apex, occasionnent des dégâts notables, par arrêt de la croissance de la racine principale et formation de racines secondaires au niveau des galles. On note aussi la formation de tannins et la lignification des cellules du cortex.

Sur jeunes racines, la piqure épidermique du *Radopholus* provoque des lésions lenticellaires et sur les racines plus âgées des lésions rouge-brun, avec craquelures de l'épiderme. Sous la piqure, on observe une zone nécrotique avec de nombreux œufs.

Les nématodes adultes se trouvent surtout localisés dans le front avancé de la nécrose. On observe aussi à ce niveau des cellules plus allongées, des divisions cellulaires tangentielles anormales et des ruptures de tissus et de cloisons.

Ces lésions s'étendent dans le cortex en fines galeries.

La stèle n'est pas envahie, l'endoderme faisant office de barrière.

TRAVAUX ANTÉRIEURS SUR LA MYCOFLORE DES RACINES DE BANANIER

Il importe de remarquer tout d'abord que la majeure partie des études entreprises durant ces dernières décades sur la mycoflore des sols de bananeraies et des racines de bananier (rhizosphère proche, rhizoplan ou nécroses) ont été essentiellement dominées par le problème de la Maladie de Panama, due à *Fusarium oxysporum* SCHLECHT f. *cubense* (E. F. Sm) SNYD. et HANS. et de ce fait ont porté presque exclusivement sur la variété 'Gros Michel' (variété très répandue en Amérique Centrale et particulièrement sensible à ce pathogène).

En ce qui concerne les champignons de ces **sols tropicaux à vocation bananière**, une étude de W. M. FARROW (1954) entreprise à Costa-Rica et à Panama, a permis d'isoler environ 135 espèces de champignons représentant 73 genres.

Ces espèces se répartissent ainsi :

Myxomycètes . . .	3 espèces
Phycomycètes . .	12 espèces
Ascomycètes . . .	20 espèces
Fungi Imperfecti	100 espèces

Parmi ces espèces, les plus fréquemment rencontrées sont, dans un ordre de fréquence décroissante, les suivantes :

Penicillium sp.
Aspergillus sp.
Trichoderma sp.
Fusarium sp.

Signalons toujours sur **sol tropical**, en **terrain vierge**, une étude de R. D. GOOS (1960) effectuée aussi à Costa-Rica et à Panama, mais dont les résultats sont plus limités, une dizaine d'espèces seulement ayant été isolées.

En ce qui concerne la mycoflore de la *rhizosphère et du rhizoplan*, trois travaux effectués en 1959, 1960 et 1962 par R. D. GOOS, nous apportent quelques précisions. Ces observations se rapportent à des sols d'Amérique centrale (Costa-Rica, Honduras) plantés de bananiers 'Gros Michel'.

L'auteur a pu isoler dans la *rhizosphère*, une première fois 27 espèces, une deuxième fois 29 espèces, comportant un fort pourcentage de *Penicillium* sp., d'*Asper-*

gillus sp. et de *Fusarium* sp. Dans la troisième étude, une cinquantaine d'espèces ont été isolées de la rhizosphère et du rhizoplan et parmi lesquelles les espèces Fusariennes sont souvent présentes.

Une étude, effectuée dans des conditions identiques, sur le rhizoplan, a permis d'observer 23 espèces parmi lesquelles les fréquences d'isolement des *Penicillium* sp., *Aspergillus* sp. et *Fusarium* sp. sont identiques.

Enfin en travaillant sur racines macérées R. D. GOOS (1959) toujours sur bananier Gros Michel et en Amérique centrale a isolé 17 espèces parmi lesquelles les *Fusarium* sp. sont nettement plus fréquents que les *Penicillium* sp. et les *Aspergillus* sp.

Dans un autre travail (1962, même auteur) on peut noter que la majorité des espèces ont été isolées dans les premiers quarante centimètres et que l'importance de la mycoflore ne semble pas varier sensiblement avec l'âge de la racine.

HARPER (1950) et ROMBOUTS (1953) ont étudié d'une manière très précise les micro-organismes de la rhizosphère du bananier 'Gros Michel', mais ces études, bien qu'apportant quelques données quantitatives nouvelles, sont surtout orientées sur l'étude des bactéries et des actinomycètes.

D'autres auteurs, WARDLAW (1935 et 1961), ROGER (1953), STOVER et WAITE (1954), RISBETH (1955), NEWCOMBE (1958-1960), STOVER (1959-1962), WAITE (1962) se sont plus particulièrement attachés à étudier les relations entre les différents champignons parasites ou saprophytes et le système racinaire du bananier.

Une revue systématique de ces principaux champignons, nous permettra d'évoquer ces divers travaux.

FUSARIUM SP.

Mycoflore fusarienne des sols tropicaux.

Ce sont très certainement les différentes espèces de *Fusarium*, avec en particulier *Fusarium oxysporum* var. *cubense*, qui tiennent la place la plus importante parmi les différents organismes de la mycoflore des racines.

Les études les plus intéressantes et les plus complètes concernant la répartition de ces espèces dans les sols tropicaux (bien que limitées toutefois aux régions de l'Amérique centrale et du nord du continent sud-américain) sont dues à O. A. REINKING (1933-1934), qui s'est particulièrement attaché, après les avoir isolées, à classer ces différentes espèces en deux grandes catégories : d'une part les « fusarium du sol » (soil fungi) habitants permanents du sol, et d'autre part les fusarium « envahisseurs du sol » (soil invaders), habitants

occasionnels, favorisés par la présence d'une plante hôte (par exemple le bananier).

Cette distinction fondée sur la classification des espèces du genre *Fusarium* de H. W. WOLLENWEBER (1931) et H. W. WOLLENWEBER et O. A. REINKING (1935) ne semble pas pouvoir être rigoureusement conservée si l'on utilise la classification plus récente de W. C. SNYDER et H. N. HANSEN (1940).

En effet, REINKING place, par exemple, parmi les « habitants du sol » *Fusarium equiseti* var. *bullatum*, section *Gibbosum* selon la classification de WOLLENWEBER, qui devient d'après celle de SNYDER et HANSEN : *Fusarium roseum* ; et parmi les « envahisseurs du sol » *Fusarium scirpi*, qui pour SNYDER doit être aussi classé comme *Fusarium roseum*.

REINKING a pu estimer dans ces études, à partir d'isollements effectués dans les premiers centimètres du sol, le nombre et la répartition des *Fusarium* du sol les plus courants ; il a pu mettre en évidence certaines corrélations entre la densité des populations de ce genre et la texture et le pH du sol, et observer diverses variations en fonction des conditions météorologiques.

En profondeur d'autres notations ont été effectuées.

Les espèces les plus fréquemment rencontrées sont par ordre décroissant (en adoptant la classification de SNYDER et HANSEN) :

Fusarium solani, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium* sp., *Fusarium roseum*, *Fusarium moniliiforme*.

La méthode des dilutions de sol (soil dilution plate) utilisée pour l'isolement et la numération de ces espèces donne respectivement comme chiffre moyen de la population de chaque espèce par gr. de sol :

<i>Fusarium solani</i>	5.100
<i>Fusarium oxysporum</i>	590
<i>Fusarium</i> sp.	240
<i>Fusarium roseum</i>	150
<i>Fusarium moniliiforme</i>	100

Les sols de types dits « légers » semblent plus favorables au développement de ces populations que les sols « lourds ». Si d'autre part un pH alcalin favorise quelques espèces comme *Fusarium solani* et *Fusarium roseum*, par contre un pH acide permet une plus grande prolifération des espèces *oxysporum* et *moniliiforme*.

La plupart des espèces peuvent être facilement isolées, dans la majorité des sols, entre 3 et 60 cm, avec pourtant une prolifération plus importante dans les 20 premiers centimètres. Cependant *Fusarium solani*, bien qu'aussi très abondant à ces profondeurs, peut être isolé au-delà de 60 cm en quantités encore notables.

Dans un de ses travaux « Taxonomie et habitats des

espèces fusariennes des régions tropicales et tempérées », W. L. GORDON (1960) remarque que les espèces les plus répandues se classent ainsi (ordre décroissant) :

Fusarium solani, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium roseum*, *Fusarium moniliforme*.

W. M. FARROW (1954) observe aussi dans la région de Panama sur des sols à vocation bananière, une fréquence de *Fusarium solani*, lors des isolements, nettement plus importante que celle de *Fusarium moniliforme* ou même de divers autres *Fusarium*.

De même, R. D. GOOS (1960) toujours sur des sols vierges à vocation bananière de l'Amérique centrale, isole presque uniquement *Fusarium solani*.

Mycoflore fusarienne des sols de bananeraies.

R. H. STOVER et B. H. WAITE (1954) ont procédé à des isolements d'espèces fusariennes à partir d'échantillons de terre de la rhizosphère éloignée, dans des plantations de bananiers. Ils ont pu observer que *Fusarium solani* se présentait extrêmement couramment, et que les espèces *Fusarium moniliforme*, *Fusarium roseum* et *Fusarium episphaeria* étaient souvent présentes.

Dans une étude similaire R. D. GOOS (1960) isole, à partir de la rhizosphère de bananiers, par ordre d'importance : *Fusarium solani*, *Fusarium roseum* et *Fusarium moniliforme*.

Dans une autre étude, ce même auteur (1962) isole *Fusarium roseum*, dans les cinq premiers centimètres ainsi que *Fusarium episphaeria* et *Fusarium solani* entre 0 et 20 cm de profondeur.

A. E. TRUJILLO (1962), sur 50 échantillons de terre analysés, pris au hasard dans un terrain infesté de *Fusarium oxysporum* f. *cubense*, observe que *Fusarium solani* prédomine nettement sur les autres espèces avec 10 à 20 millions de colonies par gr. de sol, *Fusarium roseum* et *Fusarium moniliforme* se trouvent en grand nombre.

Enfin, *Fusarium oxysporum* (non pathogène) est représentée par moins de 200 colonies par gr. de sol.

Il classe ces espèces fusariennes parmi les « habitants du sol » (soil inhabiting fungi). Par contre, à partir de particules d'humus, recueillies autour des racines de bananiers morts de la maladie de Panama, Trujillo, recueille 50 p. cent de *Fusarium oxysporum* (dont les 3/5 sont *Fusarium oxysporum* f. *cubense*), 30 p. cent de *Fusarium solani* et 20 p. cent de *Fusarium roseum*.

Mycoflore fusarienne des racines de bananier.

Il nous faut distinguer tout d'abord les espèces fusariennes qui ont pu être isolées sur les racines (rhizoplan)

de celles trouvées dans les parties corticales ou centrales de la racine.

En étudiant la mycoflore du rhizoplan R. D. GOOS (1959 et 1962) a isolé tout particulièrement les espèces *Fusarium solani* et *Fusarium episphaeria*.

F. BUGNICOURT (1939) signale avoir trouvé sur *Musa sapientum* (en Indochine) surtout *Fusarium oxysporum*.

Enfin, W. L. GORDON (1960) a noté sur *Musa* sp. *Fusarium oxysporum* et en particulier *Fusarium oxysporum* f. *cubense*, *Fusarium solani* et *Fusarium roseum*.

Dans la racine proprement dite, en particulier dans la région corticale, divers auteurs ont pu isoler de nombreux *Fusarium*.

Au Queensland, sur des racines de bananier 'plantain', ANON (1925) attribue à divers *Fusarium* les nécroses importantes qu'il y observe.

C. W. WARDLAW (1934 et 1961) note que plusieurs espèces de *Fusarium* sont associées parfois à la maladie dite « Colorado disease », débutant souvent par une attaque des racines et du rhizome.

L. ROGER (1953) indique comme parasite ou saprophyte de la région corticale des racines plusieurs espèces comme *Fusarium solani*, *Fusarium oxysporum* f. *cubense* et *Fusarium roseum*.

Il a pu observer d'autre part *Nectria Musa* (forme parfaite) vivant en saprophyte sur des racines de bananier.

R. D. GOOS isole (1959 et 1962) à partir de morceaux de racines macérées, les espèces *Fusarium solani* et *Fusarium episphaeria*.

R. H. STOVER et B. H. WAITE (1954) utilisent des racines détachées et introduites dans le sol, pour étudier la colonisation des régions corticales par les espèces fusariennes.

Ils isolent, outre *Fusarium oxysporum* f. *cubense*, un grand nombre de colonies de *Fusarium solani*, ce qui permet d'estimer la population de cette espèce à plus de 30 millions par gramme de racine.

Sur des morceaux de racine noirâtres plus ou moins nécrosés et non fonctionnels, *Fusarium solani* peut être dénombré à plus de un million, alors qu'à partir de morceaux encore sains et fonctionnels, les colonies de cette espèce n'atteignent pas ce chiffre.

A. E. E. TRUJILLO (1962) a observé particulièrement des racines sénescents de bananiers tués par *Fusarium oxysporum* f. *cubense*.

Dans le cortex de celles-ci il a pu dénombrer plus de 125 000 colonies de *Fusarium* sp. par gramme de tissu.

J. RISHBETH (1955) note qu'à tous les stades des nécroses du cortex des racines principales on peut isoler *Fusarium oxysporum*.

La mise en évidence d'espèces fusariennes autres que *Fusarium oxysporum* f. cubense, ou même de *Fusarium oxysporum* non pathogène, dans les vaisseaux des racines de bananier est assez délicate.

Néanmoins O. A. REINKING (1934) isole *Fusarium moniliforme* de vaisseaux de plantes atteintes de la Maladie de Panama. Il isole aussi *Fusarium oxysporum* non pathogène.

B. H. WAITE (1961) se référant à des travaux de BUXTON travaillant sur le pois, pense que *Fusarium oxysporum* non pathogène entre dans le cortex des racines et envahit ensuite le système vasculaire, en accompagnant la forme *Fusarium oxysporum* f. cubense pathogène.

A. E. E. TRUJILLO (1962) a pu réisoler *Fusarium moniliforme* de vaisseaux de racines de bananier, au cours d'essais d'inoculations avec la forme *Fusarium oxysporum* f. cubense pathogène.

Antérieurement d'ailleurs SEQUEIRA et STOVER (1956-1958) avaient observé que certaines souches non pathogènes de *Fusarium oxysporum* envahissaient les vaisseaux des racines, y provoquaient des décolorations, mais ne pouvaient progresser jusqu'au rhizome.

De même RISHBETH (1955) a noté la présence de formes saprophytiques de *Fusarium oxysporum* dans les racines secondaires et le système vasculaire des racines principales du bananier.

Fusarium oxysporum f. cubense.

Il importe de traiter dans un paragraphe séparé cette forme de l'espèce *oxysporum* à cause de son importance dans les relations entre la mycoflore fusarienne et le bananier.

C'est en 1910 que E. F. SMITH isole pour la première fois ce *Fusarium* pathogène du bananier et il le nomme *Fusarium cubense*.

ASBY en présente une bonne description en 1913 et BRANDES (1919) le reconnaît comme agent causal du « Wilt » du bananier.

Dans les études de WOLLENWEBER et REINKING de 1927 à 1931 il apparaît tour à tour sous le nom de *Fusarium cubense*, ou de *Fusarium oxysporum* (f. 1 ou f. 3).

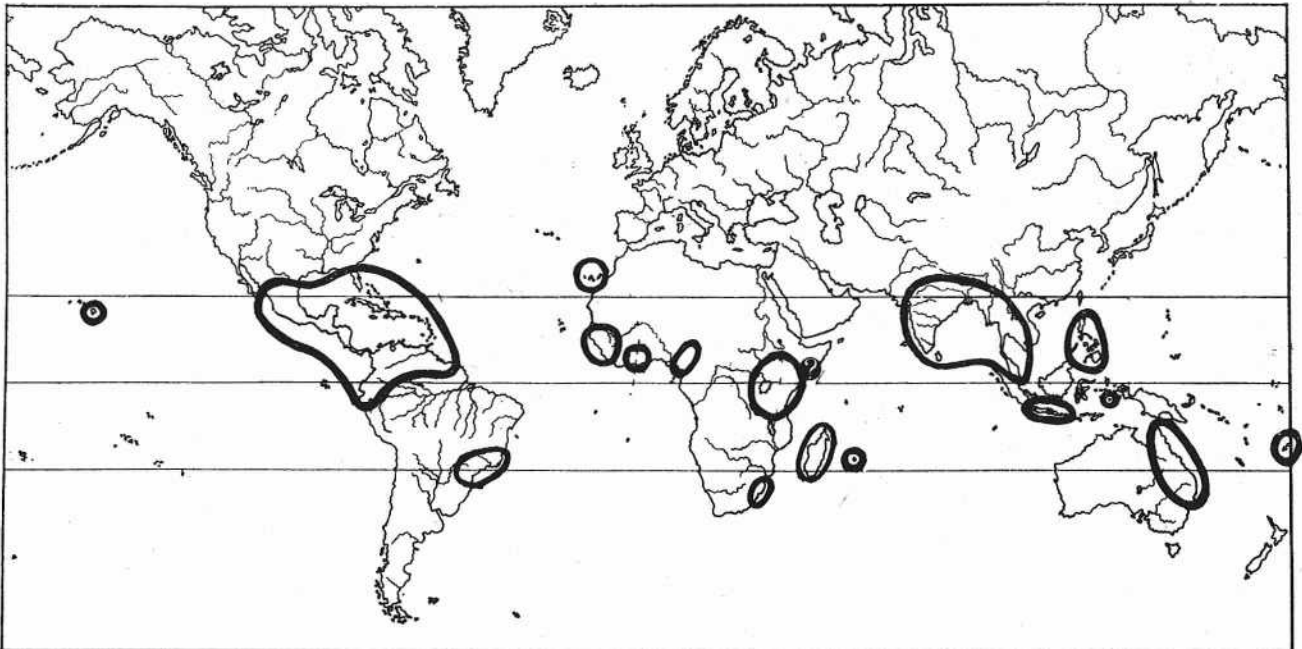
C'est en 1935 que ces mêmes auteurs adoptent la dénomination *Fusarium*

oxysporum var. *cubense* Schl. (E. F. S.) pour désigner ce pathogène.

Dans leur révision de la classification des *Fusarium* établie par WOLLENWEBER, SNYDER et HANSEN en 1940, ce parasite conserve sa dénomination complète : *Fusarium oxysporum* f. *cubense*.

En 1959, STOVER propose une subdivision en deux « races » distinguées selon l'odeur des composés volatils pro-

Répartition dans le monde du *Fusarium oxysporum* var. *Cubense* du bananier. Carte éditée par Imperial mycological Institute 1954. Modifiée, en ce qui concerne Madagascar, par l'I. F. A. C. 1961.



duits en culture pure), la race « Odoratum » et la race « Inodoratum ».

En 1960 toujours STOVER et WAITE préfèrent fonder la différenciation des deux races sur leur degré de pathogénie vis-à-vis des différents bananiers et distinguent alors la « race 1 » et la « race 2 ».

Cette dernière classification est rapidement modifiée par ses auteurs eux-mêmes, qui subdivisent *Fusarium oxysporum* f. *cubense* en différents « cultivars ».

Actuellement il est courant de distinguer quatre types principaux de « cultivars », différenciés surtout par la morphologie de leur mycelium aérien, la présence ou l'absence de pionnotes, de sporodochies, de sclérotés, la couleur de la colonie et leur plus ou moins grande aptitude à muter.

Ces quatre cultivars sont :

‘ Sporodochial ’ particulièrement riche en sporodochies.

‘ Cottony Alba ’ à mycelium aérien fin et cotonneux.

‘ Ropy ’ à apparence visqueuse.

‘ Slimy Pionnotal ’ avec pionnotes.

WAITE (1961) a pu établir quelques relations entre ces différents cultivars.

Ainsi les trois derniers cultivars ne présentant pas de sporodochies dérivent souvent du premier. ‘ Ropy ’ provient souvent de mutation de la forme ‘ Sporodochial ’, et se transforme souvent lui-même en forme ‘ Slimy pionnotal ’.

Cette dernière forme est assez stable de même que le cultivar ‘ Cottony Alba ’ souvent dérivé de la forme ‘ Sporodochial ’.

Il n'a pas été possible de rattacher les variations de virulences de ces souches à leurs caractères morphologiques externes.

Fusarium oxysporum f. *cubense* dans les sols tropicaux.

REINKING et MANS (1933) n'avaient pas pu déceler cette espèce dans des sols vierges de toute culture bananière de même que dans des terrains portant des bananiers encore sains.

RISHBETH (1957) estime pour sa part que là où ne pousse aucun bananier ce pathogène n'est absolument pas détectable.

Fusarium oxysporum f. *cubense* dans les sols de bananeraie.

Cette forme pathogène est très répandue dans le monde (voir carte de sa répartition). Cependant il reste très difficile de le mettre en évidence, même dans le sol de bananeraies contaminées.

Par les méthodes actuelles, la population la plus faible qu'il soit possible de détecter est de 2 spores viables par gramme de sol.

La meilleure méthode de détection reste de planter des bananiers sensibles sur la zone à analyser et d'observer leur comportement.

A. E. E. TRUJILLO (1962) a pu dénombrer et estimer la population de *Fusarium oxysporum* f. *cubense*.

Dans des sols où les bananiers sont morts de maladie on peut estimer la population de ce pathogène à environ 750 unités par gramme de sol.

Quoi qu'il en soit, la répartition de ce pathogène est très inégale même dans des sols infestés.

Fusarium oxysporum f. *cubense* dans les racines de bananier.

Fusarium oxysporum f. *cubense*

peut être isolé à partir de la zone corticale de racines mais surtout à partir du cylindre central et du système vasculaire qu'il envahit. STOVER et WAITE ont pu isoler de tissus sénescents de racines le *Fusarium oxysporum* f. *cubense* et TRUJILLO (1962) a retrouvé ce pathogène dans des racines de bananier tués par la maladie. Il isole du cortex en particulier jusqu'à 80 à 90 000 colonies de ce parasite par gramme de racine.

L'infestation se réalise uniquement par le système racinaire. La pénétration initiale dans le système vasculaire des racines s'effectue la plupart du temps par les racines secondaires latérales et de là gagne les vaisseaux de la racine principale. Celle-ci peut aussi, après une blessure profonde, être envahie directement par le pathogène mais une racine saine ne peut être infestée.

Le champignon est en général cantonné dans le xylème, mais peut envahir par la suite les parenchymes adjacents.

STOVER et WAITE (1954) et RISHBETH (1955) ont montré que *Fusarium oxysporum* f. *cubense* ne rentre pas en compétition avec la flore racinaire dans la colonisation de racines de bananier mortes ou détachées.

NEWCOMBE (1962) observe que *Fusarium oxysporum* f. *cubense* ne peut envahir des tissus déjà colonisés par d'autres organismes.

Par contre ce même auteur montre que *Fusarium solani* et *Fusarium roseum* entrent en compétition avec *Fusarium oxysporum* *cubense* dans les phénomènes de parasitismes des racines.

CORTICIUM VAGUM B ET C

Corticium vagum B. et C. (*Rhizoctonia solani* KUHN) (de MEL 1927, GADD et BERTUS 1928).

ASHBY (1925) isole une souche de *Rhizoctonia solani* d'un bananier souffrant de la Maladie de Panama et MATZ (1921) l'observe à Porto Rico.

Une forme voisine *Rhizoctonia bataticola* (TAUB) BUTLER (*Macrophomina phaseoli* (MAUBL.) ASHBY)

BRYCE (1921) est aussi signalée sur racines nécrosées de bananier ‘ plantain ’ à Ceylan.

ROGER (*Corticium solani*, PREL. et DELACR.) BOURD. GALZ. ou *Rhizoctonia solani* (KUHN) ou *Corticium vagum* var. *solani* (BURT) l'identifie et l'observe dans le tissu cortical de racines de bananier.

En Australie le *Corticium solani* est susceptible de causer des pourritures des parties souterraines du bananier. Il tue les petites radicules et provoque l'apparition de lésions irrégulières chancreuses sur les racines principales.

L'infection se caractérise par un flétrissement et un jaunissement des feuilles lorsque la plante va donner un fruit. L'effet général produit sur la plante ressemble à un manque d'eau. Le tronc et le rhizome restent sains mais la plupart des racines sont mortes ou ont leur partie corticale noirâtre par taches plus ou moins étendues. Par beaucoup d'aspects cette affection ressemble à une attaque due à des nématodes. (WARDLAW).

Il se peut que la plante puisse remplacer ses racines aussi rapidement qu'elles sont détruites jusqu'à ce que le fruit se forme. Mais ensuite les nouvelles racines ne sont pas assez longues et ne se forment pas assez rapidement pour lutter de vitesse avec les progrès de la maladie et la plante semble souffrir d'un manque d'eau. Les plantes peuvent être attaquées à tout âge.

Ce cryptogame est partout signalé comme très important par les dégâts qu'il peut occasionner.

CERATOCYSTIS PARADOXA

Ceratocystis paradoxa (MOREAU) DADE, *Thielaviopsis paradoxa* (DE SEYNES) Von HOHN.

Signalé par ASHBY (1913) et reconnu par VENKATARAJO (1925) sur 'plantain' dans la région de Mysore, ce champignon est très largement répandu dans le monde et tout particulièrement dans les zones tropicales et intertropicales.

Il attaque plus fréquemment le rhizome que les racines et ne peut semble-t-il pénétrer directement dans des tissus parfaitement sains. Par contre il profite de blessures superficielles ou légères et de déficiences diverses pour envahir la zone corticale des racines.

Il provoque la coloration jaunâtre des feuilles et la formation de régimes malingres et mal venus.

Il est signalé comme très souvent associé à des *Pythium* sp. et à *Botryodiplodia theobromae* (PAT.) et à des *Glæosporium* sp.

BOTRYODIPLODIA THEOBROMAE PAT.

Observé par KEERVEGANT (1932) en Martinique, ce champignon attaque surtout les organes souterrains du bananier (rhizome et racines). Il pénètre en général le rhizome en premier et gagne les racines par leurs bases.

Sa pénétration dans les racines s'accompagne d'un brunissement des tissus qui semblent gorgés d'eau (aqueux, translucides).

Fréquente dans les sols mal drainés et sur des organes déficients, la maladie reste plus rare dans les sols légers et bien aérés.

Le manque de racines entraîne rapidement la chute de la plante par le vent.

PYTHIUM SP.

Ces espèces sont très souvent observées en association avec *Botryodiplodia theobromae* et provoque dans les racines de bananier des dégâts tout à fait semblables.

ROGER le considère comme un parasite de tissus jeunes et observés sur des « seedlings » d'Abaca (variété de bananier à fibre) il provoque un noircissement des racines.

CLITOCYBE SP.

Observé par RHOADS (1932) sur Cavendish, et en Australie par NOBLE (1935), ces espèces causent souvent une pourriture sèche des racines, particulièrement sur les jeunes plantes. On attribue souvent ces pourritures à une seule espèce : *Clitocybe tabescens*.

La plante à un stade avancé de la maladie est facilement renversée et se casse au niveau du sol.

ROGER le signale, présentant d'abondants rhizomorphes sur les gaines du pseudo-tronc envahissant ensuite le rhizome et provoquant une décomposition des racines.

MARASMIUS SEMIUSTUS BERT ET CUST.

MARASMIUS STENOPHYLLA MONT.

Ce cryptogame a été signalé en Jamaïque (ASHBY 1913, COUSINS 1912) à Trinidad et aux Antilles (NOWELL 1924) sur bananier plantain ou sur Abaca.

On peut considérer qu'il est présent dans pratiquement toutes les cultures de MUSA sp. comme saprophyte. Il attaque souvent les plantes débiles dans des terrains mal drainés.

Les racines sont envahies et tuées en présentant un gaufrage et des rides caractéristiques sur une partie de leur longueur. La zone corticale devient molle et brune, et éventuellement le cylindre central noircit et pourrit.

Les plantes qui subissent alors une destruction partielle de leurs racines sont facilement renversées.

ARMILLARIA MELLEA (WAHL.) QUEL.

Ce basidiomycète largement répandu a été signalé comme parasite des racines de bananier en Australie par TRYON (1912) et NOBLE (1934) ainsi qu'au Tanganyika par WALLACE (1932).

Les plantes atteintes par ce parasite cessent de croître et leur feuillage jaunit et présente un aspect malsain.

CALOSTILBE STRIISPORA (ELL. ET EV.)

SEEVER.

CALOSTILBELLA CALOSTILBE VON HOLN.

SHAEROSTILBE MUSARUM (MASON 1928)

La « maladie à Bonnygate » (Wardlaw) due à cet asco-

mycète affecte surtout le rhizome âgé et l'attaque de racines directement est rarement observée. L'infestation de ces dernières se fait surtout par envahissement préalable du rhizome.

La zone corticale des racines atteintes prend une apparence brunâtre aqueuse.

ROGER l'observe sur de vieux rhizomes et note aussi l'envahissement des racines jeunes attenantes.

Cette maladie a été surtout signalé sur la variété 'Gros-Michel' (Ashby 1913 et 1915, et Cousins 1912).

VERTICILLIUM SP.

La pourriture sèche à *Verticillium* sp. n'est connue jusqu'à maintenant qu'en Jamaïque où elle est signalée par ASHBY (1913).

Ces espèces attaquent le rhizome et les racines d'ancrage du bananier. Les symptômes externes sont peu nombreux et peu marqués. La plante pousse mal et a tendance à chuter alors que le régime est encore immature.

CEPHALOSPORIUM SP. ET ASPERGILLUS SP.

Ces espèces sont signalées en particulier par STOVER et WAITE (1954) en association avec les *Fusarium* sp.

En conclusion, peuvent être considérés comme particulièrement importants, tout d'abord les *Fusarium* sp., dont les espèces sont aptes à parasiter aussi bien le système vasculaire (*Fusarium oxysporum* var. *cubense*) que la zone corticale de la racine (*Fusarium solani*, *Fusarium oxysporum*; *Fusarium roseum*, etc...).

Ensuite *Corticium vagum* (*Rhizoctonia solani*) dont les divers auteurs l'ayant étudié, s'accordent à reconnaître la très grande distribution et la forte action pathogène sur les tissus corticaux de nombreuses plantes et particulièrement du bananier. Il faut aussi retenir l'action de *Ceratocystis paradoxa* (*Thielaviopsis paradoxa*) et de *Botryodiplodia theobromae*, sur des racines blessées, ou physiologiquement déficientes. Enfin il ne faut pas négliger les influences diverses que les *Penicillium* sp. les *Aspergillus* sp., *Cephalosporium* sp. et *Trichoderma* sp., toujours isolées en très grand nombre peuvent faire peser sur l'évolution des nécroses et des blessures de la zone corticale des racines du bananier 'Poyo'.

Cephalosporium Sp. et *Aspergillus* Sp. sur des fragments enterrés de racines de bananier 'Gros-Michel'. ROGER note aussi la présence d'*Aspergillus* sp. surtout sur des racines de bananier.

Ces saprophytes interviendraient notablement dans l'évolution des nécroses des tissus corticaux.

PORIA SP.

Il s'agit d'une pourriture sèche causée par ce basidiomycète. Elle est décrite par J. H. SIMMONDS en 1928 au Queensland.

La plante se trouve dépourvue de racines saines et est facilement renversée

LACCOCEPHALUM BASILAPILOIDES

Indiquons enfin quelques autres parasites peu importants, ou peu répandus, comme *Laccocephalum Basilapiloïdes* Mc A. et TIPP. (*Poplyporus sapurema*) signalé au Queensland par TRYON (1912) sur bananier, et appelée aussi « stone fungus », et susceptible de détruire les racines.

Ou comme *Rossellina bunodes*, reconnu par SMITH (1929) sur bananier, et auquel on attribue au Brésil (GONÇALVES, 1937) une pourriture de racines, souvent en association avec des *Fusarium*.

ASSOCIATIONS NÉMATODES-CHAMPIGNONS

Ces dernières années, les études sur les associations nématodes-champignons, complexes parasitaires responsables de dégâts importants sur le système radiculaire de nombreuses plantes, se sont multipliées.

Dans ces études, les espèces fongiques les plus souvent rencontrées, associées d'ailleurs à divers nématodes, sont en particulier : *Fusarium* sp. *Rhizoctonia*

solani, *Pythium debaryanum*, *Verticillium albo-atrum*, *Thielaviopsis basicola*, ainsi que *Phytophthora parasitica*, *Cylindrocarpon radicum*, *Ceratostomella* sp. *Colletotrichum* sp. *Macrophomina phaseoli*, *Sclerotium rolfsii*, etc.

Nous avons pu ainsi noter que *Radopholus similis*, nématode parasite courant du bananier, était, sur

d'autres plantes, fréquemment associé à des *Fusarium* sp. et particulièrement à *Fusarium oxysporum* et *Fusarium solani*, et que *Meloidogyne incognita acrita*, autre nématode parasite du bananier, se retrouvait aussi associé d'une part à des *Fusarium* sp. mais aussi à *Pythium*, *Rhizoctonia solani* et à *Phytophthora parasitica*.

D'autre part, plusieurs auteurs travaillant uniquement sur le Bananier, NEWHALL (1958) STOVER et FIELDING (1958), LOOS (1959) et plus récemment BLAKE (1961) se sont efforcés de mettre en évidence les relations entre ces deux espèces de nématodes parasites des racines de cette plante et les pourritures fongiques de celles-ci.

Leurs travaux avaient surtout pour but de déceler l'influence des nématodes sur l'apparition et le développement de la Maladie de Panama, et se limitaient donc à l'étude de *Fusarium oxysporum* f. cubense. Les conclusions de ces travaux ne mettent d'ailleurs pas en évidence d'une manière certaine l'action de *Radopholus similis* sur les infections vasculaires dues à ce

Fusarium mais indiquent une action possible de *Meloidogyne incognita acrita*.

Par contre BLAKE, dans son étude, note un pourcentage plus important de nécroses du cortex, causées par *Fusarium* sp. et par *Rhizoctonia solani*, en présence de *Radopholus similis* et de *Meloidogyne incognita acrita* qu'en l'absence de ces deux parasites.

Il est raisonnable de penser que les nématodes jouent un rôle certain dans les pourritures fongiques de la zone corticale des racines de Bananier, mais que par contre leur action ne soit qu'extrêmement faible dans les infections vasculaires.

Il reste à élucider dans ce complexe nématodes-champignons, la part prise par chacun des composants de cette association, car s'il a été souvent prouvé que les nématodes favorisaient la pénétration de divers parasites fongiques, il existe des cas où la présence de divers champignons augmente la pullulation d'espèces de nématodes.

(A suivre).

BIBLIOGRAPHIE

- ACQUARONE (P.) 1930. — The roots of *Musa sapientum* L. United Fruit Co. Research Bulletin n° 26.
- BACH (D.). — 1942. Cours de Botanique générale. Jouve et Cie. Paris.
- BECKMAN (C. H.), MACE (M. E.), HALMOS (S.), GAHAN (M. W.). — 1960. Physical barriers associated with resistance in Fusarium Wilt of Bananas. *Phytopathology* 51, 507-15.
- BLAIR (I. D.). — 1943. Behaviour of the fungus *Rhizoctonia solani* Kuhn in the soil. *Ann. Appl. Biol.* 30 118-27.
- BLAKE (C. D.). — 1961. Root rots of Bananas caused by *Radopholus similis* (Cobb) and its control in New South Wales. *Nematologica* vol. 6 n° 4, 261-337.
- BLOCH (R.). — 1941. Wound healing in higher plants. I *Bot. Rev.* 7, 110-141.
- BLOCH (R.). — 1952. Wound healing in higher plants. II *Bot. Rev.* 18, 655-79.
- BOUREAU (E.). — 1954. Anatomie végétale Tomes I, II, III. Presses Univ. de France, Paris.
- BUXTON (E. W.). — 1959. Mechanisms of variation in *Fusarium oxysporum* in relation to host-parasite interactions. Plant Pathology-Problems and Progress 1908-58 Univ. Wisconsin Press.
- CHAUVEAUD (G.). — 1896. Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des monocotylédones. *Ann. des Scie. Nat. Bot.* série 8 : 4, 307-38.
- CHEADLE (V. I.), WHITFORD (N. B.). — 1941. Observations on the phloem in the monocotyledons. I) The occurrence and phylogenetic specialization in structure of sieve tubes in the metaphloem. *Amer. Jour. Bot.* 28, 623-27.
- CHEADLE (V. I.). — 1942. The occurrence and types of vessels in the various organs of the plant in the Monocotyledona. *Amer. Jour. Bot.* 29, 441-450.
- DEESE (D. C.). — 1962. Pectic enzymes and cellulase formation by *Fusarium oxysporum* f. cubense on stem tissues from resistant and susceptible banana plants. *Phytopathology* 52, 3, 247-54.
- FARROW (W. M.). — 1954. Tropical soil fungi. *Mycologia*, vol. 46, 4, 632-46.
- GARRETT (S. D.). — 1965. Biology of root infecting fungi. Cambridge Univ. Press.
- GOOS (R. D.). — 1959. Studies of rhizosphere fungi in long life and short life soils. Central Research Laborat. Norwood Mass U. S. A. An. Re.
- GOOS (R. D.). — 1960. Soil fungi from Costa Rica and Panama. *Mycologia* vol. LII, 6, 877-83.
- GOOS (R. D.), TIMONIN (M. I.). — 1962. Fungi from the rhizosphere of Banana in Honduras. *Canad. Jour. of Botan.* vol. 40, 1371-77, 1962.
- HARTMAN (A. N.), KIEFFER (A. R.), GORMAN (G. F.), HARVEY (F. W.). — 1928. Banana roots studies. *United Fruit Co. Research. Bull.* n° 1.
- ILLINGWORTH (J. F.). — 1920. The root diseases of the banana in North Queensland. *Qd. Agric. J. N. S. XIV*, 297-98.
- INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE FRUITIÈRE OUTRE-MER. — Rapports Annuels 1961-1962. — 1963-1964.
- LOOS (C. A.). — 1959. Symptoms expression of Fusarium wilt disease of the 'Gros Michel' banana in the présence of *Radopholus similis* (Cobb) Thorne and *Meloidogyne incognita acrita*. Proceeding of the Helminthological Soc. Washinton. Vol. 26, n° 2 July, 103-111.
- LUC (M.), VILARDEBO (A.). — Les nématodes associés aux bananiers cultivés dans l'Ouest africain. *Fruits*. vol. 16, n° 5, 1961. Vol. 16, n° 6, 1961.
- MEREDITH (C. H.). — 1941. The growth of *Fusarium oxysporum* cubense in the soil. *Phytopathology* 31, 91-93.
- MEREDITH (C. H.). — 1944. The antagonism of soil organisms to *Fusarium oxysporum* cubense. *Phytopathology* 34, 426-29.
- NEWCOMBE (M.). — 1958. The survival and activity of *Fusarium oxysporum* cubense in soil. M. Sc. Thesis Univ. Manchester.
- NEWHALL (A. G.). — 1958. The incidence of Panama disease of Banana in the presence of the root knot and the burrowing nematodes (*Meloidogyne* and *Radopholus*). *Plant Disease Report.* vol. 42, n° 7, 853-56.
- PARK (D.). — 1959. Some aspects of the biology of *Fusarium oxysporum* SCHL. in soil. *Ann. Bot.* 23, 35-49.

- POWELL (N. T.). — 1963. The role of plant-parasitic nematodes in fungus diseases. *Phytopathology* vol. 53, n° 1, 1963, p. 28-33.
- RAO (A. S.). — 1959. A comparative study of competitive saprophytic ability in twelve root-infecting fungi by agar plate method. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 42, 97-111.
- REINKING (O. A.). — 1933. Parasitic and other Fusaria counted in tropical soils. *Z. Parasitenkunde u. Inf.* 6, 23-75.
- RIEPEL (J. L.). — 1960. Studies on the development and wound responses of roots of *Musa* 'Gros-Michel' in relation to Panama disease. *Thesis Harvard Univ.* Cambridge Mass. U. S. A.
- ROGER (L.). — 1954. *Phytopathologie des pays chauds.* *Le Chevalier*, 3 154 p. Paris.
- SIMMONDS (N. W.). — 1959. *Bananas.* Longmans Edt. London.
- SKUTCH (A. F.). — 1932. Anatomy of the axis of the banana. *Botanical Gazette*, 93, 233-58.
- SNYDER (W. C.), HANSEN (H. N.). — 1940. The species concept in *Fusarium*. *Amer. J. Bot.*, 27, 64-67.
- SOLDERER (H.), MEYER (F. J.). — 1928-1933. *Systematische anatomie der Monokotyledonen.* Berlin Gebrüder Borntraeger.
- STOVER (R. H.). — 1954. Colonization of banana roots by *Fusarium oxysporum* f. *cubense* and other soil fungi. *Phytopathology* 44, 689-93.
- STOVER (R. H.), FIELDING (M. J.). — 1958. Nematodes associated with root injury of *Musa spp.* in Honduran banana soils. *Plant Disca. Report.* vol. 42, n° 8 aug. 1958, 938-40.
- STOVER (R. H.). — 1962. Fusarial wilt (Panama disease) of bananas and other *Musa species.* *The commonwealth Mycolo. Inst. Kew.* Surrey II.
- SUMMERVILLE (W. A. T.). — 1939. Root distribution of banana. *Queensl. Agri. Jou.* 52, 376-92.
- TRUJILLO (A. E. E.). — 1962. Life cycle of *Fusarium Oxysporum* f. *cubense* in relation to Panama disease. *Thesis California Univ.* Berkeley U. S. A.
- TREUB (M.). — 1896. Le méristème primitif de la racine dans les monocotylédones. *W. R. F. Suringar. Musée Bot. de Leide* I 1871.
- WAITE (B. H.). — 1961. Variability and pathogenesis in *Fusarium oxysporum* f. *cubense.* *Ph. D. Thesis Univ.* California Berkeley U. S. A.
- WARDLAW (C. W.). — 1930. The biology of banana wilt. (Panama disease.) I. Root inoculation experiments. *Ann. of Botany*, vol. 44, n° CLXXV, 741-66.
- WARDLAW (C. W.). — 1961. *Banana diseases.* Longmans, Green and Co. London.
- WILLIAMS (B. C.). — 1947. The structure of the meristematic root tip and origin of the primary tissues in the roots of vascular plants. *Amer. Jour. Bot.* 34, 455-62.

PP
PECHINEY
PROGIL
 B. P. 74 LYON-TERREAUX

antiparasitaires
 agricoles

spécialités
 pour la
 santé publique