Pathologie végétale (synthèse)

Variabilité de *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton, agent du piétin-verse des céréales

P Poupard, N Cavelier

INRA, Centre de recherches de Rennes, SRIV BP 29 35650 Le Rheu, France

(Reçu le 26 août 1991; accepté le 25 novembre 1991)

Résumé — *Pseudocercospora herpotrichoides*, l'agent du piétin-verse des céréales, présente une variabilité intraspécifique mise en évidence par plusieurs critères : pouvoir pathogène, morphologie et physiologie *in vitro*, profils protéiques et enzymatiques, sensibilité aux fongicides. Une synthèse des données est réalisée concernant ces différents critères. L'ensemble de ces caractères permet la différenciation de 2 groupes de souches au sein de l'espèce : souches à croissance normale ou type W ou *P h* var *herpotrichoides* d'une part, souches à croissance lente ou type R ou *P h* var *acuformis* d'autre part. La variabilité à l'intérieur de ces 2 populations est également importante si l'on se base sur ces mêmes critères d'étude. Les divers aspects de la variabilité de l'agent pathogène sont développés de manière à montrer leur intérêt dans la lutte contre cette maladie, tant au niveau de l'utilisation raisonnée de fongicides qu'à celui de la recherche de sources de résistance.

morphologie / physiologie / protéine et enzyme / pouvoir pathogène / sensibilité aux fongicides

Summary — **Variability of *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton, the cause of eyespot in cereals: a review.** *Pseudocercospora herpotrichoides*, the cause of eyespot in cereal crops, shows variability characterized on the basis of pathogenicity, cultural morphology, physiology, protein and isozyme patterns and sensitivity to fungicides. The species *herpotrichoides* comprises 2 main pathotypes distinguished by these criteria: fast growing colonies (I or N) correlated with W-type and *P h* var *herpotrichoides*; slow growing colonies (II or L) correlated with R-type and *P h* var *acuformis*. Growth rate (on agar medium), colony morphology and pigmentation, conidial form allow differentiation into 2 groups. Nevertheless, there are considerable differences between individual isolates in both groups and these criteria do not fully confirm the distinction made on the basis of pathogenicity. The first virulence group is characterised by the W type isolates: their pathogenicity is high to wheat and barley, and is low to rye. The second group is characterized by the R type isolates, which are equally pathogenic to wheat, barley and rye. A type is also described which is pathogenic to couch grass. Apart from these types, 1 type was observed which is pathogenic only to wheat and *Aegilops squarrosa*. All types are pathogenic to *Aegilops ventricosa*. There are considerable differences in pathogenicity between individual isolates in both the W and the R type groups. Differences in controlled environment conditions may explain the varying results in the studies on pathogenicity of both types. The penetration of the stem by the W type (or N, or var *herpotrichoides*) occurs earlier than that by the R type (or L, or var *acuformis*), which are isolated more frequently at the end of the season. Both types can exist in the same plant or even on the same lesion; interactions between both types can influence the development of eyespot. Electrophoretic studies show that specific patterns (proteins, isozymes) exist for the W type, N type and var *herpotrichoides*, and also for the R type, L type and var *acuformis*. Contrary to the former characteristics, high homogeneity is observed within the same type. *P herpotrichoides* isolates can be clearly and more objectively differentiated by biochemical markers. The development of resistance to fungicides has induced different phenotypes which react in a very specific way to 1 type of compound. Sensitive or resistant isolates to benzimidazole, thiophanate and phenylcarbamate compounds are common in both types. Three types are distinguished according to their sensitivity

to ergosterol biosynthesis inhibitors: Ia or Na which are sensitive to DMI, Ib or Nb and II or L which are less sensitive to DMI. Recently, several prochloraz resistant strains (II or L type) have been isolated on winter wheat in France. These different aspects of the variability of the fungus are discussed to show their importance in eyespot control both for the optimal use of fungicides and for research into host resistance sources. The perfect state in which *P. herpotrichoides* is found, *Tapesia yellundae*, has only recently been described and its importance is not yet known. It provides a new means for the study of the relationships between isolates types.

morphology/physiology/protein and isozyme patterns/pathogenicity/sensitivity to fungicides

INTRODUCTION

Les changements de populations de *Pseudocercospora herpotrichoides*, agent du piétin-verse des céréales, observés au champ ces 10 dernières années en Europe, ont posé de façon aiguë le problème de la variabilité de ce champignon. Deux types de souches sont maintenant couramment isolées, dénommées souches à croissance normale ou rapide et souches à croissance lente. Bien qu'identifiées depuis 1966 par Lange de la Camp (1966a,b), les souches à croissance lente ne sont devenues fréquentes que dans les années 1980. En Europe du Nord (Grande-Bretagne, Nord de l'Allemagne, Belgique, Nord de la France), le phénomène est tel que ce type d'isolats a quasiment remplacé le type préexistant.

La variabilité intraspécifique de *P. herpotrichoides* a déjà fait l'objet de nombreuses études ayant conduit à la caractérisation de types d'isolats selon différents critères: virulence, morphologie et physiologie *in vitro* et sensibilité aux fongicides. Plus récemment les recherches se sont orientées vers d'autres critères tels que la caractérisation des souches par électrophorèse des protéines et enzymes.

Les observations réalisées, tant au champ qu'en conditions contrôlées incitent à penser que les différentes formes du parasite auraient chacune un comportement épidémiologique propre (Fitt *et al.*, 1988). L'étude de l'épidémiologie de *P. herpotrichoides* a été largement abordée dans la littérature, mais la notion de variabilité du parasite n'est que peu ou même pas introduite (Fehrmann et Schrodter, 1971; Rapilly *et al.*, 1979; Hollins et Scott, 1980; Fitt, 1985), excepté les travaux de Goulds et Fitt (1988, 1990a,b, 1991).

L'utilisation des fongicides en pratique s'accompagne de modifications au sein des po-

pulations de *P. herpotrichoides*. Aussi la variabilité de ce parasite est-elle à prendre en compte si l'on veut lutter contre celui-ci de façon efficace et rationnelle. Il s'agit d'une part, d'éviter la sélection d'isolats peu sensibles aux produits couramment utilisés sur céréales, dirigés ou non contre ce champignon et, d'autre part, d'adapter la lutte en fonction de la population dominante.

Dans cet article, nous nous proposons de faire la synthèse de résultats obtenus par différentes équipes: dans une première partie, nous aborderons la variabilité de *P. herpotrichoides* au niveau de caractères morphologiques, physiologiques et biochimiques, la seconde partie traitant de la variabilité liée au pouvoir pathogène. Nous envisagerons dans une troisième partie la variabilité de comportement du champignon vis-à-vis de différents fongicides. Nous avons conservé les dénominations des phénotypes de l'espèce *P. herpotrichoides* utilisés par les différents auteurs dans leurs publications et travaux. Ces différentes dénominations sont regroupées dans le tableau I.

VARIABILITÉ DE *P. HERPOTRICHOIDES* BASÉE SUR DES CRITÈRES MORPHOLOGIQUES, PHYSIOLOGIQUES ET BIOCHIMIQUES

Critères morphologiques et physiologiques

Lange de la Camp (1966a) semble être la première à s'être interrogée sur la spécialisation à l'intérieur de l'espèce *herpotrichoides*. Cet auteur a comparé des isolats de diverses provenances sur milieu artificiel à base de malt

Tableau I. Dénominations des différents types d'isolats de *P herpotrichoides* en fonction des groupes de virulence, des critères morphologiques, physiologiques et de sensibilité aux fongicides.

Virulence	W (weizen wheat)	R (roggen-rye)
Vitesse de croissance journalière <i>in vitro</i>	N (normale)	L (lente)
Croissance, morphologie des colonies <i>in vitro</i> Morphologie des conidies	var herpotrichoides	var acuformis
Sensibilité à certains inhibiteurs de la biosynthèse des stérols	Ia ou Na (S aux « triazoles » R au fenpropimorphe) Ib ou Nb (R aux « triazoles » R au fenpropimorphe)	II ou L (R aux « triazoles » (S au fenpropimorphe)

S : sensibilité; R : moindre sensibilité.

gélisé. Les colonies se différencient selon leur pigmentation, leur morphologie et vitesse de croissance. Différents types d'isolats sont ainsi définis à l'intérieur de 2 groupes :

— le groupe 1 comprend des isolats à colonies blanc-gris ou gris souris à croissance uniforme;

— le groupe 2 des isolats à colonies pour la plupart rose-orangé à croissance irrégulière (marges pennées).

Les principaux types d'isolats dans chacun des groupes sont classés d'après leur vitesse de croissance : les types définis dans le groupe 1 ont une croissance plus rapide que ceux définis dans le groupe 2 et la capacité à sporuler des isolats du groupe 2 semble, en général, plus importante. Ces 2 groupes se différencient également par leur pouvoir pathogène (voir *Définition des types d'isolats d'après leur virulence*), qui est à l'origine de l'appellation « W » ou *weizen* (blé en allemand) pour les isolats du premier groupe et « R » ou *roggen* (seigle en allemand) pour ceux du second groupe.

Les observations de Scott *et al* (1975) en Angleterre rejoignent celles de Lange de la Camp. Des isolats particuliers montrent en culture sur milieu PDA des colonies à morphologie inhabituelle avec une croissance plus lente, des marges irrégulières, moins de mycélium aérien, une absence de dôme caractéristique, une pigmentation gris-rose, gris pâle ou gris sombre ainsi qu'une sporulation abondante. Ces isolats particuliers correspondent au groupe 2 (type *roggen*) défini précédemment : la même dénomination que celle de Lange de la Camp est reprise pour désigner les 2 types d'isolats ainsi définis : « W » (wheat) et « R » (rye).

Les travaux de Nirenberg (1981 et 1984) basés sur la forme des conidies, la vitesse de croissance et l'aspect des colonies *in vitro*, conduisent à la définition de 2 variétés au sein de l'espèce *herpotrichoides* : il s'agit des variétés *herpotrichoides* et *acuformis*. Deux nouvelles espèces de *Pseudocercospora* sont également décrites : *aestiva* et *anguoides*. Les critères morphologiques et physiologiques permettant de différencier les variétés *herpotrichoides* et *acuformis* sont les suivants :

— le rayon de croissance des colonies sur milieu PDA à 10 j et à 20 °C est en moyenne de 12 mm pour *herpotrichoides*, de 5 mm pour *acuformis*. Les températures cardinales de croissance mycélienne sont identiques;

— chez *herpotrichoides*, les colonies à marges uniformes sont grises ou gris-olive tandis qu'elles sont à marges irrégulières et pigmentées en gris ou marron-gris chez *acuformis* (sur milieu PDA). Les 2 variétés ne peuvent s'anastomoser entre elles;

— les conidies d'*herpotrichoides* sont courbes ou droites et mesurent 52 µm de longueur moyenne, celles d'*acuformis* sont toujours droites, longues de 65 µm en moyenne. Les 2 variétés sporulent abondamment sur milieu SNA et sous lumière noire, en particulier la variété *acuformis*.

En Allemagne, Schreiber et Prillwitz (1985) montrent l'existence d'une variabilité à l'intérieur de chacune des variétés *herpotrichoides* et *acuformis*. Cette variabilité porte sur la vitesse de croissance et la coloration du mycélien en culture sur milieu PDA.

Creighton (1989), en Angleterre, signale l'existence d'isolats à morphologie intermédiaire sur milieu PDA qui ne correspondraient

pas forcément à des mélanges d'isolats de chacun des types et dont la description diffère de celle des précédents auteurs. En Belgique, des isolats à morphologie intermédiaire entre types W et R sont également mis en évidence (Maraite *et al*, 1985).

En France, le principal critère de différenciation des isolats est la vitesse de croissance journalière sur milieu PDA ou sur milieu à base de sels minéraux, glucose et extrait de levure, à 20 °C : on distingue les isolats à croissance normale ou rapide (dénommés N ou I) dont la vitesse de croissance est supérieure à 2 mm, de ceux à croissance lente (dénommés L ou II) dont la vitesse de croissance est inférieure à 1,5 mm par jour (Leroux et Gredt, 1985; Cavelier *et al*, 1987).

La différenciation des 2 types de souches est également possible par le test de pigmentation du milieu de culture à base de semoule de maïs : les isolats W sont à l'origine d'une coloration vert-noir du milieu, tandis que les isolats R induisent une pigmentation rose ou brun pâle (Creighton, 1989).

Au plan de la physiologie de la nutrition des 2 types d'isolats, quelques données concernant l'influence des sucres sur la croissance du champignon figurent dans la littérature. Bien que la maladie soit qualifiée de *high sugar disease* (Evans et Rawlinson, 1977), l'augmentation de la teneur en glucose dans le milieu nutritif semble affecter la croissance des souches; cet effet dépressif se faisant plus sentir chez la variété *herpotrichoides* que chez *acuformis*. De même, une concentration importante en fructose (de l'ordre de 3%) inhibe fortement l'élongation des hyphes des 2 types (Nirenberg, 1984).

Dans un souci de clarification, de nombreux auteurs ont cherché à établir des correspondances entre types décrits selon les différents critères. Nirenberg (1981), King et Griffin (1985) ont associé les variétés *herpotrichoides* et *acuformis* respectivement aux types W et R définis auparavant par Lange de la Camp (1966a,b) et Scott *et al* (1975). En Angleterre, les isolats Fast even et Slow feathery décrits par Brown *et al* (1984) selon la morphologie et la vitesse de croissance des colonies *in vitro* sont assimilés aux types W et R (Hollins *et al*, 1985). Plus largement, Leroux *et al* (1985) font la relation entre, d'une part, -type W, variété *herpotrichoides* et isolat N ou I- et, d'autre part, -type R, variété *acuformis* et isolat L ou II-; toutefois Mauler et

Fehrmann (1987a) affirment que, d'après l'étude morphologique du champignon (caractéristiques des colonies et conidies), la classification en 2 variétés d'après Nirenberg (1981) ne recoupe pas parfaitement celle en 2 groupes de virulence.

Critères biochimiques

Les études électrophorétiques concernant *P herpotrichoides* sont toutes récentes (elles ont débuté en 1987). Elles comprennent, non seulement la mise en évidence des profils de protéines totales du mycélium, mais également la révélation de nombreux systèmes enzymatiques.

Les travaux de Bolik *et al* (1987) montrent qu'il est possible de différencier aisément les espèces *herpotrichoides*, *anguioides* et *aestiva* au sein du genre *Pseudocercospora* sur la base des protéines totales en conditions natives ou dénaturantes. En comparant les profils protéiques d'autres espèces de champignons parasites du pied des céréales (*Rhizoctonia cerealis*, *Fusarium* sp, *Microdochium nivale*), des bandes protéiques spécifiques de l'espèce *P herpotrichoides* ont été observées (Weege *et al*, 1991). Des bandes protéiques caractéristiques de chaque type de souches sont également mises en évidence (Bolik *et al*, 1987; Lind *et al*, 1987; Unger, 1989; Poupard et Cavelier, 1990; Weege *et al*, 1991); ce nombre de bandes spécifiques varie en fonction des auteurs (1-5 bandes); les différences à ce niveau peuvent provenir du nombre d'isolats étudiés (1-10 isolats de chaque type selon les auteurs) et des conditions électrophorétiques mises en œuvre dans ces différents travaux.

L'étude de Julian et Lucas (1990) met en évidence la difficulté de distinguer les 2 types de souches par leurs protéines solubles totales (nombre élevé de bandes protéiques, médiocre reproductibilité des profils), mais par contre, la différenciation est aisée en révélant certains systèmes enzymatiques, dont les systèmes estérase, glutamate-déshydrogénase, glucose-phosphate-isomérase et malate-déshydrogénase. Sur une centaine d'isolats de *P herpotrichoides* d'origine géographique différente, aucun n'a montré un profil iso-enzymatique intermédiaire entre type W et type R. La diversité géographique n'a induit aucune variation dans les bandes majeures d'iso-enzymes de chaque type d'isolats : une

grande homogénéité existe donc à l'intérieur d'un même type. Cette étude de polymorphisme enzymatique est en accord avec la classification de Nirenberg (1981). Quelques isolats à morphologie *in vitro* de type W ont cependant été classés dans le type R d'après leurs profils enzymatiques; ces isolats particuliers ont, par ailleurs, un pouvoir pathogène correspondant au type R.

D'autres travaux mettent également en évidence la différenciation des variétés *herpotrichoides* et *acuformis* par certains systèmes enzymatiques mais sur un nombre plus limité de souches : les systèmes étudiés sont les estérases mycéliennes et 2 groupes d'enzymes extracellulaires (pectine-méthyl-estérases et ribonucléases) (Unger, 1989; Weege *et al*, 1991).

Qu'il s'agisse de la séparation des protéines mycéliennes totales ou de la mise en évidence de certains systèmes enzymatiques, il semblerait que les études électrophorétiques puissent permettre de différencier les 2 types de souches de façon plus objective que les critères décrits dans la section *Critères morphologiques et physiologiques*; la mise en œuvre de ces techniques pourrait se révéler utile en routine pour la caractérisation de *P herpotrichoides*.

VARIABILITÉ DU POUVOIR PATHOGENE DE *P HERPOTRICHOIDES*

Nombreuses sont les données dans la littérature qui concernent les interactions entre *P herpotrichoides* et sa plante hôte; ces dernières sont étudiées la plupart du temps dans le but de sélectionner des génotypes résistants. Il nous a semblé intéressant de dégager plusieurs points concernant :

- la gamme d'hôtes et les spécialisations de ce champignon;
- l'incidence des types d'isolats et l'évolution de chaque type en relation avec le développement de la plante;
- la nature des relations entre types d'isolats installés sur la même plante.

Définition des types d'isolats d'après leur virulence

P herpotrichoides peut être décrit comme un parasite à large gamme d'hôtes; il est patho-

gène sur les différentes céréales, le blé, l'orge, le seigle et l'avoine. Il est également capable de se développer sur certaines graminées spontanées dont le chiendent, la fétuque élevée, le paturin, le vulpin des champs (Ponchet, 1959). La sensibilité du seigle et de l'avoine au parasite est toutefois minime (Foex et Rosella, 1934; Hårdh, 1953). L'*Aegilops* sp, graminée très voisine du blé, présente des différences de sensibilité à ce champignon. Les lignées les moins sensibles d'*Aegilops ventricosa* sont utilisées dans les programmes de sélection pour la résistance au piétin-verse (Doussinault et Dosba, 1977).

Lange de la Camp (1966a,b) définit 2 groupes de virulence :

- le groupe 1 comprend des isolats, dénommés « W » ou « *weizen* » issus en majorité de blé et d'orge dont l'agressivité, forte sur blé et orge, est négligeable sur seigle;
- le groupe 2 est constitué par des isolats appelés « R » ou « *roggen* » provenant principalement de seigle; leur pouvoir pathogène sur blé, orge et seigle est comparable.

Les observations de Scott *et al* (1975) confirment celles de Lange de la Camp : *in vivo*, des isolats particuliers issus de seigle (isolats « R » ou « *rye* ») se différencient également des autres isolats (« W » ou « *wheat* »), provenant de blé ou d'orge, par leur agressivité sur seigle identique à celle sur blé.

Ces auteurs introduisent la notion de groupes de virulence et non pas de formes spéciales chez *P herpotrichoides*. Il n'y aurait pas d'adaptation particulière du parasite à un hôte particulier, quelle que soit la plante d'origine de l'isolat. Cette remarque est reprise par Schreiber et Prillwitz (1985), mais de façon plus nuancée, avec l'idée d'une certaine spécificité de la variété *herpotrichoides* sur blé. De même certains isolats issus de seigle et décrits par Scott *et al* (1975) ont une forte affinité pour cette céréale et seraient moins adaptés à infecter le blé et l'orge.

Cunningham (1981) décrit un type supplémentaire (différent du type R), le type C (« *couch* »), et l'oppose au type W. Le pouvoir pathogène du type C, en plus de celui exprimé sur blé et sur orge, s'étend au chiendent.

Scott et Hollins (1980) résument les interactions existant entre types d'isolats et hôtes différentiels : à côté des types W, R et C, un type supplémentaire dont l'agressivité est observée seulement sur blé et *Aegilops squarrosa* est décrit. Les types R et C sont

également pathogènes sur cette dernière graminée tandis qu'aucun des types n'attaque *Aegilops ventricosa*.

Pouvoir pathogène des différents types de souches observé sur plantule et plante adulte

Les remarques concernant ce point sont sujettes à controverse : elles reflètent les résultats d'essais *in vivo* qui ne sont pas forcément réalisés dans les mêmes conditions (inoculum, support végétal, facteurs environnementaux). Des tendances peuvent toutefois être dégagées quant à l'agressivité comparée des 2 types de souches :

Ainsi, sur plantules de blé, le type W est-il en général plus pathogène que le type R, quel que soit le type d'inoculum (conidies, mycélium) (Fitt *et al*, 1987; Creighton *et al*, 1989). Hollins *et al* (1985) obtiennent des résultats n'allant pas dans ce sens, tandis que Brown *et al* (1984) n'observent pas de différences significatives entre les pouvoirs pathogènes de chaque type. Les souches W sont plus agressives sur blé que sur seigle, tandis que les souches R ont la même agressivité sur blé et sur seigle (Lange de la Camp, 1966b; Scott *et al*, 1975; Hollins *et al*, 1985). Des études plus récentes mettent en évidence que les 2 types d'isolats sont plus agressifs sur blé que sur seigle. Sur seigle, le pouvoir pathogène du type R est plus important que celui du type W (Mauler et Fehrmann 1987a; Creighton *et al*, 1989). Ces différents travaux ne sont pas réalisés dans les mêmes conditions de température (entre 7 et 15 °C selon les auteurs), or il semblerait que ce facteur joue un rôle déterminant sur l'agressivité des souches (Lange de la Camp, 1966b; Goulds et Fitt, 1991). Les travaux de Mauler et Fehrmann (1987a) et de Creighton *et al* (1989) remettent néanmoins en question l'opportunité de l'appellation des types de souches en fonction de leur virulence. Sur plantule d'orge, la différence de pouvoir pathogène entre type W et type R n'est pas distincte (Mauler et Fehrmann, 1987a).

Le pouvoir pathogène des différents types d'isolats déterminé sur plantule ne reflète pas toujours celui exprimé sur plante adulte (Higgins et Fitt, 1985).

Au stade plante adulte et en conditions contrôlées, l'agressivité des isolats R ou L sur tiges de blé est inférieure à celle des isolats

W ou N (Higgins et Fitt, 1985; Cavelier *et al*, 1988). Au champ, Bateman *et al* (1986) observent un pouvoir pathogène qui est supérieur pour le type R sur blé d'hiver. Ce dernier résultat demeure toutefois très ponctuel.

Relation entre l'évolution des deux types d'isolats et le développement de la plante hôte

Les remarques qui suivent constituent la synthèse de résultats d'essais en conditions contrôlées et de plein champ : ont été étudiées, d'une part, la progression du parasite dans la plante à travers les gaines jusqu'à la tige et, d'autre part, la relation entre le développement de la plante et l'intensité de la maladie provoquée par chacun des types.

Dans les conditions naturelles du Palatinat en Allemagne, Schreiber et Prillwitz (1985) isolent de façon importante la variété *acufomis* à tous les stades étudiés (21-25 : tallage, 29-30 : fin tallage-redressement, 51-59 : gaine éclatée-épi dégagé) avec une augmentation de ce type d'isolat à tous les stades.

En France, il est possible d'isoler les 2 types à tous les stades de la plante (l'isolement d'un type déterminé est plus en rapport avec l'origine géographique de l'échantillon végétal); de façon générale, le type L est également isolé plus fréquemment en fin de végétation de la céréale (Leroux et Gredt, 1988b).

En ce qui concerne le passage à travers les gaines, en conditions contrôlées sur blé, Schreiber et Prillwitz (1985) observent un développement semblable des 2 variétés jusqu'à la septième gaine, puis à partir de cette dernière, une évolution plus rapide de la variété *herpotrichoides*.

Mauler et Fehrmann (1987a,b) en étudiant les différents stades de l'infection sur différentes variétés de blé ont remarqué que, quelle que soit la sensibilité de la céréale, les processus de l'infection liés au type R sont plus lents que ceux dus au type W et ne conduisent pas au niveau d'attaque élevé engendré par ce dernier type.

Cavelier *et al* (1987) montrent que l'agressivité du type N est supérieure à celle du type L à la montaison : au stade 39, le type N est présent sur la tige, contrairement au type L. La fréquence des isolats de type L observée sur gaines est toujours voisine de celle de l'inoculum de départ, alors qu'au moment du

passage sur tige, cette fréquence est généralement inférieure. A la maturation, l'intensité des attaques peut être cependant identique pour les 2 types d'isolats.

En Belgique, il n'a pas été observé de différence de pénétration à travers les gaines entre les variétés *herpotrichoides* et *acuformis*, cependant le passage de la dernière gaine à la tige est plus lent pour la variété *acuformis*; la section nécrosée provoquée par la variété *herpotrichoides* à la maturation est plus importante que celle causée par la variété *acuformis* (Van Schingen *et al*, 1989; Moreau *et al*, 1990).

Sur orge, la différence d'évolution entre les 2 types d'isolats est moins distincte. Sur seigle, les symptômes sont d'intensité identique pour les 2 types jusqu'à la cinquième gaine; seule la variété *acuformis* parvient sur la huitième gaine (Schreiber et Prillwitz, 1985; Mauler et Fehrmann, 1987a).

Des essais de contamination des différents types d'isolats à différents stades de la plante montrent les résultats suivants: sur blé, l'attaque provoquée par le type W est plus importante si la contamination a lieu à des stades plus précoces (13–31) que tardifs (37–39); le type R entraîne moins de dégâts que le type W pour une contamination réalisée au stade 13. L'intensité de maladie est identique pour les 2 types en contaminant au stade 31 (Mauler et Fehrmann, 1987b).

À différentes dates de contamination (aux stades 3 feuilles, tallage ou début montaison), il n'y a pas de différence de pouvoir pathogène observé entre type N et type L à la maturation. Cependant, plus l'inoculum de type L est apporté tardivement, plus le pouvoir pathogène de ce type d'isolats diminue (Cavelier *et al*, 1987).

Pouvoir pathogène d'une population en mélange

Dans la nature, il n'est pas rare que les 2 types d'isolats coexistent sur la même plante hôte, voire au sein d'une même lésion (Leroux et Gredt, 1988b); face à ces situations de mélange d'isolats, il semble intéressant de préciser la nature des interactions entre les types d'isolats *in vivo*, celle-ci pouvant expliquer en partie l'évolution des populations. Il s'agit là encore de résultats d'essais biologiques en environnement artificiel ou naturel.

Dans certains essais réalisés en conditions contrôlées, le mélange des 2 types d'isolats en proportions équivalentes montre un pouvoir pathogène inférieur à celui de chacun des isolats considéré séparément. Ce phénomène est observable sur jeune plante comme sur plante adulte. Au stade plantule, le pouvoir pathogène du mélange d'isolats peut toutefois atteindre celui du type L. L'agressivité d'un inoculum mixte (type N apporté à un stade donné de la plante suivi du type L apporté à un stade ultérieur) est moindre que celle du type N. Dans ce cas, les lésions des plantes contaminées par le mélange des 2 types d'isolats sont principalement causées par le type L. Ce dernier résultat tend à montrer que le type L générerait le développement du type N. Un isolat de type L est capable de se développer en présence d'un isolat de type N sauf si la proportion de l'isolat L est très faible dans l'inoculum de départ (Cavelier *et al*, 1987 et 1990b).

En conditions de plein champ, sur plante contaminée par le mélange des 2 types d'isolats, Moreau *et al* (1990) observent au stade maturation une section nécrosée intermédiaire entre celles provoquées par un isolat *herpotrichoides* et un isolat *acuformis*, tandis que le développement du mélange d'isolats sur gaines est similaire à celui des 2 types d'isolats considérés séparément.

Dans les conditions naturelles, la variété *herpotrichoides* peut s'installer sur le blé et l'orge déjà contaminés par la variété *acuformis* mais pas sur le seigle. La variété *acuformis* s'installe en présence d'*herpotrichoides* quelle que soit la plante hôte (Schreiber et Prillwitz, 1985).

VARIABILITÉ DE *P HERPOTRICHOIDES* VIS-À-VIS DE FONGICIDES

Les traitements fongicides contre le piétin-verse se sont généralisés avec l'intensification des cultures de blé en Europe de l'Ouest et du Nord dans les années 1970. Les produits du groupe des benzimidazoles et thiophanates se sont d'abord montrés les plus efficaces, puis des souches résistantes à ce type de produit sont apparues; il s'agissait du premier cas de résistance en culture de céréales. Par la suite, d'autres produits ont été utilisés: un imidazole, le prochloraze et des triazoles.

Les isolats de *P herpotrichoides* ne sont pas sensibles de la même façon aux différentes molécules utilisées, de plus l'acquisition de résistance a induit un certain nombre de phénotypes qui réagissent de façon spécifique à un type de molécule bien précis. Il s'agit là d'une variabilité ayant des conséquences pratiques importantes mais qui peut également servir de marqueur dans l'étude de l'évolution des populations du parasite.

Variabilité de *P herpotrichoides* et sensibilité aux fongicides benzimidazoles et thiophanates

L'apparition des souches résistantes aux benzimidazoles et thiophanates au début des années 1980 a suscité la mise en œuvre de nombreuses recherches dans les différents pays européens concernés par ce problème, susceptible de conséquences économiques importantes. Les études se sont ainsi orientées vers la caractérisation *in vitro* des souches résistantes, ainsi que vers le comportement *in vivo* de populations constituées de souches résistantes. Celles-ci ont pour principal objectif de préciser l'évolution de la résistance en conditions naturelles de façon à limiter son développement et proposer une alternative à l'utilisation de telles matières actives.

Sensibilité *in vitro* de *P herpotrichoides* aux fongicides antimétaboliques

L'étude *in vitro* de la résistance des isolats aux fongicides antimétaboliques indique qu'à ce niveau la variabilité chez *P herpotrichoides* est importante (Leroux et Cavelier, 1983; Brown *et al*, 1984; Bateman *et al*, 1985; Hocart *et al*, 1990). Sept phénotypes notés de A à G sont en effet décrits en fonction des niveaux de résistance aux benzimidazoles et N-phénylcarbammates. Seul le type A est sensible au carbendazime, tandis que les types B, C, D et E sont fortement résistants et les types F et G faiblement résistants à cette matière active. La résistance croisée positive est toujours observée entre le carbendazime, le bénomyl, le thiabendazole et le thiophanate-méthyl.

Les phénotypes B et C présentent une sensibilité accrue aux phénylcarbammates, comparativement au type A, résistant : il existe donc

une résistance croisée négative entre les benzimidazoles et les phénylcarbammates. Les types D, E, F et G ne sont pas concernés par ce type de résistance (ils sont en outre fortement résistants au diéthofencarbe, fongicide de la famille des phénylcarbammates). Notons enfin que les types A, B, C, D et E sont les plus communs parmi les isolats provenant de blé tendre d'hiver et que tous ces phénotypes décrits (de A à G) existent au sein de chaque type d'isolat I ou N et II ou L (Leroux *et al*, 1985; Leroux et Gredt, 1987, 1988a).

Pouvoir pathogène et capacité de développement comparés des souches sensibles et résistantes aux fongicides benzimidazoles et thiophanates.

Les études comparatives du comportement de souches sensibles et résistantes ont été entreprises dans le but de connaître l'importance de ce phénomène tant au plan du pouvoir pathogène des différents isolats qu'à celui de sa persistance.

Le pouvoir pathogène sur blé d'un isolat résistant est comparable à celui d'un isolat sensible du même type de virulence que le premier (Brown *et al*, 1984; Cavelier et Le Page, 1985; Creighton *et al*, 1989).

La capacité de survie des souches résistantes de phénotypes B et C définis par Leroux *et al* (1985) semble supérieure à celle des souches sensibles. Après contamination de plantes par le mélange en proportions variables de 2 isolats, l'un sensible et l'autre résistant aux benzimidazoles et thiophanates, la fréquence de la souche résistante après passage sur la plante hôte est toujours supérieure à la fréquence existant dans l'inoculum de départ (Leroux *et al*, 1985; Cavelier et Le Page, 1985; Cavelier *et al*, 1985, 1988).

Relations entre les types de sensibilité aux benzimidazoles et thiophanates et les types d'isolats caractérisés par leur virulence, leur physiologie ou morphologie *in vitro*

Quel que soit le type d'isolat concerné, l'utilisation de benzimidazoles et thiophanates conduit à la sélection d'isolats résistants (Bateman *et al*, 1985). Les isolats résistants aux benzimidazoles et thiophanates appartiennent aux 2 types d'isolats, mais un plus grand nom-

bre d'isolats résistants sont du type *acuformis* (Sanders *et al*, 1986), King et Griffin (1985), Hoare *et al* (1986), Creighton et Bateman (1988) constatent également que la résistance est plus fréquente chez le type R que chez le type W. Plusieurs équipes anglaises émettent l'hypothèse que les traitements à base de benzimidazoles et thiophanates sélectionnent les isolats résistants à ces matières actives et les isolats de type R, mais la sélection de ces 2 caractères se fait de façon indépendante (Hollins *et al*, 1985; Bateman *et al*, 1985; Hoare *et al*, 1986; Coskun *et al*, 1987).

Variabilité de *P herpotrichoides* en fonction de la sensibilité des isolats aux inhibiteurs de la biosynthèse des stérols

Des fongicides inhibiteurs de la biosynthèse des stérols sont utilisés en remplacement des benzimidazoles et thiophanates dans la lutte contre le piétin-verse : il s'agit d'inhibiteurs de la C-14 déméthylase appartenant au groupe des imidazoles (prochloraze) ou à celui des triazoles (flusilazole). Pour cette catégorie de produits, on ne peut parler véritablement de résistance; cependant la sensibilité réduite de certains isolats à ces matières actives permet de les subdiviser en différents types.

Sensibilité *in vitro* des isolats aux inhibiteurs de la biosynthèse des stérols

En France, 3 types d'isolats sont distingués en fonction de leur sensibilité à certains inhibiteurs de la biosynthèse des stérols, sensibilité aux triazoles en particulier. Le type Na ou la est sensible *in vitro* aux inhibiteurs de la biosynthèse des stérols : les CI_{50} « mycélium » varient en fonction des molécules étudiées, elles sont en moyenne de 0,05 mg/l et de 0,2 mg/l pour le flusilazole et le cyproconazole respectivement. Les types Nb ou lb et L ou II sont peu sensibles à de nombreux inhibiteurs de la C-14 déméthylase dont les triazoles (on observe une résistance croisée pour tous les triazoles) : les CI_{50} « mycélium » vis-à-vis du flusilazole et du cyproconazole sont respectivement de 0,7 et 9 mg/l pour le type Nb et de 0,6 et 8 mg/l pour le type L; les types Nb et L demeurent toutefois sensibles à certains composés comportant l'hétérocycle imidazole (Leroux et Gredt, 1988a). Parmi les

isolats de type Nb, il est possible de différencier 2 catégories, les types Nb₁ et Nb₂ dont les CI_{50} « mycélium » vis-à-vis du triadiménol sont respectivement inférieures et supérieures à 10 mg/l (Leroux et Gredt, 1985). Récemment des souches de type II ou L, notées IIp résistantes au prochloraze ont été isolées : leurs niveaux de résistance sont de l'ordre de 20–30. Ces souches peuvent présenter une sensibilité réduite (ex : flusilazole) ou accrue (ex : cyproconazole, triadiménol) vis-à-vis d'autres inhibiteurs de la C-14 déméthylation des stérols, comparativement au type II ou L, sensible au prochloraze (Leroux et Marchegay, 1991).

Les inhibiteurs de la $\Delta 14$ réductase ou de la $\Delta 7 \rightarrow \Delta 8$ isomérase, tel que le fenpropimorphe, sont moins actifs sur les isolats de type L ou II que sur les isolats de type N ou I, contrairement à ce que l'on observe avec le tridémorphe (Leroux *et al*, 1988).

Comportement *in vivo* des inhibiteurs de la biosynthèse des stérols sur les populations de *P herpotrichoides*

En conditions contrôlées, comme en plein champ, les 2 types d'isolats sont sensibles à l'application de prochloraze, quelle que soit la date de traitement après la contamination. Le type L est peu sensible aux triazoles (flusilazole, tébuconazole). Par rapport à la date de contamination, seule l'utilisation précoce de flusilazole permet la maîtrise de ce type d'isolat. Le flusilazole est le plus efficace des triazoles actuels sur les isolats Na, mais son activité peut décroître en cas d'application tardive après la contamination.

Un inoculum composé par le mélange des 2 types d'isolats (type Na et type L) en proportions égales, a un comportement proche de celui du type Na, ceci quel que soit le fongicide apporté (prochloraze, flusilazole). Les traitements à base de triazoles déplacent l'équilibre existant entre les 2 types d'isolats dans un sens favorable à l'installation du type L (Cavelier *et al*, 1987 et 1988; Cavelier, 1988). En Belgique, dans le cas de population en mélange, Van Schingen *et al* (1989) observent également un phénomène de sélection des isolats *acuformis* en présence de traitement à base de flusilazole.

La sensibilité *in vivo* aux triazoles (flusilazole, cyproconazole) des isolats de type Nb

est semblable à celle des isolats de type L, elle est donc nettement plus faible que celle des isolats de type Na. Sur les mélanges d'isolats en proportions équivalentes, le flusilazole a une activité réduite sur l'inoculum mixte constitué d'un isolat L et d'un isolat Nb, alors que son activité est bonne sur un isolat Na associé à un isolat L ou Nb (Cavelier *et al*, 1990a).

CONCLUSION

Présent dans les régions tempérées, *P herpotrichoides* est un champignon qui possède une grande variabilité. L'étude de cette dernière a conduit à différents types de caractérisation s'appuyant sur la morphologie, la physiologie, la virulence ou la sensibilité aux fongicides. Malgré le rapprochement établi entre type W, N ou I et variété *herpotrichoides* d'une part, type R, L ou II et variété *acuformis* d'autre part, le recoupement entre ces différentes dénominations n'est pas parfait (présence d'isolats à morphologie *in vitro* ne correspondant pas au groupe de virulence, par exemple). Les 2 variétés décrites par Nirenberg (1981) ne recouvrent pas toutes les typologies existantes (présence d'isolats de type intermédiaire). Les contradictions observées dans les résultats concernant la virulence des souches indiquent que ce critère lourd à mettre en œuvre est difficilement utilisable pour la classification des types d'isolats; cependant il reste valable si l'on étudie le pouvoir pathogène des souches à 10 °C sur du seigle sélectionné sensible (Doussinault, comm pers).

L'étude de la variabilité protéique et enzymatique du champignon quant à elle, est une voie qui a déjà donné des résultats intéressants. Néanmoins, d'autres méthodes de caractérisation plus fines de l'agent pathogène, en particulier celles permettant une approche moléculaire, sont envisageables. Une étude récente de morphologie et d'ultrastructure *in vivo* des 2 types de souches observés en microscopie électronique met également en évidence des différences entre types (Daniels *et al*, 1991).

La mise au point de méthodes de protection raisonnée passe par l'utilisation de cultivars résistants, par une meilleure utilisation donc une meilleure connaissance de l'activité des

fongicides. La recherche des sources de résistance a déjà permis d'obtenir des géniteurs possédant un bon niveau de résistance à partir d'*Aegilops ventricosa* (Doussinault *et al*, 1983; Jahier *et al*, 1989). Nous avons vu que *P herpotrichoides* présentait une certaine variabilité en fonction de sa sensibilité aux molécules fongicides, mais qu'également l'application de certaines matières actives provoquait un déplacement d'équilibre des populations du parasite. Une caractérisation précoce des différents types d'isolats permettrait d'adapter au mieux les traitements fongicides. La mise en œuvre de techniques de détection du champignon, telle que le test ELISA, peut permettre d'obtenir des informations plus précises; il est intéressant, en particulier, de détecter le champignon de façon précoce en l'absence de symptômes, de quantifier éventuellement le mycélium présent dans la plante et de déterminer ensuite un seuil de nuisibilité (Smith *et al*, 1990). Là encore, des méthodes de détection plus sensibles que les techniques sérologiques, c'est-à-dire celles ayant pour support l'ADN ou l'ARN du champignon seraient d'un intérêt certain. L'amplification enzymatique *in vitro* de l'ADN ou PCR (*polymerase chain reaction*) est actuellement à l'étude pour la détection de divers agents pathogènes (Bertheau et Tempe, 1990) et pourrait être appliquée au « modèle » piétin-verse. Des travaux sont actuellement en cours au laboratoire et devraient permettre la mise au point de sondes moléculaires spécifiques de chaque type d'isolat utilisables en détection.

La forme parfaite de *P herpotrichoides*, *Tapesia yallundae* Wallwork et Spooner (1988) a été observée pour la première fois en Australie en 1986 (Wallwork, 1987). Depuis, elle a été également signalée en Nouvelle-Zélande (Sanderson et King, 1988) et plus récemment en Europe (Hunter, 1989; King, 1990). Actuellement, son importance pratique n'est pas connue. Les ascospores ont certainement une capacité de dissémination plus importante que les conidies. Moreau *et al*, (1989) ont montré que les isolats provenant des ascospores d'une même apothécie peuvent être les uns sensibles, les autres résistants au bénomyl. *T yallundae* pourrait servir de support d'études concernant la génétique de la virulence et celle de la résistance aux fongicides, et donc permettre d'aborder d'une autre manière la variabilité existant chez cet agent pathogène.

RÉFÉRENCES

- Bateman GL, Smith C, Creighton NF, Li KY, Hollomon DW (1985) Characterization of wheat eyespot populations before development of fungicide resistance. *Trans Br Mycol Soc* 85, 335-384
- Bateman GL, Fitt BDL, Creighton NF, Hollomon DW (1986) Seasonal changes in populations of *Pseudocercospora herpotrichoides* (eyespot) in wheat crops. In: *Proc Br Insect Fungic Conf Brighton 2*, 441-446
- Bertheau Y, Tempe J (1990) L'amplification enzymatique *in vitro* d'ADN, ou PCR: une technique d'avenir pour la détection des agents phytopathogènes? *Phytoma* 423, 39-43
- Bolik M, Casper R, Lind V (1987) Einsatz serologischer und gelelektrophoretischer Verfahren zum Nachweis von *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Z Pflanzenkr Pflanzenschutz* 94, 449-456
- Brown MC, Taylor GS, Epton HAS (1984) Carbendazim resistance in the eyespot pathogen *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Plant Pathol* 33, 101-111
- Cavelier N (1988) Variability of the sensitivity of different isolates of *Pseudocercospora herpotrichoides* to sterol biosynthesis inhibitor fungicides. In: *Cereal breeding related to integrated cereal production*. Proc Conf Cereal Sect, Eucarpia Wageningen, 140-144
- Cavelier N, Le Page D (1985) Caractéristiques de souches de *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton, agent du piétin verse des céréales, résistantes aux fongicides benzimidazoles et thiophanates: pouvoir pathogène, capacité de développement. *Premières Journ Études Maladies Plant Ann ANPP* t 1, 49-55
- Cavelier N, Leroux P, Hanrion M, Cure B (1985) Résistance de *Pseudocercospora herpotrichoides* aux benzimidazoles et thiophanates chez le blé d'hiver en France. *Bull OEPP* 15, 495-502
- Cavelier N, Rousseau M, Le Page D (1987) Variabilité de *Pseudocercospora herpotrichoides*, agent du piétin-verse des céréales: comportement *in vivo* de deux types d'isolats et d'une population en mélange. *Z Pflanzenkr Pflanzenschutz* 94, 590-599
- Cavelier N, Creighton NF, Prunier M (1988) Variabilité intraspécifique de *Pseudocercospora herpotrichoides*, agent du piétin-verse des céréales: pouvoir pathogène de deux types de souches. In: *2^e Conf Int Maladies Plant Bordeaux*. Ann ANPP, 227-235
- Cavelier N, Lucas E, Prunier M (1990a) Sensibilité de différents isolats de *Pseudocercospora herpotrichoides* à des fongicides inhibiteurs de la biosynthèse de l'ergostérol. *Meded Fac Landbouwwet Rijksuniv Gent* 55, 989-995
- Cavelier N, Poupard P, Lucas E (1990b) Relations between two types of isolates of *Pseudocercospora herpotrichoides*, the cause of eyespot of cereals. In: *Biotic interactions and soil-borne diseases*. 1^{er} Congr Soc Eur Phytopathol, Wageningen, 147-153
- Coskun H, Bateman GL, Hollomon DW (1987) Changes in population structure of carbendazim resistant eyespot in wheat and barley between spring and summer 1984. *Trans Br Mycol Soc* 85, 335-384
- Creighton NF (1989) Identification of W-type and R-type isolates of *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Plant Pathol* 38, 484-493
- Creighton NF, Bateman GL (1988) Improved diagnosis of eyespot pathotypes: application of a new method. In: *Brighton Crop Protec Conf Pests and Diseases* 8C-27, 1023-1027
- Creighton NF, Cavelier N, Fitt BDL (1989) Pathogenicity to wheat and rye of *Pseudocercospora herpotrichoides* isolates from France and the UK-*Mycol Res* 92, 13-17
- Cunningham PC (1981) Occurrence, role and pathogenic traits of a distinct pathotype of *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Trans Br Mycol Soc* 76, 3-15
- Daniels A, Lucas JA, Peberdy JF (1991) Morphology and ultrastructure of W and R pathotypes of *Pseudocercospora herpotrichoides* on wheat seedlings. *Mycol Res* 95, 385-397
- Doussinault G, Dosba F (1977) An investigation into increasing the variability for resistance to eyespot in wheat. *Z Pflanzenzücht* 79, 122-133
- Doussinault G, Dosba F, Jahier J (1983) New results on the improvement of the level of resistance to eyespot in wheat. In: *Proc 6th Int Wheat Genet Symp*, Kyoto, 193-198
- Evans ME, Rawlinson CJ (1977) Stem sugars: a possible factor affecting the resistance of wheat to *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Phytopathol Z* 89, 37-43
- Fehrmann H, Schrödter H (1971) Okologische Untersuchungen zur Epidemiologie von *Cercospora herpotrichoides* I Die jahreszeitliche Abhängigkeit von Weizeninfektionen im Freiland. *Phytopathol Z* 74, 161-174
- Fitt BDL (1985) Factors affecting the development of eyespot (*Pseudocercospora herpotrichoides*) lesions in wheat. *Z Pflanzenkr Pflanzenschutz* 92, 455-463
- Fitt BDL, Creighton NF, Bateman GL (1987) Pathogenicity to wheat seedlings of wheat-type and rye-type isolates of *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Trans Br Mycol Soc* 88, 149-155
- Fitt BDL, Goulds A, Polley RW (1988) Eyespot (*Pseudocercospora herpotrichoides*) epide-

- miology in relation to prediction of disease severity and yield loss in winter wheat – a review. *Plant Pathol* 37, 311-328
- Foex E, Rosella E (1934) Étude sur les piétins des céréales. *CR Séances Acad Agric Fr* 20, 480-483
- Goulds A, Fitt BDL (1988) The comparative epidemiology of eyespot (*Pseudocercospora herpotrichoides*) types in winter cereal crops. In: *Pests and Diseases*. Brighton Crop Protec Conf, 1035-1040
- Goulds A, Fitt BDL (1990a) Effects of fungicide timing on the severity of eyespot on winter wheat or winter barley inoculated with W-type or R-type isolates of *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Crop Protect* 9, 265-270
- Goulds A, Fitt BDL (1990b) The development of eyespot on seedling leaf sheaths in winter wheat and winter barley crops inoculated with W-type or R-type isolates of *Pseudocercospora herpotrichoides*. *J Phytopathol* 130, 161-173
- Goulds A, Fitt BDL (1991) Prediction of eyespot severity on winter wheat or winter barley inoculated with W-type or R-type isolates of *Pseudocercospora herpotrichoides*. *J Phytopathol* 132, 105-115
- Hårdh JE (1953) Kevätvehnan Kahutähkaisydestä sekä sen syistä Suomessa. *Valtion Maatalousk. Julk* 140
- Higgins S, Fitt BDL (1985) Pathogenicity of *Pseudocercospora herpotrichoides* isolates to wheat seedlings and adult plants. *Z Pflanzenkr Pflanzenschutz* 92, 176-185
- Hoare FA, Hunter T, Jordan VWL (1986) Influence of spray programmes on development of fungicide resistance in the eyespot pathogen of wheat, *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Plant Pathol* 35, 506-511
- Hocart MJ, Lucas JA, Peberdy JF (1990) Resistance to fungicides in field isolates and laboratory induced mutants of *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Mycol Res* 94, 9-17
- Hollins TW, Scott PR (1980) Epidemiology of eyespot (*Pseudocercospora herpotrichoides*) on winter wheat, with particular reference to the period of infection. *Ann Appl Biol* 95, 19-29
- Hollins TW, Scott PR, Paine JR (1985) Morphology, benomyl resistance and pathogenicity to wheat and rye of isolates of *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Plant Pathol* 34, 272-283
- Hunter T (1989) Occurrence of *Tapesia yallundae*, teleomorph of *Pseudocercospora herpotrichoides*, on unharvested wheat culms in England. *Plant Pathol* 38, 598-603
- Jahier J, Tanguy AM, Doussinault G (1989) Analysis of the level of eyespot resistance due to genes transferred to wheat from *Aegilops ventricosa*. *Euphytica* 44, 55-59
- Julian AM, Lucas JA (1990) Isozyme polymorphism in pathotypes of *Pseudocercospora herpotrichoides* and related species from cereals. *Plant Pathol* 39, 178-190
- King AC (1990) First record of *Tapesia yallundae* as the teleomorph of *Pseudocercospora herpotrichoides* var *acuformis*, and its occurrence in the field in the Federal Republic of Germany. *Plant Pathol* 39, 44-49
- King JE, Griffin MJ (1985) Survey of benomyl resistance in *Pseudocercospora herpotrichoides* on winter wheat and barley in England and Wales in 1983. *Plant Pathol* 34, 272-283
- Lange de la Camp M (1966a) Die Wirkungsweise von *Cercospora herpotrichoides* Fron, dem Erreger der Halmbruchkrankheit des Getreides I. Feststellung der Krankheit. Beschaffenheit und Infektionsweise ihres Erregers. *Phytopathol Z* 55, 34-66
- Lange de la Camp M (1966b) Die Wirkungsweise von *Cercospora herpotrichoides* Fron, dem Erreger der Halmbruchkrankheit des Getreides II. Aggressivität des Erregers. *Phytopathol Z* 56, 155-190
- Leroux P, Cavelier N (1983) Caractéristiques des souches de *Pseudocercospora herpotrichoides*, agent du piétin-verse des céréales résistantes aux fongicides benzimidazoles et thiophanates. *Déf Vég* 222, 231-237
- Leroux P, Gredt M (1985) Variabilité de la sensibilité de *Pseudocercospora herpotrichoides*, agent du piétin-verse des céréales, à des inhibiteurs de la biosynthèse des stérols. *C R Séances Acad Sci Paris Sér III* 301, 785-788
- Leroux P, Gredt M (1987) Caractéristiques de souches de *Pseudocercospora herpotrichoides*, agent du piétin-verse des céréales résistantes aux carbendazime et thiabendazole; *C R Séances Acad Sci Paris Sér III t* 305, 395-398
- Leroux P, Gredt M (1988a) Caractérisation des souches de *Pseudocercospora herpotrichoides*, agent du piétin-verse des céréales résistantes à des substances antimétaboliques et à des inhibiteurs de la biosynthèse des stérols. *Agronomie* 8, 719-729
- Leroux P, Gredt M (1988b) Résistance de *Pseudocercospora herpotrichoides*, agent du piétin-verse des céréales, vis-à-vis de produits antimicrotubules et d'inhibiteurs de la biosynthèse des stérols. In: *2^e Conf Int Maladies Plant Bordeaux*. *Ann ANPP*, 1313-1320
- Leroux P, Marchegay P (1991) Caractérisation des souches de *Pseudocercospora herpotrichoides*, agent du piétin-verse des céréales, résistantes au prochloraze, isolées en France sur blé tendre d'hiver. *Agronomie* 11 767-776
- Leroux P, Gredt M, Van Berkel M, Cavelier N, Le Page D (1985) Caractéristiques des souches de

- Pseudocercospora herpotrichoides* isolées en France sur blé d'hiver. *Fungic Crop Protec BCPC Monograph* 31, 371-374
- Leroux P, Gredt M, Boeda P (1988) Resistance to inhibitors of sterol biosynthesis in field isolates or laboratory strains of the eyespot pathogen *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Pestic Sci* 23, 119-129
- Lind V, Casper R, Bolik M, Zuchner S (1987) Die Anwendung einer serologischen Methode zum Nachweis des Befall mit *Pseudocercospora herpotrichoides*. In: *Vereinigung österreichischer Pflanzenzüchter. Bericht über die Arbeitstagung 1987 der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtleiter*. Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft Gumpenstein Österreich, 295-305
- Maraite H, Delforge C, Meunier S, Tetelain A (1985) Distribution of MBC-resistance in *Pseudocercospora herpotrichoides* on winter wheat in Belgium. *Meded Fac Landbouwwet Rijksuniv Gent* 50, 1173-1180
- Mauler A, Fehrman H (1987a) Erfassung der Anfälligkeit von Weizen gegenüber *Pseudocercospora herpotrichoides*. I. Untersuchungen zur Pathogenität verschiedener Formen des Erregers. *Z Pflanzenkr Pflanzenschutz* 94, 630-636
- Mauler A, Fehrman H (1987b) Erfassung der Anfälligkeit von Weizen gegenüber *Pseudocercospora herpotrichoides*. II. Zur Entwicklung eines Resistenztests an Jungpflanzen. *Z Pflanzenkr Pflanzenschutz* 94, 637-648
- Moreau JM, Van Schingen JC, Maraite H (1989) Detection of *Tapesia yallundae*, the teleomorph of *Pseudocercospora herpotrichoides* on wheat stubble in Belgium. *Meded Fac Landbouwwet Rijksuniv Gent* 54 (2b), 555-559
- Moreau JM, Van Schingen JC, Maraite H (1990) Épidémiologie de *Pseudocercospora herpotrichoides* var *acuformis* et var *herpotrichoides* sur froment d'hiver, démonstration d'un cycle secondaire. *Meded Fac Landbouwwet Rijksuniv Gent* 55 (3a), 889-898
- Nirenberg HI (1981) Differenzierung der Erreger der Halmbruchkrankheit I. Morphologie. *Z Pflanzenkr Pflanzenschutz* 88, 241-248
- Nirenberg HI (1984) Differenzierung der Erreger der Halmbruchkrankheit II. Physiologische Reaktionen in Kultur. *Z Pflanzenkr Pflanzenschutz* 91, 225-235
- Ponchet J (1959) La maladie du piétin-verse des céréales, *Cercospora herpotrichoides*: importance agronomique, biologie, épiphytologie. *Ann Epiphyt* 10, 46-89
- Poupard P, Cavellier N (1990) Variabilité intraspécifique de *Pseudocercospora herpotrichoides*: caractérisation biochimique des différents types de souches par électrophorèse et modifications des profils estérasiques en relation avec la sensibilité du champignon à certains fongicides inhibiteurs de la biosynthèse de l'ergostérol. 2^e *Cong Soc Fr Phytopathol* Montpellier
- Rapilly F, Laborie Y, Eschenbrenner P, Choissnel E, Lacroze F (1979) La prévision du piétin-verse sur blé d'hiver *Perspect Agric* 23, 30-40
- Sanders PL, De Waard MA, Loerakker WM (1986) Resistance to carbendazim in *Pseudocercospora herpotrichoides* from Dutch wheat fields. *Neth J Plant Pathol* 92, 15-20
- Sanderson FR, King AC (1988) Field occurrence of *Tapesia yallundae*, the teleomorph of *Pseudocercospora herpotrichoides* *Aust Plant Pathol* 17, 20-21
- Schreiber MT, Prillwitz HG (1985) Vorkommen von *Pseudocercospora-taxa* an Wintergetreide in Rheinland-Pfalz. *Nachrichtenbl Dtsch Pflanzenschutzdienst* 37 (10), 145-150
- Schreiber MT, Prillwitz HG (1986) Untersuchungen zur Pathogenität, Virulenz und Wirtsspezifität von *Pseudocercospora-taxa* an Wintergetreide. *Nachrichtenbl Dtsch Pflanzenschutzdienst* 38 (5), 65-71
- Scott PR, Hollins TW (1980) Pathogenic variation in *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Ann Appl Biol* 94, 297-300
- Scott PR, Hollins TW, Muir P (1975) Pathogenicity of *Cercospora herpotrichoides* to wheat, barley, oats and rye. *Trans Br Mycol Soc* 65, 529-538
- Smith CM, Saunders DW, Allison DA, Johnson LEB, Labit B, Kendall SJ, Hollomon DW (1990) Immunodiagnostic assay for cereal eyespot: novel technology for disease detection. In: *Pests and Diseases*. Brighton Crop Protec Conf 7C-17, 763-770
- Unger JG (1989) Entwicklung und Erprobung eines ELISA (Enzyme-linked immunosorbent assay) zum Nachweis von *Fusarium culmorum* (WG-SM) Sacc und *Pseudocercospora herpotrichoides* (FRON) Deigh in Weizen. Doktorarbeit, Georg-August-Universität Göttingen, 134 p
- Van Schingen JC, Moreau JM, Maraite H, Meeus P (1989) Maladies du pied sur froment d'hiver. *Parasitica* 45 (2-3), 49-55
- Wallwork H (1987) A *Tapesia*-like teleomorph for the eyespot fungus *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Aust Plant Pathol* 16, 92-93
- Wallwork H, Spooner B (1988) *Tapesia yallundae* – the teleomorph of *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Trans Br Mycol Soc* 91 (4), 703-705
- Weege D, Poupard P, Frei U, Lind V (1991) Electrophoretic identification of pathogen-specific proteins of foot rot-inducing fungi of wheat. *Z Pflanzenkr Pflanzenschutz* 98, 1-12