

ÉTUDES GÉNÉTIQUES SUR DIFFÉRENTES ESPÈCES DU GENRE *FUSARIUM*

par **Étienne LAVILLE**

Service de Phytopathologie. Institut Français de Recherches Fruitières Outre-Mer.

I. INTRODUCTION

Cette étude, en grande partie bibliographique, tente simplement de présenter une mise au point de l'état actuel des recherches effectuées dans le domaine de la génétique sur plusieurs espèces appartenant au genre *Fusarium*.

Ce genre comprend en effet un grand nombre d'espèces parasites redoutables s'attaquant à des plantes très diverses.

De plus l'évolution des études phytopathologiques entraîne actuellement à considérer les études sur le parasite lui-même sous cet angle, dans l'espoir d'élucider les mécanismes de variation et d'adaptation de ces espèces à de nouveaux hôtes.

Rappelons que l'une des classifications (la plus simple) des espèces *Fusarium* (SNYDER et HANSEN) tient compte, entre autres caractères, des aptitudes que possèdent, ou ne possèdent pas, certaines espèces, à différencier des formes parfaites.

On obtient ainsi neuf groupes principaux et les formes parfaites correspondantes à sept d'entre elles :

<i>Fusarium solani</i>	<i>Hypomyces</i>
<i>F. episphaeria</i>	<i>Nectria</i>
<i>F. rigidiuscula</i>	<i>Calonectria</i>
<i>F. nivale</i>	<i>Calonectria</i>
<i>F. roseum</i>	<i>Gibberella</i>

<i>F. lateritium</i>	<i>Gibberella</i>
<i>F. moniliiforme</i>	<i>Gibberella</i>
<i>F. oxysporum</i>	
<i>F. tricinctum</i>	

Ce sont essentiellement pour les études de génétique classique, les espèces de la forme *Hypomyces* qui ont fourni le matériel d'étude.

Parmi ce matériel il faut en fait distinguer deux catégories de souches haploïdes. Les unes sont autofertiles et considérées pour cette raison le plus fréquemment comme homothalliques, elles sont capables par conséquent de produire seules des périthèces parfaitement fertiles.

Les autres sont autostériles, et sont dites hétérothalliques. Elles ne sont interfertiles que dans certains cas précis de comptabilité, et la confrontation de deux d'entre elles conduit à la formation de périthèces hybrides fertiles.

Les travaux les plus nombreux ont été en réalité effectués sur du matériel appartenant à cette deuxième catégorie (*Hypomyces sp.*).

Par ailleurs, ce sont surtout quelques formes imparfaites, *F. oxysporum* notamment, qui ont fait l'objet des études de parasexualité et de recombinaison mitotique, comme nous le verrons plus en détail dans un chapitre consacré à ce problème.

II. FORMATION DES ORGANES SEXUELS CHEZ LES *HYPOMYCES SP.*

Bien que pratiquement, aucune référence précise, concernant les processus exacts de fécondation survenant entre deux souches hétérothalliques d'*Hypomyces* et conduisant à la formation de périthèces hybrides fertiles, ne soit mentionnée, il semble admis, par analogie

avec d'autres espèces, que l'une de ces souches se comporte comme mâle, en fournissant des microconidies, et que l'autre se comporte comme femelle en différenciant des ébauches de périthèces.

L'apport massif de microconidies appartenant à la

souche mâle, sur la souche femelle, ou spermatisation, permet à cette dernière de compléter le cycle de reproduction sexuée en développant des périthèces fertiles réellement hybrides (1).

Les études sur la physiologie de la reproduction sexuelle chez *Hypomyces* se sont en fait limitées aux facteurs favorisant d'une part une production abondante de microconidies, et d'autre part la formation de nombreuses ébauches de périthèces (2).

La formation des microconidies s'effectue en général facilement, cependant lorsqu'on fait varier le rapport C/N du milieu gélosé on peut favoriser plus ou moins cette production (4).

Par contre la production et la maturation des périthèces requièrent des conditions nutritives et d'environnement plus précises.

On a pu montrer en particulier que l'éclairage con-

tinu était plus favorable à la formation des périthèces qu'un éclairage intermittent (2).

De même l'intensité et la qualité de la lumière utilisée interviennent (2).

Enfin on a pu mettre en évidence que l'optimum d'éclairage nécessaire à la formation des ébauches de périthèces coïncidait avec celui qui permettait aussi leur développement complet ultérieur.

D'autre part, conjointement à l'action de l'azote minéral et des acides glutamiques et aspartiques, certains acides aminés, et spécialement la phénylalanine, induisent très nettement la formation d'ébauches (3) (5) (6) (7).

Enfin d'autres études ont mis en évidence les relations existant entre les exigences lumineuses requises par les souches d'*Hypomyces solani*, pour la formation des périthèces, et la présence d'un photorécepteur riboflavine (6).

BIBLIOGRAPHIE

- (1) BAKER (R.). — 1956. Fertilizing ability of males and hermaphrodites in *Hypomyces solani* f. Cucurbitae. *Phytopathology*, 46, 644-649.
- (2) CURTIS (C. R.). — 1964. Physiology of sexual reproduction in *Hypomyces solani* f. Cucurbitae. II) Effects of radiant energy on sexual reproduction. *Phytopathology*, 54, 1141-1145.
- (3) HARMAN (G. E.). — 1967. Physiology of sexual reproduction in *Hypomyces solani* f. Cucurbitae. III) Perithecium formation ommedia containing compounds involved in the shikimic acid pathway. *Phytopathology*, 57, 1138-1139.
- (4) HIX (S. M.) and BAKER (R.). — (1964). Physiology of sexual reproduction in *Hypomyces solani* f. Cucurbitae. I) Influence of carbon and nitrogen. *Phytopathology*, 54, 584-586.
- (5) TOUSSOUN (T. A.). — 1962. Influence of isoleucine isomers on development of the perfect stage of *Fusarium solani* f. Cucurbitae race 2. *Phytopathology*, 52, 1141-1144.
- (6) TSCHABOLD (E.). — 1967. Physiology of sexual reproduction in *Hypomyces solani* f. Cucurbitae. IV) Influence of Flavin inhibitors on perithecium formation. *Phytopathology*, 57, 1140-1141.
- (7) WILSON (D. M.) jr. — 1965. Tyrosinase activity in *Hypomyces solani* f. Cucurbitae correlated with perithecial primordium. *Phytopathology*, 55, 1084 (abstract).

III. LE PHÉNOMÈNE SEXUEL CHEZ LES *HYPOMYCES* SP.

C'est en 1937 que DIMOCK, travaillant sur une souche d'*Hypomyces ipomoycae*, apparaissant comme autofertile, découvre dans la descendance monoasporée d'un périthèce, deux types de cultures.

Les unes, ne donnent, ni d'elles-mêmes, ni après confrontation avec d'autres cultures, de périthèces fertiles.

Les autres ne donnent aussi d'elles-mêmes, aucun périthèce, mais par contre lorsqu'elles sont confrontées avec une autre culture, différencient des périthèces hybrides fertiles (8).

En analysant la descendance de deux souches interfertiles, il met en évidence l'existence de deux types de cultures, aux unes il attribue un facteur de compatibilité « A », aux autres le facteur complémentaire « a ».

A l'issue de ces travaux, DIMOCK conclut que la réaction sexuelle de l'*Hypomyces ipomoycae* est condition-

née par une seule paire de facteurs de compatibilité ségrégeant selon les lois de Mendel.

En 1943, HANSEN et SNYDER, reprenant les travaux de l'un d'eux (HANSEN) et tenant compte des premières observations de DIMOCK, définissent ce qu'ils nomment le « phénomène de dualité » (10).

Ce phénomène observable dans la nature, sur de nombreuses souches de champignons imparfaits, consiste en la présence au sein d'un thalle individuel, de deux types de cultures, les unes (C) de type conidien, les autres (M) de type mycélien, ainsi que de l'apparition spontanée, ultérieurement, de nouvelles cultures (M) au sein de cultures (C).

La descendance du croisement de deux cultures : $AC \times aM$ est constituée de quatre catégories de thalles successivement : AC , AM , aC , aM dans les rapports $1/4$, $1/4$, $1/4$, $1/4$.

Devant ces faibles résultats numériques, l'auteur se garde d'émettre une hypothèse précise et conclut à la nécessité de poursuivre les analyses d'asques.

La même année (1954) une mise au point de SNYDER et HANSEN résume toutes les études antérieurement effectuées dans ce domaine, mais n'apportent pas d'explications complémentaires (voir schéma ci-dessous) (14).

$$\begin{array}{l}
 +\overset{+}{\circ} + \times \overset{+}{\circ} - > \overset{+}{\circ} + \overset{+}{\circ} - \\
 +\overset{+}{\circ} + \times \overset{+}{\circ} - > \overset{+}{\circ} + \overset{+}{\circ} + \overset{+}{\circ} - \\
 +\overset{+}{\circ} + \times \overset{+}{\circ} - > \overset{+}{\circ} - \overset{+}{\circ} + \overset{+}{\circ} + \overset{+}{\circ} - \\
 +\overset{+}{\circ} + \times \overset{+}{\circ} - > \overset{+}{\circ} + \overset{+}{\circ} - \overset{+}{\circ} + \overset{+}{\circ} - \overset{+}{\circ} + \overset{+}{\circ} - \circ + \circ -
 \end{array}$$

Distribution des facteurs de compatibilité et des facteurs mâles et femelles chez *Hypomyces solani* f. Cucurbitae d'après SNYDER et HANSEN 1954 dans différents croisements possibles.

Aucun travail sur ce sujet ne sera entrepris (à notre connaissance) après cette date et jusqu'à maintenant.

On constate donc que l'essentiel des travaux ont été conduits avec des souches de *Hypomyces* sp. hétérothalliques, et que même avec ce matériel tout à fait propice, nos connaissances restent fragmentaires.

Mais les études que nous menons nous-mêmes depuis quelque temps, sur une souche homothallique de *Hypomyces haematococcus*, nous ont apporté d'autres renseignements.

Nous voudrions signaler tout d'abord que le caractère homothallique de cette souche nous a permis, d'une manière simple (par semis mono-ascospores fréquents) de maintenir parfaitement stable le phéno-

type et, nous l'espérons, l'essentiel des aptitudes de cette souche au fil des expériences.

Ensuite, dans nos tentatives pour obtenir, par action d'agents mutagènes divers (NO_2 , nitrosoguanidine, rayonnement U. V.) des souches hétérothalliques à partir de la souche homothallique de départ, nous avons bien obtenu des souches apparemment autostériles. Mais parmi celles-ci certaines n'étaient pas pour autant devenues interfertiles avec d'autres mutants stériles et éventuellement complémentaires.

Par contre, elles se révélaient capables, confrontées à quelques mutants (autostériles ou même encore homothalliques) de différencier des périthèces fertiles, dont l'analyse révélait qu'ils étaient tous de nature uniparentale.

Ces souches étaient donc tout simplement mutées pour un ou plusieurs loci gouvernant la formation et le développement des périthèces, et par simple complémentarité par le milieu, en confrontation avec une autre souche, non mutée, ou mutée pour un autre locus (ou groupe de loci) elles redevenaient aptes à conduire la différenciation de leurs propres périthèces jusqu'au dernier stade.

Pour ce qui concerne cette espèce, il semble que nous soyons en face d'une situation voisine de celle découverte chez *Glomerella* sp. où l'aptitude pour une souche donnée, à développer des périthèces fertiles, est sous la dépendance de plusieurs gènes ; ceux gouvernant le signe et le sexe, et ceux responsables de la formation, puis du développement complet des organes de reproduction. Nous n'avons pas, pour le moment, poussé plus avant nos investigations dans ce domaine.

BIBLIOGRAPHIE

- (8) DIMOCK (A. W.). — 1937. Observations on sexual relations in *Hypomyces ipomoeae*. *Mycologia*, 29, 116-127.
- (9) EL ANI (A. S.). — 1954. The genetics of sex in *Hypomyces solani* f. Cucurbitae. *Amer. J. Bot.*, 41, 110-113.
- (10) HANSEN (H. N.) and SNYDER (W. C.). — 1943. The dual phenomena and sex in *Hypomyces solani* f. Cucurbitae. *Amer. J. Bot.*, 30, 419-422.
- (11) HANSEN (H. N.) and SNYDER (W. C.). — 1946. Inheritance of sex in fungi. *Proceed. Nat. Acad. Sc.*, 32, 272-273.
- (12) HIRSCH (H. E.). — 1947. Cytological phenomenon and sex in *Hypomyces solani* f. Cucurbitae. *Proceed. Nat. Acad. Sc.*, 33, 268-270.
- (13) HIRSCH (H. E.). — 1949. The cytogenetics of sex in *Hypomyces solani* f. Cucurbitae. *Amer. J. Bot.*, 36, 113-121.
- (14) SNYDER (W. C.) and HANSEN (N. H.). — 1954. Species concept, and pathogenicity in *Hypomyces solani*. *Phytopathology*, 44, 338-342.

IV. ÉTUDES GÉNÉTIQUES SUR *HYPOMYCES* SP.

Rares sont les études génétiques proprement dites qui ont utilisé les résultats connus sur les phénomènes de sexualité des *Hypomyces* sp.

On ne retrouve pas, par exemple, de travaux portant

sur les relations possibles entre des mutants nutritionnels déficients, d'une souche parasite, avec le maintien ou la perte de la virulence vis-à-vis de la plante hôte correspondante.

Cependant quelques travaux, menés par GEORGOPOULOS et ses collaborateurs depuis 1962, ont porté sur la détermination et la localisation des loci responsables, chez *Hyphomyces solani* f. Cucurbitae, de la résistance à divers fongicides tels que le diphényl, ou le pentachloronitrobenzène (PCNB) ou le trétrachloronitrobenzène (TCNB) (15) (16) (17) (18).

Ces auteurs ont pu mettre en évidence l'existence de cinq loci, au moins, gouvernant la tolérance de cette

souche vis-à-vis de ces fongicides. Parmi ceux-là, deux seulement semblent plus instables que les autres.

Cependant ces études n'apportent pas toute la précision souhaitable car elles ne font que très rarement appel à l'analyse rigoureuse d'asques, se fondant le plus fréquemment sur l'observation de cultures issues d'ascospores prélevées en vrac dans chaque périthèce hybride.

BIBLIOGRAPHIE

(15) GEORGOPOULOS (S. G.). — 1963 a. Tolerance to chlorinated nitrobenzene in *Hyphomyces solani* f. Cucurbitae and its mode of inheritance. *Phytopathology*, 53, 1086-1093.

(16) GEORGOPOULOS (S. G.). — 1963 b. Genetics markers and linkage relationships in *Hyphomyces solani* f. Cucurbitae. *Can. J. Bot.*, 41, 649-659.

(17) GEORGOPOULOS (S. G.) and VOMVOYANNI (V. E.). — 1965. Differential sensitivity of diphenylsensitive and diphenyl tolerant strains of fungi to chlorinated nitrobenzenes and to some diphenyl derivatives. *Can. J. Bot.*, 43, 765-775.

(18) GEORGOPOULOS (S. G.) and PANOPoulos (N. J.). — 1966. The relative mutability of the c n b loci in *Hyphomyces*. *Can. J. Genet. Cytol.*, 8, 347-349.

V. PHÉNOMÈNES PARASEXUELS

Les phénomènes de parasexualité, ou plus précisément la recombinaison mitotique, survenant au cours de situations hétérocaryotiques, ont été mis en évidence sur divers organismes, et bien étudiés chez certains champignons (20).

Pour certains il s'agissait de forme imparfaites, pour d'autres la forme parfaite était connue, et l'analyse génétique classique menée parallèlement a permis dans ces divers cas d'établir formellement la réalité de ce phénomène (PONTECORVO, 1954) (26) (12).

Pour ce qui concerne plus particulièrement les espèces du genre *Fusarium*, seules les espèces imparfaites ont fait l'objet de telles études. Ainsi c'est entre 1954 et 1956 que E. W. BUXTON et coll. pensent avoir mis en évidence une recombinaison mitotique entre plusieurs souches de *Fusarium oxysporum* (21).

Ces travaux sont poursuivis par ce même auteur en 1959, 1960, 1962, successivement entre des souches de *F. oxysporum* et *F. solani*, et entre *F. oxysporum*, *F. solani* et *Nectria haematococca* (22).

Ces résultats seront cependant contestés par d'autres chercheurs (SNYDER) qui douteront de leur véracité, après examen des conditions expérimentales y ayant présidé.

Parallèlement plusieurs auteurs, TUVESON et GARBER, 1959; GARBER, WITTENBACH et DHILLER,

1961, entreprennent des études similaires sur *F. oxysporum* (28) (23).

Enfin HOFFMANN, 1966, met en évidence la réalité de telles recombinaisons, sur *Fusarium oxysporum* f. Calistephi, en utilisant aussi des mutants caractérisés par une déficience nutritionnelle (24).

Il obtient en particulier deux mutants complémentaires au niveau de leur déficience et recueille sur milieu minimum, des secteurs de croissance normale, émergeant des cultures parentales semées en mélange.

Le prélèvement de conidies uninucléées dans ce secteur, et l'obtention, à partir de celles-ci de colonies à croissance normale sur milieu minimum, apportent la preuve de l'existence de ce phénomène entre souches différentes de *Fusarium*.

La démonstration n'a pas été tentée avec des espèces possédant la forme parfaite, par conséquent la vérification par les voies de génétique classique n'a pu être réalisée avec une espèce *Fusarium*.

La voie parasexuelle apporte une solution, limitée sans doute, mais du moins possible, pour démontrer la participation du noyau aux phénomènes des variations sectorielles ou annulaires, chez des souches homothaliques, qu'il s'avère difficile, et peut être impossible, de rendre hétérothaliques, ou chez des souches d'espèces dépourvues de forme parfaite.

BIBLIOGRAPHIE

- (19) BARRON (G. H.) and MAC NEILL (B. H.). — 1962. A simplified procedure for demonstrating the parasexual cycle in *Aspergillus*. *Can. J. Bot.*, 40, 1321-1327.
- (20) BRADLEY (S. G.). — 1962. Parasexual phenomena in microorganism. *Ann. Rev. Microb.*, 16, 35-52.
- (21) BUXTON (E. W.). — 1954. Heterocaryosis and variability in *Fusarium oxysporum* f. *Gladioli*. *J. gen. Micro.*, 10, 71-84.
- 1956. Heterocaryosis and parasexual recombination in pathogenic strains of *Fusarium oxysporum*. *Jour. Gen. Micro.*, 15, 133-139.
- 1962. Parasexual recombination in the banana wilt *Fusarium*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 45, 274-279.
- (22) BUXTON (E. W.) and WARD (V.). — 1962. Genetic relationships between pathogenic strains of *Fusarium oxysporum*, *F. solani* and an isolate of *Nectria haematococca*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 45, 261-273.
- (23) GARBER (E. D.), WYTTENBACH (E. G.) and DHILLON (T. S.). — 1961. Genetics of phytopathogenic of *F. oxysporum*. *Amer. Jo. Bot.*, 48, 325-329.
- (24) HOFFMANN (G. M.). — 1966. Untersuchungen über die heterokaryose bildung und den parasexalcyclus bei *Fusarium oxysporum*. I) Anastomosenbildung im mycel und kernverhältnisse bei der conidientwicklung. *Arch. Mikrobiol.*, 53, 336-347.
- 1966. II) Gewinnung und identifizierung auxotropher mutanten. *Arch. Mikrobiol.*, 53, 348-357.
- 1967. III) Paarungsversuche mit auxotrophen mutanten von *F. oxysporum* f. *Callistephi*. *Arch. Mikrobiol.*, 46, 40-59.
- (25) PARMENTER (J. R.), SNYDER (W. C.) and REICHEL (R. E.). — 1963. Heterocaryosis and variability in a plant pathogenic fungi. *Ann. Rev. Phytopathology*, 1, 51-76.
- (26) PONTECORVO (G.). — 1953. The genetics of *Aspergillus nidulans*. *Advanc. Genet.*, 5, 141-238.
- (27) ROPER (J. A.). — 1966. Mechanisms in inheritance, the parasexual cycle. In *The Fungi*, vol. II, Acad. Press.
- (28) TUVESON (R. W.) and GARBER (E. D.). — 1959. Genetics of phytopathogenic fungi : II) The parasexualcycle of *Fusarium oxysporum* f. *Pisi*. *Bot. Gaz.*, 121, 74-80.

VI. CONCLUSIONS

Nous sommes amenés à conclure, tout naturellement, sur un constat d'ignorance. Cette ignorance n'est pas totale, mais les données parcellaires que l'on possède ne suffisent peut-être pas pour décider si des études de génétique classiques sont ou non possibles avec certaines espèces du genre *Fusarium*.

Malgré cela, nous restons persuadés que celles-ci doivent être tentées, car comme nous le rappelions dans notre introduction, l'importance de ce groupe, vis-à-vis de nombreuses plantes cultivées, est trop grande pour que l'ignorance persiste encore.

Contre la moisissure
des agrumes

SUPER-PENTABOR N



S. A. BORAX FRANÇAIS

8, rue de Lorraine, SAINT GERMAIN-EN-LAYE (S.-et-O.)

ET DROGUERIES D'AFRIQUE DU NORD