

Les maladies vasculaires de l'aubergine et du melon et techniques de protection envisageables pour rendre durables les résistances variétales

Villeneuve F., Latour F., Théry T.

Ctifl, centre de Lanxade, 28, route des Nébouts, 24130 Prignonrieux, France

Correspondance : villeneuve@ctifl.fr

avec la collaboration de l'ensemble des participants au projet VASCUlég : François Bertrand (Monsanto), Sylvie Bochu (CAgri 82), Mireille Buisson (Gautier semences), David Bouvard (Acpel), Ludovic Bzdrenga (CAgri 85), Sylvia Chaneac (Takii), Dominique Chambeyron (Enza Zaden), Henri Clerc (Invenio), Carole Constant (Sakata), Marie-Christine Daunay (INRA Avignon, GAFL), Véronique Edel-Hermann (INRA Dijon, UMR 1347), Patricia Erard (Ctifl), Bruno Foncelle (Syngenta), Christine Fournier (Ctifl), Claire Goillon (Aprel), Jean-Paul Ginoux (ASL), Laurent Giordano (CAgri 85), Lucille Guigal (Cehm), Jean-Winoc Hennart (Vilmorin), François Henry-Leix (Cefel), Daniel Izard (CAgri 84), Isabelle Justafre (HM Clause) Robert Legnani (Takii), Jean-Michel Lhote (Acpel), Hélène Pallier (Gautier semences), Michel Pitrat INRA Avignon, GAFL), Christian Steinberg (INRA Dijon, UMR 1347), Catherine Taussig (Aprel), Marie Torres (Ctifl), Marc Villevieille (Rijk-Zwaan)

Résumé :

Les maladies vasculaires des cultures légumières restent un problème important des producteurs d'aubergine et de melon. Après quelques années d'utilisation de résistance génétique à *Fusarium oxysporum* f.sp. *melonis* et à *Verticillium*, les producteurs se trouvent de nouveau confrontés aux mêmes problèmes. Le projet VASCUlég a permis d'avoir une idée précise de la situation chez les producteurs. Dans la majorité des cas, outre le champignon responsable de la maladie vasculaire (*F.o. melonis* ou *Verticillium*), d'autres pathogènes sont présents formant un cortège de bioagresseurs et cela dans les différentes zones de production. Diverses techniques alternatives de contrôle ont été expérimentées : plantes de coupures ; biofumigation, stimulateur de défense des plantes et agents biologiques. Aucune ne permet de réguler les pathogènes, par contre nombre d'entre-elles retardent l'apparition des symptômes. La recherche de nouvelles sources de résistance à ces bioagresseurs a été couronnée de succès que ce soit pour *F.o. melonis* ou pour *Verticillium*. Enfin, des pistes intéressantes ont été dégagées grâce aux travaux concernant la recherche de nouveaux porte-greffes dans la famille des Solanaceae, en particulier dans le genre *Solanum* (64 espèces testées pendant le projet). Les résultats de VASCUlég ont confirmé la nécessité de combiner plusieurs techniques de protection, en particulier lors de l'utilisation de résistances génétiques totales ou partielles afin de les rendre plus durables. De même, certaines techniques complémentaires méritent d'être approfondies.

Mots-clés : melon, aubergine, *Fusarium oxysporum* f.sp. *melonis*, *Verticillium dahliae*, résistance génétique, techniques de protection

Abstract: Vascular diseases of eggplant and melon and possible techniques of protection to make sustainable varietal resistance

Vascular wilt of vegetable crops remains a major problem for producers, particularly for eggplant and melon productions. After a few years of using genetic resistance, growers are facing again to the same problems. The Vasculég project made it possible to get a clear picture of the growers' situation. In most cases, in addition to vascular diseases (*F.o. melonis* or *Verticillium*), there is an increasing number of specific bioagressors and this in the different areas of production. Different techniques of control are tested: cover crops, biofumigation, elicitors of plant defense and biological control. None of them

regulates the pathogens; however many of them delay the onset of symptoms. The research for new sources of resistance has been successful for both *F.o. melonis* or *Verticillium*. Finally, works on research of new rootstocks in the *Solanaceae* family, especially in the genus *Solanum* (64 species tested during the project) pointed new possibilities. The results of Vasculég project confirmed the need to combine several techniques of protection, especially when using genetic resistances to make them more sustainable. Similarly, some complementary techniques of control need further development.

Keywords: melon, eggplant, *Fusarium oxysporum* f.sp. *melonis*, *Verticillium dahliae*, genetic resistance, protection technics

Introduction

Les maladies vasculaires causées par des agents pathogènes d'origine tellurique induisent des pertes importantes en cultures de melon et d'aubergine depuis de nombreuses années. Pendant longtemps, la protection chimique a été possible avec un certain succès par l'utilisation de bromure de méthyle même si la recolonisation des sols par les pathogènes est rapide. Mais, depuis son interdiction, aucun moyen chimique ne permet un réel contrôle. Avant même l'arrivée des fumigants, la recherche de solutions s'est focalisée sur la résistance génétique soit directement dans des variétés commerciales, soit dans des porte-greffes. Les bioagresseurs responsables des problèmes en culture sont les formes spéciales de *Fusarium oxysporum* : *melonis* pour le melon, *lycopersici* (tomate), *melongenae* (aubergine mais jamais décrite en France) et *niveum* (courges), ainsi que les *Verticillium*, principalement *V. dahliae* et *V. albo-atrum*. Des gènes de résistances ont été trouvés chez le melon contre la fusariose (Risser et Rode, 1973) et chez la tomate contre *V. dahliae* (Schaible et al., 1951). Parallèlement, les techniques de greffage ont été améliorées en particulier pour l'aubergine (Pochard et al., 1971 ; Beyries, 1974).

Après quelques années d'utilisation du matériel résistant, les producteurs sont confrontés à des problèmes sanitaires rappelant fortement les symptômes des maladies vasculaires à savoir des flétrissements, des jaunissements unilatéraux des feuilles qui, dans les cas les plus graves, aboutissent à la mort des plantes. Cette situation peut résulter soit d'une adaptation du pathogène via l'acquisition d'une capacité à contourner les résistances ou d'une plus grande agressivité, soit de l'apparition d'un cortège de bioagresseurs.

Dans ce contexte, le projet VASCULég¹ financé par le CASDAR et labéllisé par le GIS PIClég, a eu pour ambition de (i) identifier la situation phytosanitaire chez les producteurs et de caractériser les souches de *F. oxysporum* f.sp. *melonis* (*F.o. melonis*) et de *Verticillium*, (ii) rechercher des techniques complémentaires de protection et (iii) mettre en évidence de nouvelles sources de résistances.

Les résultats sont destinés d'une part aux agriculteurs et techniciens de développement, pour qu'ils connaissent la situation sanitaire, et puissent élaborer des recommandations pour augmenter la durabilité de leur système de culture. Ils concernent, d'autre part, les sélectionneurs grâce aux travaux sur les ressources génétiques. Enfin, les résultats s'adressent à la recherche du fait d'une meilleure connaissance des populations de *F.o. melonis* et de *Verticillium* et des facteurs (dé)favorables à la mise en œuvre de techniques agronomiques de protection pouvant accompagner les résistances génétiques.

Ce projet a reposé sur un partenariat entre le Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes (Ctifl), les équipes INRA d'Avignon Génétique et amélioration des fruits et légumes, et de Dijon UMR Agroécologie, pôle Interactions plantes-micro-organismes, les stations régionales concernées par les cultures de melon et aubergine (Acpel, Aprel, Cefel, Cehm et Invenio), les chambres d'agriculture (Tarn

¹ VASCULég : Maîtrise des maladies vasculaires telluriques en cultures maraîchères : comment préserver durablement l'efficacité du greffage et des résistances variétales par l'intégration de techniques complémentaires ?

& Garonne, Vaucluse et Vendée / GDM) et des firmes semencières (ASL, HMClause, Enza Zaden, Gautier semences, Monsanto, Rijk Zwaan, Sakata, Syngenta seeds, Takii et Vilmorin). Le projet s'est articulé autour de quatre axes majeurs :

- (i) faire l'état des lieux de la situation phytosanitaire chez les producteurs et identifier les maladies et ravageurs émergents dans les systèmes de production utilisant des techniques alternatives à la désinfection chimique (en particulier le greffage) ;
- (ii) chercher les meilleures combinaisons de techniques alternatives de protection pour proposer aux producteurs des systèmes de production innovants et durables, garantissant à la fois un niveau de protection élevé, le maintien de la performance technico-économique des exploitations et des pratiques respectueuses de l'environnement ;
- (iii) caractériser les interactions "hôtes – pathogènes", qui aboutissent à l'apparition de nouvelles races et/ou à des agressivités supérieures ;
- (iv) identifier de nouvelles sources de résistance au sein des ressources génétiques aubergine et melon pour proposer du matériel végétal innovant et hautement résistant à utiliser dans les programmes de sélection et évaluer l'affinité en greffage de nouveaux porte greffes avec l'aubergine.

1. Cartographie

Pour connaître la situation sanitaire des cultures vis-à-vis des maladies vasculaires, le choix a été fait de partir d'échantillons provenant de parcelles présentant des symptômes typiques ou non sur lesquels des isollements sont effectués sur un milieu généraliste (PDA + chloramphénicol).

1.1 Situation pour les cultures d'aubergine

La culture d'aubergine se fait sous abris soit en sol avec des problèmes biotiques telluriques importants, soit en hors-sol. Pour répondre aux problèmes rencontrés, les producteurs ont eu recours au greffage. Aujourd'hui, 90% des surfaces en France sont greffées. Les porte-greffes les plus couramment employés en cultures d'aubergine, mais aussi de tomate, sont des hybrides interspécifiques issus de croisements entre différentes accessions de tomate (*Solanum lycopersicum*) et différentes accessions de *Solanum habrochaites* (anciennement *Lycopersicon hirsutum*). Ces hybrides cumulent les gènes de résistance à plusieurs agents pathogènes telluriques provenant de chacun de leurs parents, et ils possèdent notamment le gène *Ve*, apporté par leur parent *S. pimpinellifolium*, qui contrôle la résistance aux souches communes de *Verticillium*. Après quelques années d'utilisation du greffage, les producteurs se trouvent confrontés de nouveau aux mêmes problèmes.

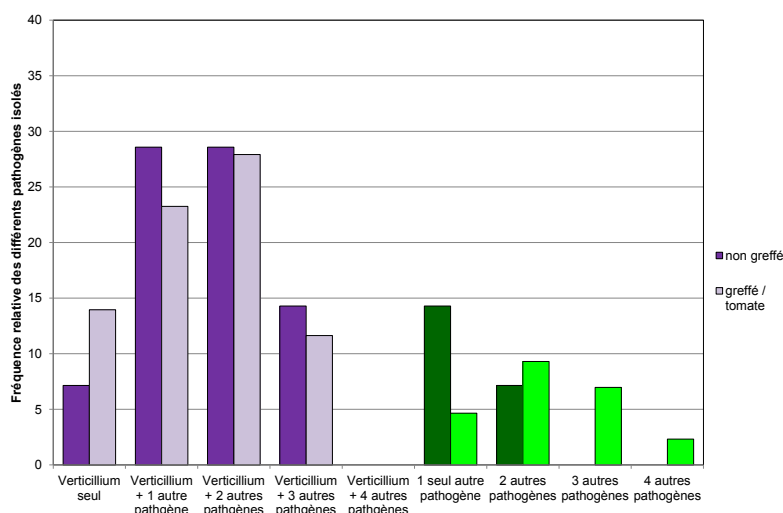


Figure 1 : Fréquence des différentes combinaisons d'agents pathogènes observés dans les échantillons d'aubergine reçus au Ctifl de Lanxade, et issus de plants greffés (couleurs foncées) ou non (couleurs claires). En violet *Verticillium* seul ou associé à d'autres pathogènes; en vert autres pathogènes.

Les échantillons reçus ont permis de faire le recensement des pathogènes observés en situation greffée (49 échantillons provenant majoritairement de porte-greffes tomate, mais aussi quatre échantillons provenant de porte-greffes *Solanum torvum*) et non greffée (15 échantillons). Ce ratio entre

greffé et non greffé est représentatif de la situation française. Le pathogène le plus isolé est *Verticillium* souvent en association avec un, deux ou trois autres pathogènes (Figure 1). Le greffage ne semble pas améliorer la situation puisque l'on a quasiment le même profil pathologique que les aubergines soient greffées ou non.

Si en termes de fréquence, c'est *Verticillium* qui est le plus souvent observé, d'autres pathogènes sont également largement présents comme les *Pythium* sp. ou *Colletotrichum coccodes* et cela dans la situation de greffage ou d'absence de greffage (Figure 2 A et B). De même, dans la quasi-totalité des échantillons, la présence de nématodes du genre *Meloidogyne* a été observée.

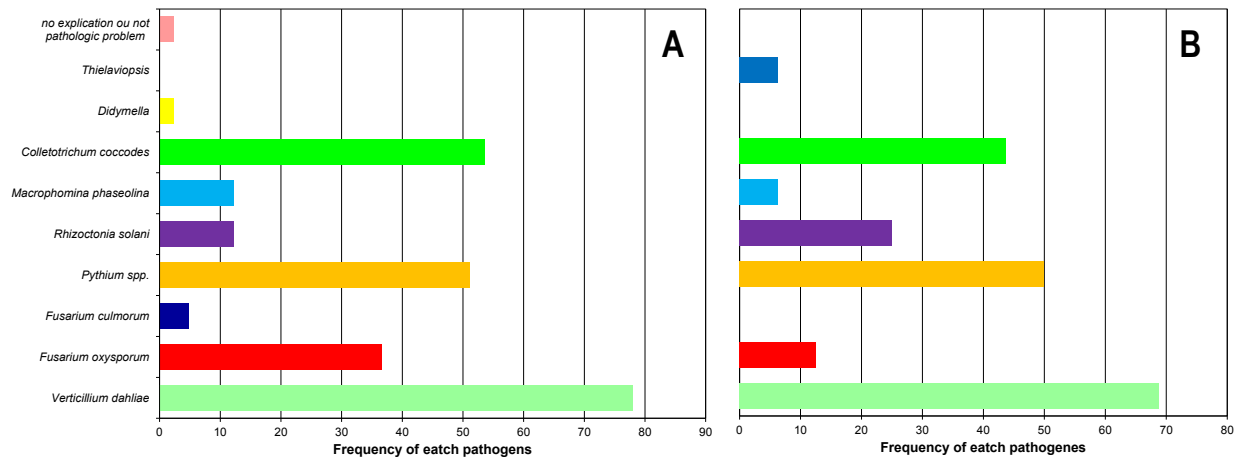


Figure 2 : Fréquence des pathogènes retrouvés sur les échantillons d'aubergines greffées sur porte-greffes tomate (A) et non greffées (B).

À noter la fréquence non négligeable de *F. oxysporum*, dont il conviendra de déterminer ultérieurement la forme spéciale. Dans le cas des porte-greffes de type tomate, la forme spéciale pourrait être *lycopersici* (trois races décrites à ce jour) ou *radicis-lycopersici*. Pour l'aubergine, cela pourrait être une forme spéciale *melongenae*, non décrite en France à ce jour. Enfin, d'autres pathogènes ont été isolés à une moindre fréquence comme *M. phaseolina*, *Rhizoctonia solani*, *F. culmorum* et *Thielaviopsis basicola*.

Concernant la répartition des pathogènes entre les deux principales zones de production d'aubergine, la Provence se caractérise par un nombre plus important de cas où l'on retrouve *V. dahliae* seul (Figure 3) alors que dans le Sud-Ouest, *V. dahliae* est le plus souvent associé à deux ou trois autres pathogènes. De même, des pathogènes autres que *V. dahliae*, sont plus fréquents dans le Sud-Ouest.

1.2 Situation pour les cultures de melon

Afin de permettre un échelonnement de la production, les producteurs ont recours à un ensemble de techniques qui font appel, entre autres, à du matériel végétal avec des caractéristiques distinctes. Pour la production la plus précoce principalement présente en Provence, il est fait recours aux tunnels et serres multi-chapelles, souvent avec greffage sur porte-greffes de type courge (20 échantillons reçus au cours du projet). Ces derniers ont l'avantage d'avoir un optimum thermique plus faible que le melon. Puis viennent les productions sous chenilles et enfin de plein champ. Au regard du statut vis-à-vis de la fusariose, plusieurs types de matériel végétal sont employés : ■ les variétés qui ne présentent pas de résistance déclarée vis-à-vis des souches de *F.o. melonis* races 1.2 (jaunissante ou flétrissante) (80 échantillons) ; ■ les variétés déclarées résistantes à la race 1.2 (20 échantillons) ; ■ les variétés greffées sur porte-greffes de type melon résistants à la race 1.2 (25 échantillons). Nous avons intégré dans l'analyse, les échantillons reçus avant le projet VASCUlé, ce qui a permis d'augmenter les effectifs et ainsi de donner plus de poids aux résultats.

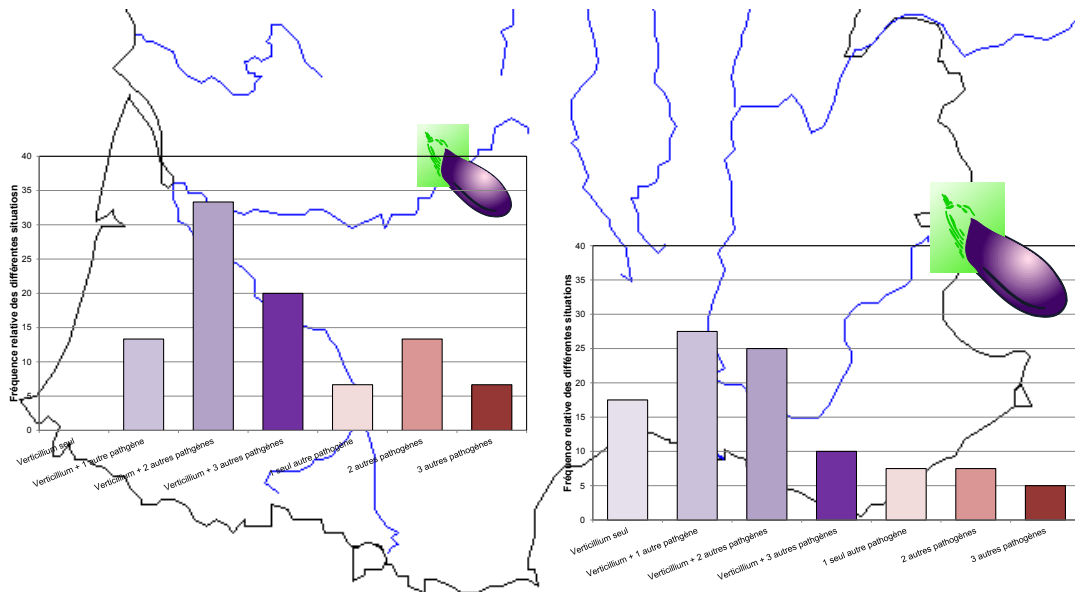


Figure 3 : Fréquence des pathogènes observés dans les principales zones de production d'aubergine de 2010 à 2013. En violet très clair *Verticillium* observé seul, en violet un peu plus foncé *Verticillium* observé en association avec un ou plusieurs autres pathogènes et en variation de marron autres pathogènes que *Verticillium* seuls ou en association.

L'analyse des résultats montre une nette prédominance de *F.o. melonis* dans l'ensemble des zones de production française qu'il soit seul ou en association avec d'autres pathogènes (Figure 4). Dans un certain nombre de cas, en particulier dans le Languedoc-Roussillon et le Centre Ouest, on note la présence concomitante de nématodes. La situation est plus contrastée pour le Sud-Ouest où un nombre important d'isollements montre la présence d'autres pathogènes, principalement *Macrophomina phaseolina*. Ce pathogène est isolé soit seul soit en association avec *F.o. melonis*. La présence de *M. phaseolina* peut s'expliquer par le fait que le tournesol, sensible à ce pathogène, est souvent associé au melon dans les rotations. *M. phaseolina* est observé particulièrement en conditions chaudes et sèches. Dans les conditions plus fraîches, on observe également *V. dahliae*, *Didymella bryoniae*. *Pyrenochaeta terrestris* peut être présent dans un certain nombre de cas.

Lorsque l'on compare les melons ne présentant pas de résistance à la race 1.2 et les melons présentant une résistance partielle à la race 1.2, on observe une fréquence plus élevée de *Macrophomina* et de *Pythium* isolés avec *F. oxysporum* pour les melons présentant une résistance partielle.

Pour les melons greffés, on enregistre également une différence de fréquence des pathogènes isolés en fonction du type de porte-greffes : melon ou courge. Pour les melons greffés sur melon, les pathogènes les plus fréquents sont par ordre décroissant : *F. oxysporum*, *Pythium* spp., *M. phaseolina*, *V. dahliae* et *F. culmorum*. Pour ce dernier pathogène, dont le rôle n'est pas encore clairement établi, des investigations complémentaires sont nécessaires. Pour les melons greffés sur courge, les pathogènes les plus fréquents sont par ordre décroissant : les *Pythium* spp., *F. oxysporum*, *V. dahliae*, *M. phaseolina*, *Rhizoctonia solani* et *F. solani*. Dans ce cas, la gamme de pathogènes isolés est plus diversifiée avec un certain nombre de cas où la cause du dépérissement ne semble pas d'origine pathologique. À noter que les souches de *F. oxysporum* isolés n'appartiennent pas, *a priori*, à la forme spéciale *melonis*, mais soit à la forme *niveum* pour laquelle quatre races ont été décrites, soit à la forme spéciale *cucurbitacearum*. Ce travail d'identification reste à faire.

En termes de répartition entre les différentes zones de production, malgré un nombre d'échantillons variable selon les bassins de production, quelques différences sont observées (Figure 5). Le Languedoc se caractérise par un pourcentage plus important de cas présentant *F. oxysporum* seul.

Dans le Sud-Ouest, on observe un plus grand nombre de cas liés à des pathogènes autres que *F. oxysporum* et *V. dahliae*, comme *M. phaseolina* dont la fréquence élevée est probablement liée à la présence de tournesol (sensible) dans les rotations. La Provence est la région où *V. dahliae* est le plus fréquent. Cette fréquence trouve peut-être une explication dans le fait que la Provence est la zone de plantation la plus précoce avec des températures de sol plus basses plus favorables à *V. dahliae*. Le Centre-Ouest se caractérise, lui, par une part importante de *F. oxysporum* associé à d'autres pathogènes.

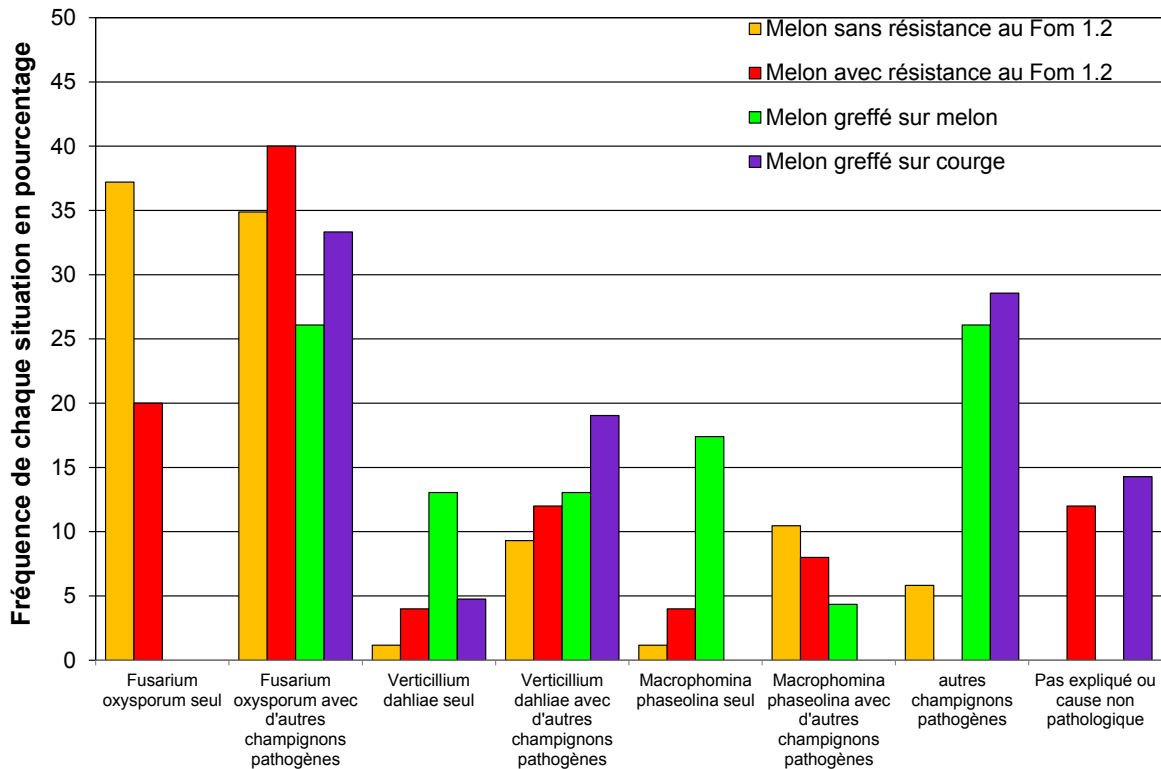


Figure 4 : Fréquence des différentes combinaisons d'agents pathogènes observés pour les échantillons de melon reçus au Ctiif de Lanxade de 2007 à 2013.

2. La caractérisation des souches de *Fusarium oxysporum* f.sp. *melonis* et de *Verticillium* spp

Un important travail de caractérisation des souches de *F.o. melonis* et de *Verticillium* spp. a été effectué au cours du projet. Les isolats collectés à partir de plantes malades ont été purifiés sous forme de monospores. La démarche adoptée a alors consisté à déterminer le pouvoir pathogène des souches isolées de plantes malades puis à identifier et caractériser les agents pathogènes à l'aide d'outils moléculaires.

2.1. Caractérisation des populations de *F. oxysporum*

Cette étude a porté sur 142 souches de *F. oxysporum*. L'identification moléculaire a montré que 136 souches appartiennent bien à l'espèce *F. oxysporum* et six souches appartiennent à d'autres espèces de *Fusarium*. L'ensemble des souches se révélant pathogènes sur melon après ré-inoculation appartiennent à la race 1.2. Ce résultat est logique car la majorité des variétés est porteuse des gènes *Fom1* et *Fom2* qui confèrent la résistance aux races 0, 1 et 2 et confirme les observations antérieures au projet VASCUlég, c'est-à-dire que la race la plus présente en France est la race 1.2 jaunissante (Perchepped *et al.*, 2005). Les souches flétrissantes semblent plus inféodées au Languedoc, même si quelques-unes ont été isolées dans le Sud-Ouest.

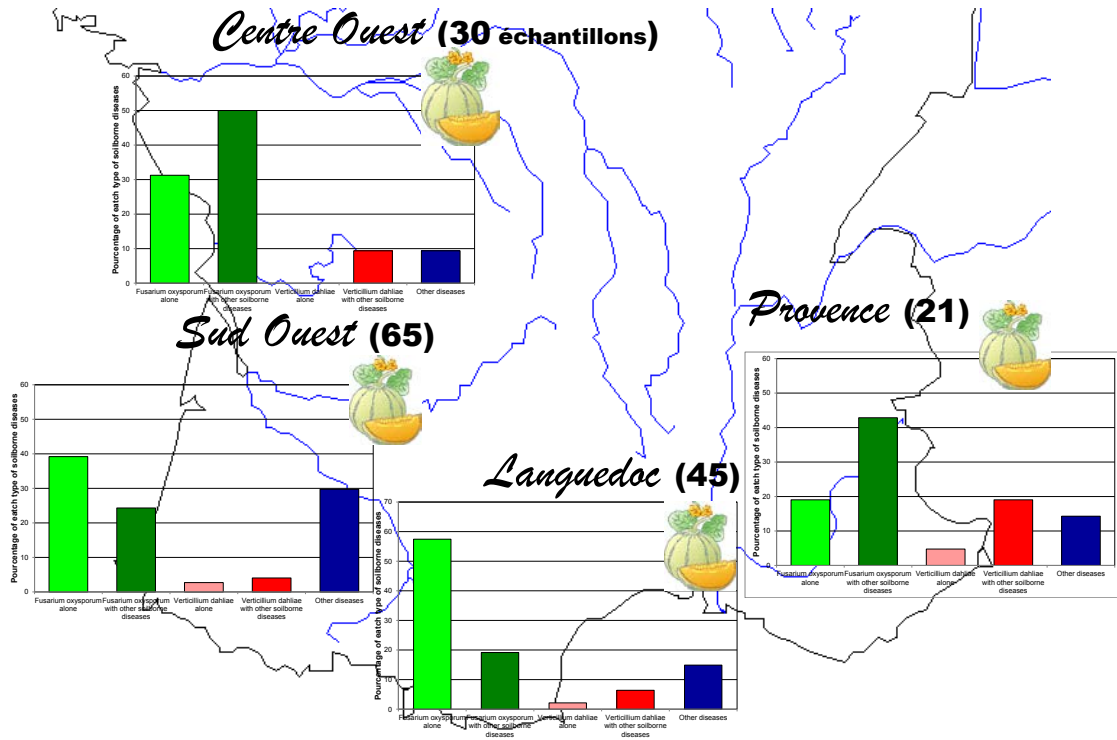


Figure 5 : Fréquence des différents pathogènes observés dans les différentes zones de production de melon de 2007 à 2013. En vert clair *F. oxysporum* observé seul, en vert foncé *F. oxysporum* observé en association avec au moins un autre pathogène, en rose *Verticillium* seul, en rouge *Verticillium* associé avec au moins un autre pathogène et en bleu autres pathogènes que *F. oxysporum* et *Verticillium*.

En termes d'agressivité, il existe une large gamme allant du peu agressif au très agressif (Figure 6). Les souches très ou peu agressives ne proviennent ni d'un type de matériel végétal, par exemple variété avec résistance à la race 1.2, ni d'une zone de production particulière. Cette différence n'est pas non plus l'apanage des souches françaises, puisque que parmi les souches les plus et les moins agressives se trouvent des souches italiennes fournies par les sélectionneurs.

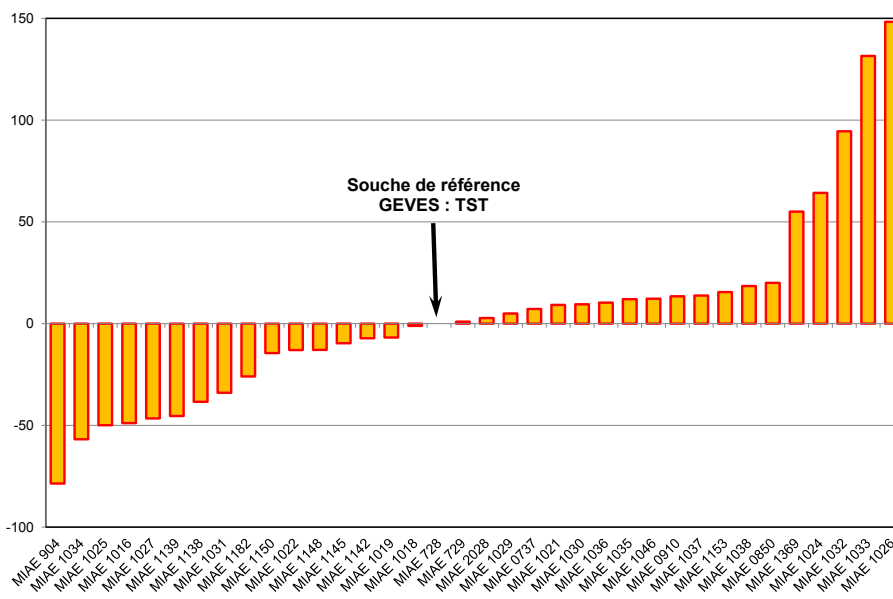


Figure 6 : Agressivité sur la variété Margot des souches de *F.o. melonis* race 1.2 isolées au cours du projet. L'agressivité est exprimée par le rapport de l'AUDPC de chaque souche testée sur l'AUDPC (Area under the disease-progress curve) de la souche de référence TST (MIAE 728) × 100.

La diversité génétique des souches de *F.o. melonis* a été caractérisée en séquençant une région d'ADN ribosomique polymorphe au niveau intraspécifique (IGS, intergenic spacer). Cette analyse a

révélé une grande diversité, avec au moins 11 types génétiques différents. Certains types n'ont pas été détectés parmi les populations de *F.o. melonis* originaires d'autres pays, suggérant une évolution récente des populations de *F.o. melonis*.

2.2. Caractérisation des populations de *Verticillium*

L'analyse des souches de *Verticillium* isolées au cours de ce projet ou précédemment s'est avérée délicate. D'une part, les biotests sont très dépendants des conditions environnementales et ne donnent pas une réponse univoque, il y a des "échappés" c'est-à-dire des plantes sensibles qui n'expriment pas de symptôme ou inversement des plantes résistantes qui expriment des symptômes. Ces difficultés ne semblent pas inhérentes au projet VASCUlég mais plus au pathogène, les mêmes observations ayant été faites au cours d'autres études (Perrot *et al.*, 2013). D'autre part, il est difficile actuellement d'identifier tous les isolats car la taxonomie de ce groupe est remise en cause. Ainsi, en quelques années, on est passé de quatre espèces et une sous-espèce portant préjudice aux cultures, à dix espèces aujourd'hui proposées (Inderbitzin et Subbarao, 2014). Par ailleurs, tous les outils moléculaires (notamment les amorces spécifiques de l'espèce *V. dahliae*, voire des races au sein de cette espèce) ne sont pas facilement accessibles et nos résultats laissent à penser que ces outils pourraient ne pas être encore totalement au point.

De manière assez surprenante, les tests d'agressivité effectués ont montré des souches assez faiblement agressives. Néanmoins, comme dans la majorité des cas *Verticillium* est présent avec d'autres bioagresseurs, on peut suspecter légitimement des synergies entre eux.

L'identification moléculaire a montré que l'espèce *V. dahliae* était dominante au sein des populations analysées et que l'espèce *V. albo-atrum* était également présente. L'identification d'un certain nombre de souches devra être affinée en combinant plusieurs marqueurs moléculaires. Le projet VASCUlég a cependant permis de mettre en évidence la présence en France de la nouvelle espèce *V. isaacii*. Cette souche provient du Sud-Ouest sur des aubergines non greffées en association avec d'autres pathogènes : *C. coccodes* et *Pythium* sp. Par contre, la souche de référence, en provenance de CBS, n'a pas montré d'agressivité. A l'inverse, la nouvelle espèce, *V. nonalfalae* (souche de référence), s'est montrée agressive avec un comportement de type race 2, c'est-à-dire quasiment pas de symptômes sur le témoin résistant à la race 1 (Marmande VR). De même, *V. zaregamsianum* (souche de référence) provoque des jaunissements confirmant ainsi sa pathogénicité sur tomate (Inderbitzin *et al.*, 2011).

2. Moyens alternatifs de protection

Parmi la gamme de moyens alternatifs de protection qui ont fait l'objet de travaux, dans le cadre de ce projet, trois ont été retenus :

- L'utilisation de couverts végétaux et la biofumigation : la mise en place de plantes de coupure, incluant les inter-cultures assainissantes peut, au travers de divers mécanismes pas toujours expliqués, avoir des impacts sur les populations de bioagresseurs ou sur les communautés microbiennes et permettre une réduction de l'expression des bioagresseurs. Lorsque les végétaux incorporés dans le sol dégagent en se décomposant des composés biocides, on parle alors de biofumigation. Et si l'on provoque une situation anaérobique par l'adjonction d'un film plastique, la technique prend le nom d'"anaerobic soil disinfestation" (désinfestation anaérobique des sols) ou de "biological soil disinfestation" (Goud *et al.*, 2003 ; Momma, 2008). Dans le cas de *F. oxysporum*, les isothiocyanates produits lors de ces processus (Smominska *et al.*, 2003), mais aussi les cultures comme les vesces (Zhou et Everts, 2007...) peuvent avoir un impact sur les populations pathogènes. Pour *Verticillium*, la biofumigation s'est révélée la plus efficace (Subbarao et Hubbard, 1996 ; Neubauer *et al.*, 2014).

La technique utilisée dans le projet pour l'aubergine a consisté à apporter des bouchons de moutarde déshydratée. Ceux-ci, au contact de l'eau, vont dégager, par hydrolyse des glucosinolates, des isothiocyanates qui ont des propriétés biocides, mais vont aussi, par l'apport de matière organique,

avoir un impact sur les communautés microbiennes. Pour les melons, différents couverts ont été étudiés soit en conditions semi-contrôlées, soit au champ. Ils sont les suivants : selon le principe de la biofumigation le radis fourrager (*Raphanus sativus*) et la moutarde brune (*Brassica juncea*), selon le principe des couverts végétaux la vesce commune (*Vicia sativa*), la vesce velue (*Vicia villosa*) et l'avoine (*Avena sativa*). Le postulat de départ est de pouvoir disposer de l'espace de temps disponible entre la récolte de l'année n-1 et la plantation des melons, i.e. un laps de temps de 6 à 7 mois avec une implantation à l'automne.

■ L'utilisation d'agents biologiques : de nombreuses études ont montré l'intérêt des agents biologiques pour se protéger contre la fusariose ou la verticilliose avec des mécanismes divers, souvent en conditions contrôlées, plus rarement dans les conditions de production. Leur rôle a été largement mis en évidence dans les sols résistants (Louvet *et al.*, 1976 ; Fravel *et al.*, 2003). Les agents biologiques testés dans le cadre du projet sont : ● , *Fusarium oxysporum* non pathogène Fo47² et *Pseudomonas fluorescens*, A6R6, tous les deux impliqués dans les phénomènes de résistance des sols de Châteaurenard. Ces deux agents biologiques ont des actions complémentaires ; ● Des mycorhizes (MYC4000, produit commercialisé par ITECH, composé de *Glomus intraradices*) ; ● Une bactérie probiotique (*Bacillus amyloliquefaciens* IT45 RHIZOCELL C) ; ● Un champignon, *Trichoderma harzianum* [souche T22, forme commerciale Trianum).

■ L'utilisation de Stimulateurs de Défense des Plantes (SDP) : Les possibilités offertes par les SDP ont été assez largement étudiées aussi bien sur *F. oxysporum* que sur *Verticillium* mais le plus souvent en conditions contrôlées. Un CASDAR précédent a souligné l'importance de la dépendance de la réponse au génotype de la variété sur l'expression des résistances induites (Torres et Ade, 2015). Le SDP utilisé dans les différents essais est le BION 50 WG (Acibenzolar-s-Méthyl). Par ailleurs, des travaux récents ont montré l'intérêt que peuvent présenter des applications au sol par rapport à des applications foliaires plus traditionnelles (Graham et Myers, 2011).

Parmi les différentes techniques alternatives expérimentées au cours du projet VASCUlég, aucune ne permet un contrôle des dégâts causés soit par *F.o. melonis* soit par *Verticillium*. Par contre, certaines d'entre elles induisent soit une réduction soit un retard dans l'apparition des symptômes ouvrant ainsi des pistes de travail intéressantes (voir synthèse des résultats présentée dans le Tableau 1).

Ainsi pour les cultures de melon, certains engrais verts retardent l'apparition des symptômes, en particulier le radis fourrager ou les vesces de même que les apports de Bion 50 WG apportés précocement. Les agents biologiques testés donnent des résultats plus mitigés ; A6R6 et Fo47 utilisés simultanément présentent parfois une très légère efficacité (seulement trois cas de légère efficacité sur neuf essais mis en place).

Pour l'aubergine, la situation est moins nette, vraisemblablement du fait d'une pression sanitaire souvent forte dans le sol, d'une diversité des bioagresseurs (interactions potentielles) et d'une hétérogénéité dans les parcelles. Ainsi globalement, aucun résultat significatif entre les modalités concernant la pression verticilliose et le rendement n'a été observé, mais des tendances à une amélioration du système racinaire (volume, chevelu, augmentation des éléments nutritifs) ont été notées.

Globalement pour ces deux espèces légumières, les stratégies de protection restent à affiner et doivent prendre en compte l'ensemble des bioagresseurs dans la mesure où l'on se trouve, dans la plupart des cas étudiés, face à un cortège. Le projet montre bien qu'il est illusoire de vouloir travailler avec les solutions alternatives bioagresseur par bioagresseur, c'est l'ensemble qu'il faut intégrer.

² Les spécialités testées dans le cadre de ce projet le sont à des fins d'expérimentations et ceci ne constituent en rien des préconisations. Rappelons que pour être utilisée une spécialité commerciale à destination de protection des plantes nécessite une Autorisation de Mise en Marché selon le règlement 1107/2009.

Tableau 1 : Efficacité des différentes techniques alternatives expérimentées – 0 = pas d'efficacité obtenue dans les essais ; + = légère efficacité ; ++ = efficacité certaine mais insuffisante ; +++ = efficace.

Cultures	Aubergine / <i>Verticillium</i>		Melon / <i>F.o. melonis</i>	
	au champ	semi-contrôlées	au champ	
Couverts végétaux et biofumigation				
Moutarde déshydratée	0	—	—	
Radis fourrager	—	+	+	
Moutarde brune	—	—	—	
Vesce commune	—	++	—	
Vesce velue	—	++	—	
Avoine	—	—	—	
Vesce commune + avoine	—	—	++	
Agents biologiques				
Fo47	0	—	0	
A6R6	0	—	0	
Fo47 + A6R6	+	+	+	
<i>Glomus intraradices</i>	0	—	—	
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	0	—	—	
<i>Trichoderma harzianum</i> T22	0	—	—	
Stimulateur de Défense des Plantes				
Acibenzolar-S-méthyl seul	+	++	++	
Acibenzolar-S-méthyl + Fo47 + A6R6	+	+	++	

Concernant les couverts végétaux, deux apparaissent plus intéressants et méritent des travaux complémentaires à savoir : faire le choix de variétés de vesces ou de radis qui ont le meilleur potentiel de protection, d'où des essais préliminaires en conditions contrôlées et mettre au point l'itinéraire technique permettant d'atteindre la production de matière fraîche *ad hoc* et voir comment l'insérer dans une succession culturale.

Pour les agents biologiques, comme certains travaux l'ont déjà montré (Cordier *et al.*, 2004), l'association de plusieurs agents biologiques peut permettre d'avoir une action. Cependant une association peut aboutir à des effets contradictoires : effet synergiste, effet neutre donc additif ou effet antagoniste (Xu *et al.*, 2011 ; Xu et Jeger, 2013). Il s'agit donc de déterminer les meilleures combinaisons.

Ainsi certaines pistes sont à approfondir. En premier lieu, l'utilisation de SDP (BION 50 WG) pour le melon, pour lequel il faut déterminer la période d'apport la plus appropriée et la dose. Pour l'aubergine, les pistes sont plus confuses car il faut intégrer dès le départ la maîtrise des nématodes, des *Verticillium* et de *Colletotrichum coccodes*. Certains porte-greffes peuvent répondre en partie à ce casse-tête, mais il faudra envisager la ou les techniques complémentaires nécessaires afin de retarder au maximum l'adaptation du cortège de bioagresseurs à la nouvelle situation.

3. Recherche de nouvelles sources de résistance *Fusarium oxysporum* f.sp. *melonis* et à *Verticillium* spp

La résistance génétique des plantes cultivées aux bioagresseurs est actuellement la protection la plus efficace contre les maladies vasculaires, mais pour cela, il faut pouvoir disposer de sources de résistance qui soient transférables dans les variétés commerciales ou les porte-greffes.

Dans le cas de *F.o. melonis*, quatre races sont internationalement reconnues (Risser *et al.*, 1976). Grâce à des résistances à contrôle génétique simple (gènes *Fom-1* et *Fom-2*) largement introduites dans les variétés commerciales, les races 0, 1 et 2 ne sont plus un problème en France. En revanche, le contrôle au champ de la race 1.2, qui contourne ces deux gènes, n'est pas résolu. Une résistance de

haut niveau décrite en Israël (Herman et Perl-Treves, 2007) s'est révélée sans aucune efficacité avec les souches testées d'origine française. Une résistance partielle à contrôle polygénique récessif est connue dans des accessions originaires d'Extrême-Orient (Perchepped et Pitrat, 2004). La lignée d'origine chinoise Ogon 9 a été utilisée par l'INRA et le géniteur Isabelle en est issu. À partir d'Isabelle ont été sélectionnés des hybrides F₁ commerciaux comme Lunasol, Manta ou Dinero dont les niveaux de résistance sont variables du fait du contrôle polygénique de cette résistance. Or, les souches récemment isolées présentent des niveaux d'agressivité globalement plus élevés que la souche de référence utilisée dans le cadre des tests d'inscription des variétés au Catalogue Officiel (Villeneuve et Maignien, 2008). L'objectif du projet a été d'évaluer les ressources génétiques de melon pour rechercher de nouvelles sources de résistances à la fusariose race 1-2, en particulier vis-à-vis des isolats très agressifs.

Contrairement au melon, il n'existe pas dans l'espèce *S. melongena* de résistance forte au *Verticillium*, seules des résistances partielles d'assez faible niveau ont été mises en évidence (Nothmann et Ben-Yephet, 1979 ; O'Brien, 1983) nécessitant un recours à la fumigation des sols. Après l'interdiction du bromure de méthyle, le greffage sur des porte-greffes, principalement de type KNVF (hybrides interspécifiques *Solanum lycopersicum* X *S. habrochaites*) s'est fortement développé en France. Mais après quelques années d'utilisation, les producteurs rencontrent désormais de nouveaux problèmes sanitaires d'origine tellurique. Depuis quelques années un nouveau porte-greffe, le *S. torvum*, commence à être utilisé en France. Outre son bon comportement vis-à-vis de la verticilliose, et de la fusariose, il présente des résistances aux nématodes de type *Meloidogyne* spp. Sa résistance au *Verticillium* est incomplète, les quatre échantillons que nous avons reçus étaient infestés par ce pathogène, ce qui confirme les résultats de Garibaldi *et al.* (2005). L'objectif du projet a été double, d'abord rechercher de nouvelles sources de résistance dans les espèces sauvages apparentées à la tomate ou à l'aubergine, et rechercher dans les espèces sauvages apparentées à l'aubergine, celles qui présentent un bon comportement au greffage.

3.1 Résistance à *Fusarium oxysporum f.sp. melonis*

La totalité de cette partie du projet a été réalisée en inoculation artificielle sur jeunes plantes. Plus de 2 000 accessions de melon sont entretenues dans le cadre du réseau des ressources génétiques associant l'INRA et les sélectionneurs privés. Les sélectionneurs privés partenaires ont évalué une partie de cette collection en inoculation artificielle avec la souche de *F.o. melonis* de référence TST. Simultanément l'URGAF (INRA) évaluait l'agressivité de plusieurs souches de race 1.2 afin de choisir quelques souches très agressives. Ce travail a permis de mettre en évidence quelques accessions (9) présentant un niveau de résistance intéressant.

Cette évaluation montre que la résistance à la race 1.2 de *F.o. melonis* est rare et seulement partielle dans les ressources génétiques de melon. Si l'on ajoute les 200 accessions étudiées juste avant le début du projet aux 743 accessions testées pendant le projet (soit 42,4% de la collection), une seule accession semble avoir une résistance originale. Les quelques autres accessions résistantes identifiées ont un comportement très semblable à celui des résistances déjà connues et exploitées. C'est la première fois qu'une résistance à la race 1.2 de *F.o. melonis* est identifiée dans une variété indienne de type *momordica*.

3.2 Résistance à *Verticillium spp*

La recherche de nouvelles sources de résistance est complexe du fait de l'instabilité actuelle de la classification du genre *Verticillium*. D'abord il existe au moins deux races au sein de l'espèce *V. dahliae* : deux races vis-à-vis de la tomate et son gène *Ve* et deux races pour la laitue. A ce jour, il n'existe que des résistances partielles à la deuxième race que ce soit pour la tomate (Baergen *et al.*, 1993) ou pour la laitue (Hayes *et al.*, 2011). Les races 1 de tomate et de laitue sont proches, de même que les races 2 ; une même PCR permet de les différencier (Maruthachalam *et al.*, 2010). Certaines espèces

récemment décrites, comme *V. isaacii*, *V. nonalfalae*, *V. tricorpus* et *V. zaregamsianum*, peuvent provoquer des dégâts sur cultures de tomates et d'aubergine (Inderbitzin et Subbarao, 2014). A ce jour, on ne sait pas si cette situation va avoir des conséquences pour les sélectionneurs : faudra-t-il trouver de nouvelles sources de résistance vis-à-vis de ces nouvelles espèces ou les résistances actuellement disponibles seront-elles suffisantes ? Par ailleurs, les tests d'infection artificielle avec *Verticillium* sont beaucoup moins discriminants qu'avec *F.o. melonis*. Le brunissement des vaisseaux apparaît comme un symptôme plus reproductible et plus fiable que le flétrissement du feuillage ou la réduction de croissance de la plante même si ce brunissement peut être dépendant du génotype.

Comme pour le melon, les tests ont été réalisés en inoculation artificielle sur jeunes plantes. Dans les espèces sauvages proches de la tomate, certaines accessions appartenant à *S. habrochaites*, *S. peruvianum* et *S. pimpinellifolium* présentent une résistance intéressante et identique avec les deux races. Pour *S. pimpinellifolium* cela ne semble pas très étonnant compte tenu que les résistances à *Verticillium* connues proviennent de cette espèce. Quelques accessions appartenant à *S. chmielewskii*, *S. chilense* ou *S. pennellii* se montrent particulièrement sensibles à l'une des deux races de *Verticillium* et ont un bon comportement pour l'autre.

Pour les espèces proches de l'aubergine, seules deux accessions ne montrent aucun brunissement des vaisseaux : *S. mauritanum* et *S. torvum*. *S. viarum* a également un bon comportement vis-à-vis des deux races et a été utilisé comme témoin dans un certain de tests. L'accession *S. capsicastrum* ne montre aucun brunissement avec la race 1 mais quelques brunissements très faibles avec la race 2. Pour les autres accessions, le comportement entre les deux races est relativement semblable. À noter que quelques accessions montrent des niveaux de brunissement supérieurs aux témoins sensibles : *S. incanum* groupe C, *S. anguivi* et *S. virginianum*.

Les résultats de ces tests sont encourageants pour disposer de nouvelles sources de résistance aux différentes races de *V. dahliae* utilisables soit directement comme porte-greffes, soit indirectement sous forme d'hybrides interspécifiques. Dans la majorité des cas, nous avons observé quelques brunissements ce qui veut dire qu'il y a un risque d'adaptation du pathogène. Il est donc important d'accompagner la résistance avec des méthodes complémentaires adaptées. Néanmoins, les meilleures accessions méritent d'être testées à nouveau avec une gamme plus large de souches afin de confirmer les niveaux de résistances identifiés.

3.3 Intérêt des *Solanum* comme porte-greffe de l'aubergine

L'objectif est de tester l'affinité au greffage entre l'aubergine (greffon) et une gamme élargie de genres et d'espèces (porte-greffes) choisis dans la vaste famille des Solanacées. Pour alimenter ce volet, l'INRA de Montfavet a exploité ses collections de ressources génétiques et a produit en quantité des semences de différentes espèces et d'hybrides interspécifiques entre l'aubergine et des espèces de *Solanum* apparentées. Il s'est également procuré d'autres genres et espèces auprès d'organismes français (INRA Ploudaniel, Institut du Tabac de Bergerac) et étrangers (Jardin expérimental de Radboud University, Nijmegen, Pays-Bas, et Banque de gènes COMAV de l'Université polytechnique de Valencia en Espagne). Les recherches ont été réalisées en deux étapes : ■ étape 1 : tests préliminaires d'affinité sur jeunes plantes, conduits sur une gamme élargie de Solanacées, et mis en place sur le site de Ctifl de Lanxade ; ■ étape 2 : test sur le site Ctifl de Balandran, en conditions de production, des meilleures accessions mises en évidence au cours de la première étape.

64 espèces de Solanacées ont été expérimentées en comparaison avec quatre témoins ; aubergine non greffée, aubergine greffée sur elle-même (deux variétés - Monarca et LF3) et aubergine greffée sur un porte-greffes interspécifique de tomate (Maxifort).

Les essais de screening pour la compatibilité au greffage ont permis de mettre en évidence :

- 23 accessions ayant entre 90 et 100% de reprise au greffage ;
- 19 accessions ayant entre 70 et 90% ;

- 9 accessions ayant entre 50 et 70% ;
- 14 accessions ayant moins de 50 %.

Les accessions les plus éloignées phylogénétiquement de l'aubergine, *S. melongena*, ont globalement présenté une mauvaise affinité comme *Nicotinia* spp, *Physalis* spp, *Capsicum* spp ou encore *S. canense* et *S. sisymbriifolium*. Mais certaines associations se sont montrées très prometteuses pour la reprise au greffage, la croissance ou la qualité des points de greffe. Dans cette catégorie entrent les quelques hybrides interspécifiques que nous avons pu tester. À noter que la technique de greffage utilisée n'a pas été spécialement adaptée pour le porte-greffes témoin utilisé dans les essais, à savoir Maxifort. Pour ce porte-greffe, nous avons obtenu des pourcentages de reprise assez aléatoires, ainsi que la présence de nécroses au niveau du point de greffe.

En ce qui concerne les essais de comportement agronomique, des mortalités sont survenues au moment de la plantation pour les porte-greffes *Cyphomandra betacea* et *Nicandra physaloides*, plus tardivement (après la troisième récolte) pour *S. atropurpureum* (75%), et à un moindre niveau pour *S. mauritanium*, *S. trachycarpum* et *S. viarum*.

Certaines espèces de *Solanum* émettent des rejets de façon non négligeable, très fortement pour *S. acanthoideum*, *S. trachycarpum* et *S. linnaeanum*, et à un moindre niveau pour l'hybride interspécifique *S. linnaeanum* x *S. melongena*, *S. aculeastrum*, *S. atropurpureum* et *S. pyracanthos*.

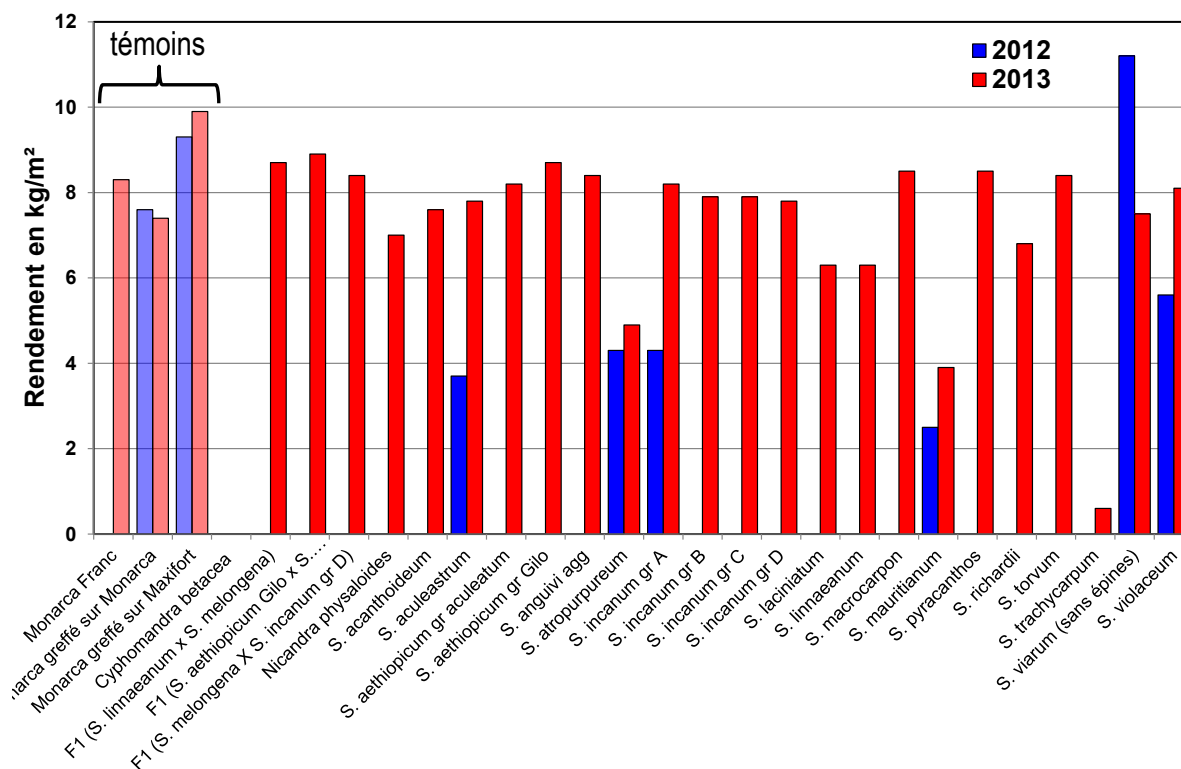


Figure 7 : Rendement obtenu avec les différentes espèces sauvages testées comme porte-greffes avec la variété Monarca, exprimé en kg par m², culture sous serre multi-chapelle.

Les paramètres hauteur des plantes et rendement sont liés. En termes de rendement, certaines combinaisons donnent des rendements comparables aux témoins : l'hybride interspécifique F₁ (*S. aethiopicum* Gilo X *S. melongena*), *S. aethiopicum* gr Gilo, l'hybride interspécifique F₁ (*S. linnaeanum* x *S. melongena*), *S. macrocarpon*, *S. pyracanthos*, *S. anguivi agg* et l'hybride interspécifique F₁ (*S. melongena* X *S. incanum* gr D) –figure 7-. Les résultats sur le poids moyen des fruits vont dans le même sens.

4. Discussion et conclusion

Le projet CASDAR VASCULég a permis de dresser précisément la situation des parcelles présentant des problèmes de maladies vasculaires dans les principales zones de production françaises. Que ce soit pour les cultures de melon ou d'aubergine, il est assez remarquable de constater que dans la plupart des cas, un cortège de bioagresseurs s'est adapté aux pratiques agricoles : greffage dans le cas de l'aubergine, variétés résistantes dans le cas de melon. Il est notable qu'il n'y ait pas de différences entre les aubergines greffées ou non : en plus des *Verticillium* spp isolés dans la majorité des cas, le cortège de bioagresseurs comporte principalement *Pythium* sp., et *C. coccodes*. Le même type d'observation a été fait en Italie (Garibaldi *et al.*, 2008). A notre connaissance, c'est la première fois que la présence de *V. isaacii* est mise en évidence en France. Pour le melon, l'utilisation généralisée dans les variétés actuelles des gènes de résistances *Fom-1* et *Fom-2*, a engendré le développement de la race 1.2 (contournant les deux gènes) dans l'ensemble des zones de production françaises, que *F.o. melonis* soit seul ou en association avec d'autres pathogènes principalement : *M. phaseolina*, *Pythium* sp., *R. solani* et *V. dahliae*. La forme jaunissante de la race 1.2 est la plus fréquente. Cette situation n'est pas forcément la même dans les pays voisins producteurs de melon. En Italie, les quatre races sont présentes mais avec une présence plus marquée de la race 1.2 pour les mêmes raisons que pour la France (Luongo *et al.*, 2015). Une importante diversité d'agressivité et une grande diversité génétique entre les souches de *F.o. melonis* ont également été mises en évidence.

Les travaux sur les techniques agronomiques complémentaires (biofumigation, agents biologiques, Stimulateur de Défense des Plantes) n'ont pas permis de réduire notablement l'incidence des maladies d'origine tellurique dans le cas des cultures d'aubergine. Cette situation peut être due à une trop forte pression parasitaire, notamment la présence dans les essais de nématodes de type *Meloidogyne* spp. Ce n'est pas le cas pour le melon, pour lequel des pistes intéressantes ont été mises en évidence, mais il est nécessaire de les approfondir. Ainsi, un retard de mortalité a été observé avec l'utilisation de vesces comme plantes de service, de même avec la combinaison de différents agents biologiques ou encore avec l'emploi de SDP. Des recherches complémentaires sont nécessaires pour conforter ces premiers résultats, mieux comprendre les mécanismes en cause et déterminer les modes et époques d'apport les plus appropriées.

L'exploitation intensive des ressources génétiques intrapécifiques (melon) et interspécifiques (Solanacées) en sélection a montré que les collections, en particulier celles de l'INRA, recelaient des accessions très intéressantes à exploiter à l'avenir par les sélectionneurs, tant pour la résistance à *F.o. melonis* race 1-2 (melon) que pour la résistance à *Verticillium* et l'affinité en greffage (aubergine). Cependant le déploiement ultérieur de nouvelles résistances chez les producteurs devra être accompagné de techniques de production favorisant davantage les équilibres biologiques des sols, afin de réduire le cortège parasitaire qui accompagne ces deux agents vasculaires.

Références bibliographiques

- Baergen K.D., Hewitt J.D., Clair D.S., 1993. Resistance of tomato genotypes to four isolates of *Verticillium dahliae* race 2. HortScience 28, 833-836
- Beyries A., 1974. Le greffage des solanacées maraîchères. PHM, revue horticole 152, 27-32
- Cordier C., Pommier J.J., Verpont F., Guérineau C., Alabouvette C., Pingeon C., 2004. La lutte biologique en culture de sols "fatigués" – La biotisation en fraisculture. Infos-Ctifl 202, 36-40
- Fravel D., Olivain C., Alabouvette C. 2003. *Fusarium oxysporum* and its biocontrol. New Phytologist 157, 493–502
- Garibaldi A., Minuto A., Gullino M. L., 2005. Verticillium wilt incited by *Verticillium dahliae* in eggplant grafted on *Solanum torvum* in Italy. Plant Disease 89, 777

- Garibaldi A., Baudino M., Minuto A., Gullino M.L., 2008. Effectiveness of fumigants and grafting against tomato brown root rot caused by *Colletotrichum coccodes*. *Phytoparasitica* 36, 483-488
- Goud J.K.C., Termorshuizen A.J., Blok W.J., van Bruggen A.H.C., 2004. Long-term effect of reductive soil disinfestation on *Verticillium* wilt. *Plant Disease* 88, 688-694
- Graham J.H., Myers M.E., 2011. Soil application of SAR inducers imidacloprid, thiamethoxam, and acibenzolar-S-methyl for citrus canker control in young grapefruit trees. *Plant Disease* 95, 725-728
- Hayes R.J., McHale L.K., Vallad G.E., Truco M.J., Michelmore R.W., Klosterman S.J., Subbarao K.V., 2011. The inheritance of resistance to *Verticillium* wilt caused by race 1 isolates of *Verticillium dahliae* in the lettuce cultivar La Brillante. *Theoretical and applied genetics* 123, 509-517.
- Herman R., Perl-Treves R. 2007. Characterization and inheritance of a new source of resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* race 1.2 in *Cucumis melo*. *Plant Disease* 91, 1180-1186
- Inderbitzin P., Bostock R.M., Davis R.M., Usami T., Platt H.W., Subbarao K.V., 2011. Phylogenetics and taxonomy of the fungal vascular wilt pathogen *Verticillium*, with the descriptions of five new species. *PLoS ONE* 6(12):e28341. doi:10.1371/journal.pone.0028341
- Inderbitzin P., Subbarao K.V., 2014. *Verticillium* systematics and evolution: How confusion impedes *verticillium* wilt management and how to resolve it. *Phytopathology* 104, 564-574
- Louvet J., Rouxel F., Alabouvette C., 1976. Recherches sur la résistance des sols aux maladies. I. Mise en évidence de la nature microbiologique de la résistance d'un sol au développement de la fusariose vasculaire du melon. *Annales de phytopathologie* 8, 425-436
- Luongo L., Ferrarini A., Haegi A., Vitale S., Polverari A., Belisario A., 2015. Genetic diversity and pathogenicity of *Fusarium oxysporum* f.sp. *melonis* races from different areas of Italy. *Journal of phytopathology* 163, 73-83
- Maruthachalam K., Atallah Z.K., Vallad G.E., Klosterman S.J., Hayes R.J., Davis R M., Subbarao K.V. 2010. Molecular variation among isolates of *Verticillium dahliae* and polymerase chain reaction based differentiation of races. *Phytopathology* 100, 1222-1230
- Momma N., 2008: Biological soil disinfestation (BSD) of soilborne pathogens and its possible mechanisms. *JARQ* 42, 7-12
- Neubauer C., Heitmann B., Müller C., 2014. Biofumigation potential of Brassicaceae cultivars to *Verticillium dahliae*. *European Journal of Plant Pathology* 140, 341-352
- Nothmann J., Ben-Yephet Y., 1979. Screening eggplant and other *Solanum* species for resistance to *Verticillium dahliae*. *Plant disease reporter* 63, 70-73
- O'Brien M.J., 1983. Evaluation of eggplant accessions and cultivars for resistance to *verticillium* wilt. *Plant Disease* 67, 763-764
- Perchepped L., Pitrat M., 2004. Polygenic inheritance of partial resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* Race 1.2 in melon. *Phytopathology* 94, 1331-1336
- Perchepped L., Dogimont C., Pitrat M., 2005. Strain-specific and recessive QTLs involved in control of partial resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* race 1.2 in a recombinant inbred line population of melon. *Theoretical and applied genetics* 111, 65-74
- Perrot S., Bertrand F., Bonnet G., Brand R., Buisson M., Dousse S., Marchal C., Pariaud B., Villevieille M., Grimault V., 2013. Influence du contexte génétique sur l'évaluation de la résistance intermédiaire en DHS : exemple de l'évaluation de la résistance de la tomate à *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* race 2 et *Verticillium dahliae*. *Innovations Agronomiques* 27, 59-70
- Pochard E., Breuils G., Lamarti A. 1971. Essais de production d'aubergine en serre : influence du type variétal et du greffage sur tomate. *PHM, revue horticole* 116, 35-44
- Risser G., Banihashemi Z., Davis D.W., 1976. A proposed monenclature of *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* races and resistance genes in *Cucumis melo*. *Phytopathology* 66, 1105-1106
- Risser G., Rode J.C., 1973. Breeding for resistance to *Fusarium oxysporum* f.sp. *melonis*. In: Risser G. (Ed.), *Eucarpia La selection du melon*, INRA Montfavet-Avignon France, pp.37-39.
- Schaible L., Cannon O.S., Waddoups V., 1951. Inheritance of resistance to *verticillium* wilt in a tomato cross. *Phytopathology* 41, 986-990

Smolinska U., Morra M.J., Knudsen G.R., James R.L., 2003. Isothiocyanates produced by Brassicaceae species as inhibitors of *Fusarium oxysporum*. Plant Disease 87, 407-412

Subbarao K.V., Hubbard J.C., 1996. Interactive effects of broccoli residue and temperature on *Verticillium dahliae* microsclerotia in soil and on wilt in cauliflower. Phytopathology 86, 1303-1310

Torres M., Ade C., 2015. Les stimulateurs de défenses des plantes (SDP) appliqués aux cultures légumières : les résultats du projet DEFILÉG. Infos-Ctifl, 310: 50-57

Villeneuve F., Maignien G., 2008. Status of soil-borne phytosanitary problems encountered in melon (*Cucumis melo*) in the main producing regions in France. Cucurbitaceae 2008, Proceedings on the IXth meeting on genetics and breeding of Cucurbitaceae (Pitrat M., ed), INRA, Avignon (France), May 21-24th, 2008, pp. 407-414

Xu X.-M., Jeffries P., Pautasso M., Jeger M.J. 2011. Combined use of biocontrol agents to manage plant diseases in theory and practice. Phytopathology 101, 1024-1031

Xu X.-M., Jeger M.J., 2013. Theoretical modeling suggests that synergy may result from combined use of two biocontrol agents for controlling foliar pathogens under spatial heterogeneous conditions. Phytopathology 103, 768-775

Zhou X.G., Everts K.L. 2007. Effects of host resistance and inoculum density on the suppression of *Fusarium* wilt of watermelon induced by hairy vetch. Plant Disease 91, 92-96

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)