

PHYTOPHTHORA SPP. AGENTS DES MALADIES DE DIVERSES PLANTES

Jean POHE

Laboratoire de Pathologie et de Biologie Végétales, Département Agriculture et ressources Animales, Institut National Polytechnique Félix Houphouët Boigny de Yamoussoukro, Côte d'Ivoire

*Correspondance, e-mail : pohejean@yahoo.fr

RÉSUMÉ

Les *Phytophthora* ont fait l'objet de nombreuses études, de la description morphologique à l'analyse iso enzymatique ou moléculaire, depuis l'apparition du Mildiou de la pomme de terre dû à *Phytophthora infestans* à l'origine de nombreux problèmes sociaux. A l'heure actuelle, le genre *Phytophthora* est facilement identifiable, seule la détermination de quelques espèces à cause des nombreuses imbrications morphologiques présente encore des difficultés qui pourraient être levées avec l'usage d'autres analyses telles que les techniques modernes de biologie moléculaire. Les *Phytophthora* sont polyphages et cosmopolites grâce à leur évolution et leur adaptation à différents milieux. La variabilité des formes de reproduction et des propagules et l'association de plusieurs espèces sur une même plante leur confèrent le pouvoir d'être à l'origine de nombreuses et importantes infections des plantes. Aussi, l'étroite liaison de la production des propagules, particules infectieuses de ces agents pathogènes et l'eau fait-elle de ces affections des épidémies saisonnières dont le contrôle est géré sur la base de la connaissance de leur biologie.

Mots-clés : *Phytophthora, morphologie, biologie, reproduction, infection, plante.*

ABSTRACT

PHYTOPHTHORA SPP. AGENTS OF DISEASES VARIOUS PLANTS

Phytophthora were the subject of many studies on morphology description and molecular technics, since the appearance of the Mildew of potato from *Phytophthora infestans* attacks at the origin of many social problems. At present, the *Phytophthora* genus is easily identifiable, but the determination of few species, because of the many morphological overlaps, still presents some difficulties which it is necessary to overcome while making use of the modern molecular biology. *Phytophthora* are polyphagous and cosmopolitan thanks to their evolution and their

Jean POHE

adaptation to different mediums. The variability of the reproduction forms and the propagules and the association of several species on the same plant confer to them the capacity to be at the origin of the many significant plant infections. Also, the close link of the production of propagules, infectious particles and water makes these affections season epidemics which management of the control is based on the pathogen biology knowledge.

Keywords : *Phytophthora*, morphology, biology, reproduction, infection, plant.

I - INTRODUCTION

Parmi les agents pathogènes causant des affections dévastatrices aux plantes cultivées à travers le monde, figurent en bon nombre les *Phytophthora spp.* [1,2]. Ils font partie des premiers cryptogames parasites ayant retenu l'attention de plus d'un pour le nombre de plantes infectées et l'ampleur des dégâts engendrés. Ils ont été à l'origine de famine et de disette dans de nombreux pays. On se souvient encore des effets sociaux du mildiou dû à *Phytophthora infestans* sur la pomme de terre de 1830 à 1846 en Europe et surtout en Irlande où la situation fut particulièrement désastreuse avec la mort des milliers de personnes et l'immigration massive des populations [3,4]. A travers ce travail, qui traite des aspects généraux qui caractérisent les *Phytophthora*, nous voulons contribuer à la constitution d'une base essentielle à la compréhension des manifestations parasitaires dont ils sont la cause. Ce travail de synthèse bibliographique porte sur l'état de l'art, les techniques (matériel et méthodes) qui ont été utilisées dans l'étude des *Phytophthora spp.*, l'historique de leur taxonomie, leur écologie, leur biologie et quelques une des plantes hôtes.

II - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Il s'agit de faire la synthèse des travaux relatifs aux *Phytophthora spp.* à notre possession. En effet, le genre *Phytophthora* a fait l'objet d'études intensives avec tous les moyens technologiques disponibles avec l'avènement du mildiou sur la pomme de terre.

Les premières études ont porté sur les descriptions morphologiques [3]. Aussi le prélèvement des échantillons de végétaux, de sol et des eaux susceptibles d'abriter les *Phytophthora spp.* et l'isolement de ceux-ci sur les milieux de culture à base de substrats naturels ou synthétiques, ont-ils permis de les décrire, de les caractériser, de les identifier et de les classer.

Il a été également possible de déterminer leurs hôtes ainsi que leurs niches écologiques.

Les milieux de cultures traditionnels étaient au départ constitués seulement d'extrait de pomme de terre et de gélose ou agar agar (PDA). On a pu adopter ensuite les milieux à base d'extraits de carotte ou autres légumes, de poudre de maïs ou d'avoine auxquels sont ajoutées l'eau stérile et la gélose. Au fil du temps d'autres modifications sont apportées pour aboutir à des milieux sélectifs pour les *Phytophthora* tels que les milieux synthétiques comme V8 ou les milieux précédents amendés d'antibiotiques comme ampicilline ou primaricine [5-8].

Les techniques d'isolement avant la mise en culture ont souvent fait appel à des piégeages qui consistent à mettre un appât constitué d'organe végétal en contact avec les échantillons susceptibles de contenir des *Phytophthora spp.* Ces piégeages ont été pratiqués généralement sur les échantillons de sol, d'eau et de débris végétaux [9,11].

A partir des cultures, trois critères morphologiques de base ont été nécessaires pour identifier les espèces de *Phytophthora*, il s'agit de la morphologie des colonies sur les substrats, les caractéristiques des sporocystes (sporanges) et celles des oospores [4,12,13]. La production des chlamydo-spores et la température cardinales de croissance sont également prises en compte [14] ainsi que les plantes hôtes [15].

Des analyses iso enzymatiques par électrophores ou des méthodes moléculaires par extraction et comparaison d'ADN pour identifier les espèces de *Phytophthora* sont des techniques récentes qui ont été souvent nécessaires lorsque les résultats morphologiques sont controversés ou en complément de ceux-ci [16,17].

III - RÉSULTATS

III-1. Historique de la taxonomie

Les premières bases descriptives morphologiques des *Phytophthora* ont débuté en 1876 avec De BARY [3]. Elles ont permis de séparer les *phytophthora* des *Peronospora* à partir des formes des conidiophores qui sont renflés chez les premiers et ramifiés chez les seconds.

FISHER [12] a observé que les zoospores des *Phytophthora* sortent du sporocyste sans formation préalable de vésicules, cela lui a permis de séparer ce genre des *Pythium* [12]. Mais, cette séparation n'était pas d'avis de quelques chercheurs comme FITZPATRICK qui, en 1923, considérait que les *Pythium* et les *Phytophthora* devraient être confondus pour manque de caractères bien distinctifs [18]. En revanche, c'est en 1931 que TUCKER a donné une large étude sur la taxonomie du genre *Phytophthora* avec des images claires des espèces pathogènes et une base logique de séparation en partant des cultures et des plantes hôtes [15].

Cependant, si l'on peut identifier aisément et séparer les espèces de *Phytophthora* actuellement sur la base de la morphologie, c'est grâce aux travaux monumentaux de WATERHOUSE. Déjà en 1956 en rassemblant dans une monographie les descriptions et les illustrations, WATERHOUSE a pu placer les *Phytophthora* et

les *Pythium* dans les pythiacées par l'identification des caractères recouvrant plusieurs espèces [13]. La première clef de classification des *Phytophthora* de WATERHOUSE fut publiée en 1963 [19]. La monographie de 1956 fut actualisée et complétée en 1978 à partir de la clef de 1963 [20]. Cette clef de WATERHOUSE actuellement utilisée à travers le monde est basée sur les caractères morphologiques.

De ces caractères morphologiques, les caractéristiques du sporocyste plus particulièrement le type de papille, la proéminence et l'épaississement apical sont les premiers critères morphologiques utilisés. On a pu distinguer avec ces critères trois groupes :

1. Les sporocystes réellement papillés avec un épaississement apical hémisphérique et protubérant pourvus d'une étroite ouverture (*Figure 1*).
2. Les sporocystes avec un épaississement apical moins protubérant et une étroite ouverture (*Figure 2*).
3. Les sporocystes sans papille avec un très fin épaississement apical et une large ouverture (*Figure 3*).

Chacun de ces trois groupes est subdivisé selon la position de l'anthéridie sur l'oogone, paragyne ou amphigyne (*Figures 4 et 5*) pour former six groupes (I II III IV V VI).

A l'intérieur de ces six groupes pris comme référence actuellement dans la description morphologique des *Phytophthora*, sont ajoutés les températures cardinales et les caractères des colonies par d'autres chercheurs pour constituer une clef tabulaire comprenant 80 colonnes dont chacune contient un caractère différent ou une variation du caractère [14].

Selon cette taxonomie, le genre *Phytophthora* appartient à la classe des Phycomycètes et particulièrement des Oomycètes, à l'ordre des Péronosporales et à la famille des Pythiacées [3,11-13,19,20].

De DE BARY à ERWIN et RIBEIRO environ 177 espèces appartenant au genre *Phytophthora* ont été décrites [1,3,21]. Cependant, beaucoup d'espèces restent encore à être identifiées [22] à cause de la diversité et de l'imbrication des caractères.

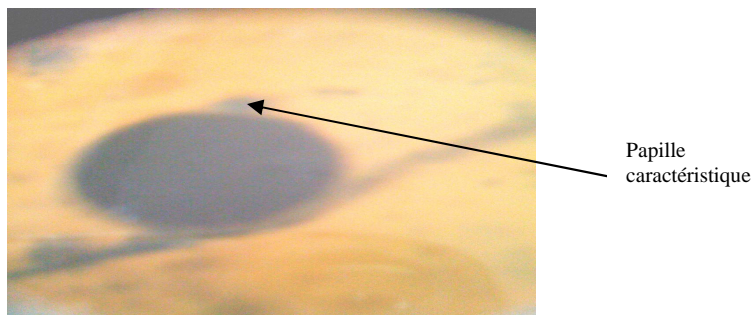


Figure 1 : Sporocyste papillé de *P.katsurae* Isolé du Cocotier en Côte D'Ivoire [11]

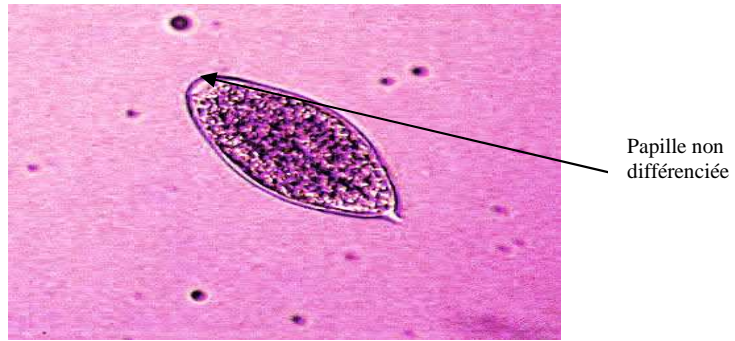


Figure 2 : Sporocyste semi papillé de *P. ramorum*



Figure 3 : Sporocyste sans papille de *P. Drechsleri*

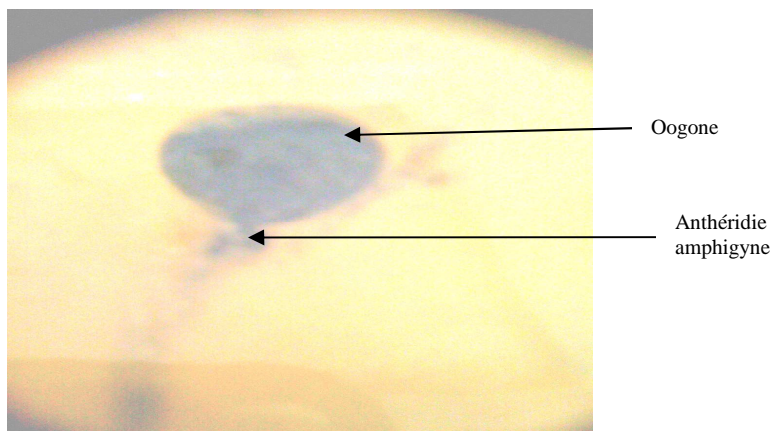


Figure 4 : Anthéridie fécondant Oogone de façon amphigyne Chez *P. katsurae* isolé du cocotier(11)



Figure 5 : Anthéridie fécondant Oogone de façon paragyne chez *P. cactorum*, photo prise sur le site de vulgarisation scientifique ESMISAB le 17/05/2012

III-2. Ecologie

Le genre *Phytophthora* fut décrit pour la première fois sur la pomme de terre par Heinrich Anton de Bary [3]. Actuellement les *Phytophthora* sont inféodés à de nombreux végétaux dont les plantes cultivées [1,2,23], presque toutes les espèces décrites seraient pathogènes et aussi une seule espèce peut-elle s'attaquer à plusieurs plantes [2]. Ils sont à l'origine de plusieurs maladies de nos cultures, la liste ne cesse de s'allonger, partant des cultures maraichères aux arbres fruitiers [24-26].

En dehors des végétaux, les *Phytophthora* ont été isolés de plusieurs milieux. Le sol et les débris végétaux en contiennent un grand nombre [9-11]. D'après de nombreux travaux, les *Phytophthora* seraient encore bien représentés dans les eaux saumâtres et environnements marins [23,27,28]. Quelques espèces de *Phytophthora* seraient isolées de la mer [29].

III-3. Biologie

III-3-1. La reproduction

Il a été observé, chez les *Phytophthora*, deux formes de reproductions qui leur donneraient l'avantage de produire un grand nombre de générations. Il s'agit de la reproduction sexuée et de la reproduction asexuée [1,30].

III-3-1-1. La reproduction sexuée

Le système de reproduction sexuée sépare les espèces de *Phytophthora* en trois catégories. Les espèces homothalliques pour lesquelles un seul thalle peut produire les deux gamètes, mâle et femelle, les espèces hétérothalliques dont la reproduction

sexuée fait intervenir deux thalles dont l'un joue le rôle de male et l'autre celui de femelle et enfin les espèces chez qui aucune phase sexuée n'a encore été observée [30]. Le mode de reproduction sexuée est l'oogamie siphonogame, l'anthéridie se situe sur l'oogone de façon parogyne ou amphigyne [1,20,30,32]. Dans le cas de l'amphigyne (*Figure 4*), le filament oogonial est inséré dans l'anthéridie comme chez *P.heveae* [31] et *P.Katsurae* [32]. Dans le cas de la parogyne (*Figure 5*), l'anthéridie est simplement appliquée contre la paroi de l'oogone c'est le cas chez *P. cactorum* [1].

Après la fécondation c'est la partie centrale de l'oogone qui devient zygote, appelé oospore, caractère commun des péronosporales [1,13,20,31,32]. La germination de ces organes pour engendrer de nouvelles générations a été observée chez beaucoup d'espèce dont *P. megasperma* [33], *P. drechleri* [34] et *P. fragariae* [35].

III-3-1-2. La reproduction asexuée

Il a été observé une étroite dépendance de la reproduction asexuée et des conditions du milieu. Ainsi, la reproduction asexuée dans les conditions d'eau, d'humidité et de températures satisfaisantes, va fournir des sporocystes dont la maturité et la germination dépendront également de ces mêmes facteurs [36-39]. Le dessèchement et les fortes radiations solaires leur seraient défavorables et létaux [36]. L'appauvrissement du milieu en éléments nutritifs est souvent mentionné dans la littérature comme étant en faveur de la formation des sporocystes et de leur germination [38, 40].

La germination des sporocystes suit deux voies. La première nécessite la présence d'eau et aboutit à la libération des zoospores biflagellées (*Figure 6*). Celles-ci vont nager dans les couches d'eau avant de s'enkyster et émettre plus tard un tube germinatif [41]. En absence d'eau, intervient la deuxième voie, celle où les sporocystes subissent une germination dite directe (*Figure 7*) par opposition à la première, celle de la libération des zoospores, appelée indirecte. Elle permet aux sporocystes d'émettre directement un tube germinatif [38,42,43].

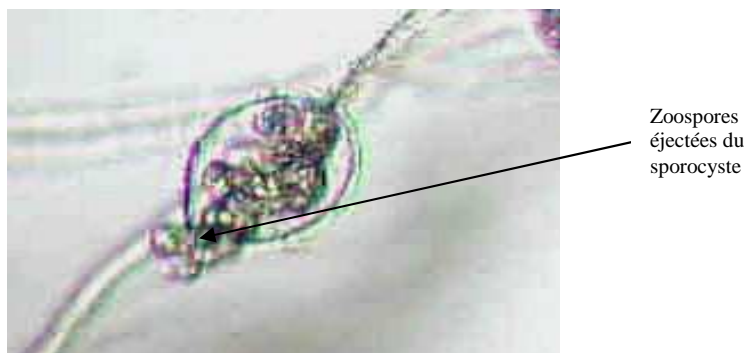


Figure 6: Libération des zoospores par la germination indirecte d'un sporocyste de *P. ramorum*

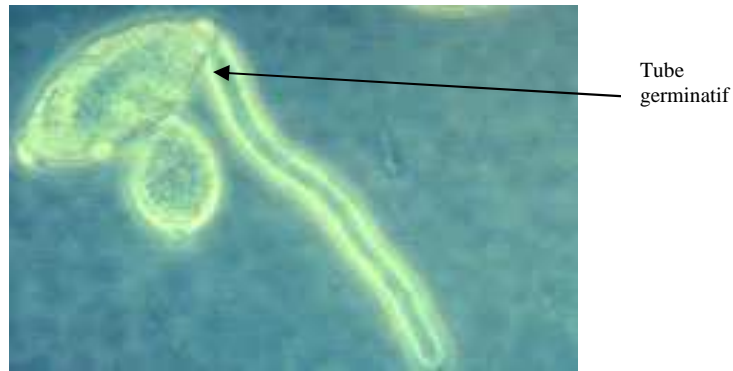


Figure 7 : La germination directe d'un sporocyste de *P.infestans*

III-3-2. Les organes de conservation

Lorsque les conditions du milieu sont avantageuses, les *Phytophthora* se multiplient très rapidement par la reproduction asexuée. En absence de ces conditions, les moins adaptés se conservent sous forme de chlamydospores (Figure 8) ou oospores en attendant les conditions favorables [1,30,44-46]. Les chlamydospores sont issues de la concentration du cytoplasme et épaissement d'une partie terminale ou intercalaire du mycélium qui se désarticule ensuite [1,44]. Les chlamydospores et les oospores survivent plus longtemps que les sporocystes et les zoospores qui sont beaucoup fragiles. Ca serait le cas de *P. fragariae* var. *fragariae* qui pourrait résister pendant plus de 13 ans sous forme d'oospores [46]. Par leur structure les chlamydospores et les oospores ne sont pas douées de mobilité comme les zoospores et seront disséminées uniquement grâce aux agents de dissémination [47]. Elles peuvent jouer le rôle d'inocula primaire et dans un cycle qui peut être multiple, les sporocystes et les zoospores interviendront comme inocula secondaires [44,48,49].



Figure 8 : Chlamydospores de *P.ramorum*

III-4. Complexe parasitaire à *phytophthora spp.* Sur les plantes

Une des causes de la gravité des maladies à *Phytophthora* observées est qu'elles résultent très souvent des actions conjuguées de plusieurs espèces sur la même plante. Il convient ici d'en donner quelques exemples.

La pourriture brune des cabosses de cacaoyer en Côte d'Ivoire est due à la fois à *P. palmivora* et *P.affine citrophthora* [50], actuellement une troisième espèce *P. megakarya* a été isolée des cabosses sur les mêmes plants [51]. Des pommiers des Etats-Unis ont été isolés *P. megasperma* et *P. Cactorum* [52]. Sur Cérissier, *P. Cambivora* et *P. megasperma* sont associés au *P. drechsleri* [53]. L'association sur le Trèfle de *P.megasperma*, *P. erythroseptica* et *P. nicotianae esp. parasitica* est bien connue [54]. Sur les Agrumes de plaines orientales en Corse *P. citrophthora*, *p. nicotianae esp. Parasitica* constituent les agents pathogènes forts redoutés (30). Les agrumes méditerranéens sont hôtes de plusieurs espèces de *Phytophthora* [55,56]. Ces références ne sont que des exemples parmi tant d'autres.

IV - DISCUSSION

IV-1. Taxonomie

La détermination des *Phytophthora* basée sur la différence morphologique a fait pendant longtemps l'objet de débats par les phytopathologistes et continue de susciter des critiques. La révision de la classification basée sur les critères morphologiques qui font souvent des espèces de *Phytophthora* des supers espèces à cause de la diversité des caractères, est de plus en plus suggérée [57].

Pour un certain nombre de chercheurs, les *phytophthora* doivent être classés selon des caractères de sexualité : modèles sexuels et liens génétiques [58]. Dans ce cas, les groupes basés sur les modèles sexuels seront subdivisés selon les différences dans la morphologie des organes sexuels, selon les caractères des stages asexués et les différences dans la pathogénie. Mais, cette suggestion ne rencontre pas l'assentiment d'autres chercheurs pour qui, les isolats de *Phytophthora* diffèrent pour de nombreux caractères autres que les aptitudes sexuelles. Il ne faut pas les opposer par la différence de la forme de reproduction, sachant que la répartition géographique fait que, le plus souvent, les souches hétérothaliques peuvent se comporter en homothaliques (30).

Dans le même esprit de la révision de la détermination basée sur la morphologie des cultures, d'autres chercheurs encore considèrent que la caducité des sporocystes doit entrer en ligne de compte, pour ainsi distinguer les *Phytophthora* telluriques des *Phytophthora* aériens. En effet, la caducité des sporocystes serait une particularité de certaines espèces, les *Phytophthora* aériens possèderaient en général les sporocystes caducs (30). La dissémination aérienne ou par éclaboussure serait donc aisée par détachement facile des sporocystes [30,59,60].

Aussi, la particularité qui fait que chez les *Phytophthora* les filaments générateurs de sporocystophores sont à croissance non limitée et d'aspect analogue à des hyphes mycéliens et produisent successivement plusieurs sporocystes, conduit-elle certains chercheurs à les sortir de la famille des pythiacées pour proposer une nouvelle famille, celle des Phytophthoracées [61].

Par ailleurs, avec la classification basée sur la morphologie plusieurs espèces ont été souvent confondues, ce fut le cas de l'agent responsable de la pourriture du cœur et de la chute des noix immatures du cocotier en Côte d'Ivoire. Autre fois décrit comme *Phytophthora heveae* [62,63], il a été reconnu par la suite comme étant *Phytophthora katsurae* après des analyses iso enzymatiques (11,14).

Il convient aussi de retenir que pour la même espèce de *Phytophthora* plusieurs souches ou races peuvent exister [1]. Pour ces dernières il n'y a pas encore de système de classification au niveau international.

Il est bien clair que la taxonomie classique présente des limites du point de vue évolutif. Mais compte tenu de son utilisation facile et populaire, elle reste encore comme une base essentielle de comparaison de différents travaux. Elle peut être complétée par d'autres analyses (électrophorèse, électro focalisation...) présentant des avantages de précision, en cas de regroupement de plusieurs caractères morphologiques qui rendent souvent difficile la détermination comme en ont conclu d'autres [2,64,65].

IV-2. Ecologie et biologie

A l'origine, les *Phytophthora* comme tous les autres Phycomycètes étaient des organismes aquatiques ayant peu à peu évolué et s'étant habituées à vivre dans les sols mouillés et enfin simplement dans l'air humide. Actuellement presque eux tous ont encore conservé la possibilité de mener une vie aquatique, elle reste même nécessaire à un stade limité de leur vie [46,66,67].

La sporulation de la majeure partie des espèces de *Phytophthora* est liée à l'importance de l'humidité relative [36,37,68,69]. C'est l'eau qui permettra aux sporocystes de germer indirectement pour donner les zoospores. Elle en assurera la motilité par la suite avant qu'ils n'émettent plus tard des tubes germinatifs qui seront à l'origine des infections des plantes. C'est ce qui lie l'importance des maladies à *Phytophthora spp.* à l'eau [41,57].

La dissémination des *Phytophthora* qu'ils soient aériens ou telluriques est essentiellement assurée par les organes de reproduction asexuée (sporocystes et zoospores) qui sont principalement à l'origine des épidémies. Les facteurs climatiques conditionnant la formation, la maturité et la germination de ces organes confineront leur activité pathogénique en une période de l'année [49,70]. C'est le cas de la pourriture du cœur et de la chute des noix immatures du cocotier en Côte d'Ivoire qui culminent pendant les saisons pluvieuses [71].

Les Phytophthora spp. demeurent donc exigeants en humidité, en dessous d'un certain seuil, la croissance du mycélium est compromise et pour leur survie,

interviendra la formation des chlamydospores, spores résistantes et aptes pour la conservation [72]. Les oospores sont aussi des organes en dormance qui peuvent constituer une réserve de variation dont les limites des potentialités ne sont pas bien connues (30).

Toutes les méthodes de lutte contre les maladies à *Phytophthora* qui se veulent efficaces prendront nécessairement en compte le cycle biologique.

V - CONCLUSION

La distinction du genre *Phytophthora*, des autres cryptogames parasites ne fait plus aucun doute, sa taxonomie remonte à plus d'une centaine d'années. A l'heure actuelle, seule la détermination d'une espèce responsable de la maladie reste encore difficile à cause des nombreuses imbrications des caractères morphologiques. Les *Phytophthora* présentent une variabilité aussi bien dans la reproduction que dans les formes de dissémination ce qui les rend très efficaces et leur confère le pouvoir d'être à l'origine de nombreuses maladies.

Des maladies aussi graves que le mildiou de la pomme de terre ayant pour cause les *phytophthora*, sévissent à travers le monde. Les espèces de *Phytophthora* s'attaquent à une large gamme de plantes. Leur répartition géographique et le nombre de plantes hôtes sont preuves du cosmopolitisme et de la polyphagie de ces agents pathogènes. A cause du lien étroit de la production des organes comme des sporocystes et des zoospores dont la germination est à l'origine des maladies et l'eau, les épidémies de ces affections sont confinées à une période de l'année notamment pendant la saison pluvieuse.

RÉFÉRENCES

- [1] - ERWIN D. C. and RIBEIRO O. K. (1996). *Phytophthora* diseases worldwide. APS press. ST. Paul, MN. USA 248-256.
- [2] - WHISSON S. C. (2010): - *Phytophthora*. In *Phytophthora* els Published online 19 Apr.2010. DOI: 1002/9780470015902. a0021265.
- [3] - DE BARY H. A. (1876). – Researches into the nature of the potato fungus *Phytophthora infestans*. J.E. Agric. Soc. Engl .Sce. 2-12 : 239-269
- [4] - SOLAR P. (1997). – The Potato famine in Europe in C.O Grada (ed.) famine 150 Commemorative lecture Series, Dublin pp 113-128
- [5] - JEFFERS S.N. and MARTIN S.B. (1986).Comparison of two Media selective for *Phytophthora* and *Pytium* species. Plant disease 70: 1038- 1043.
- [6] - JEFFERS S. N. and ALDWINCKLE H. S. (1988). *Phytophthora* crown rot of apple tree. Sources of *P. cactorum* and *P. cambivora* as primary inoculums. Phytopathology, 78:328-335.

- [7] - FERGUSON A. J. and JEFFERS S. N. (1999). Detecting multiple species of *Phytophthora* in container mixes from ornamental crop nurseries. Plant disease 83: 1129-1136
- [8] - Jeffers S. N. (2006). – Identifying species of *Phytophthora* Department of entomology and Plant sciences, Clemson University_ Clemson, SC. 8p.
- [9] - BOUHO D. (1975). – Méthode d'étude de l'inoculum et du potentiel infectieux des sols. Ann. Phytopathol.1975 7(3): 202-204.
- [10] - GREGORY P. M. and MDDISON A. C. (1981). –Epidemiology of *Phytophthora* on cocoa in Nigeria. Final report of the international cocoa black pod. Research project. Phytopathological Paper no 25. Commonwealth Mycological institute kew survey England. pp.188.
- [11] - POHE J. (1996). – Contribution à l'étude de la pourriture du cœur et de la chute des noix immatures du cocotier dues à *Phytophthora katsurae* (KO et CHANG) en Côte d'Ivoire. Thèse de doctorat de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon, 13 décembre1996. 179p.
- [12] - FISHER A. (1892). –Phycomycetes, Rabenhorst, kryptogamen-flora 1(4):505pp
- [13] - WATERHOUSE (1956). – The genus *Phytophthora* Diagnoses (or descriptions) and figure from of the original papers. Misc. publ. 12. Commonwealth. Mycol. Inst. Key. Survey. England 120 pp.
- [14] - NEWHOOH F. J., WATERHOUSE G. M. and STAMPS O. J. (1978). - Tabular key to the species of *Phytophthora* de Bary. Mycol. Pap. 143 Commonwealth Mycol. Inst. key survey England 20 pp.
- [15] - TUCKER (1931). – Taxonomy of the genus *Phytophthora* de Bary. Bull. Mo. Agric. Exp. Sten. 153, 208 pp
- [16] - COCCIBIDO E. C. and BLAHA G. (1992). - Identification of *Phytophthora* isolates pathogenic to coconut and closely related by isoenzyme analysis trough starch gel electrophoresis. Coconut *Phytophthora* Workshop, 26-30 October 1992 MANADO-INDONESIA.
- [17] - ORLIKOWSKI L. B., WIEJACHA K., TRZEWIK A., SZKUTA G. and ORLIKOWSKA T. (2005). Isolation and identification of *Phytophthora* species from in ornamental nurseries in Poland. Phytopathol. pol. 35 :183-190
- [18] - FITZPATRICK H. M. (1923). –Genetic concepts in th pythiaceae and Blastocladiaceae. Mycologia 15:166-173.
- [19] - WATERHOUSE (1963). – Key to the species of *Phytophthora* de Bary. Mycological paper n°122 Commonwealth Mycological Institute, Key Survey, 21 pp
- [20] - WATERHOUSE (1974)-*Phytophthora palmivora* and some related species. In P H Gregory(ed) *Phytophthora*. Disease of cocoa. Longman group. Limited, London. 51-71.

- [21] - BRASIER, C. (2009): – *Phytophthora* biodiversity: how many *Phytophthora* species are there. In Cohen Em, Frankel SJ Eds. *Phytophthora* in Forest and Naturel Ecosystems. Albany CA. USA. USDA.
- [22] - TSAO, P. H. (1990): –WHY many *Phytophthora* root rot and crown rots of tree and horticultura crops remain undetected. EPPO Bulletin volume 20, issue 1, pages 11-17.March 1990.
- [23] - HUI-CAI Z., HON-HUNG H. and FUY-CONG Z. (2009): - A survey of species on Hainan island of south China. Journal of Phytopathology, volume 157 issue 1: 33-39, January 2009.
- [24] - PRILLIEUX E. E. (1987). – Maladies des plantes agricoles : des arbres fruitiers et forestiers causées par les parasites végétaux vol.1 et 2 bibliothèques de l'enseignement agricole pub. Firmin-Didot (éd.).
- [25] - NYABYENDA P. (2005). –Les plantes cultivées en régions tropicales d'altitude d'Afrique. Les presses agronomiques de Gemblou, 253p.
- [26] - BLANCARD D. (2009). – Les maladies de la tomate, identifier, connaitre, maitriser. Quae éd.2009-12-11 ; 690p
- [27] - HÖHNK W. (1953). – Studien zur Brackund see Wasser mykologie III Oomycètes: zweiter Teil. Veroeff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 2: 52-108.
- [28] - JOHSON T. W. Jr., Sparrow, F. K. Jr. (1961).-Fungi in oceans and Estuaries weinheim. Cramer, 68 pp.
- [29] - FELL. J. W., Master I. M. (1975) : - Phycomycètes (*Phytophthora sp. Nov.and Pythium sp.nov.*) associated whith degrading mangrove (*Rhizophora mangle*) leaves. Can. J.Bot. 53 (2): 908-922.
- [30] - DE VALLAVIELLE, C. (1983). – Contribution à l'étude des relations entre agrumes et *Phytophthora sp.* Thèse de Doctorat 3^{ème} cycle. Université Paris sud centre d'ORSAY. 100 p.
- [31] - THOMPSON A. (1929). – *Phytophthora* species in Malaysia. Malay. Agric. J. 17 53-100.
- [32] - KO W. H. and CHANG H. S. (1979). – *Phytophthora katsurae* in bud rot of coconut, plant disease rep. 59, 840-844.
- [33] - ERWIN D. C., ZENTMYER G. A, Galindo J. and NIEDERHAUSSER, J.S. (1968). - Variation in the genus *Phytophthora*. *Annual Review of Phytopathology*, 1: 375-396.
- [34] - ZENTMYER, G. A. and ERWIN D. C. (1970). - Development and reproduction of *Phytophthora*. *Phytopathology* 60: 1120-112
- [35] - DUNCAN; J. M .(1977). –Germination in vitro of *Phytophthora fragariae* Oospores from infected roots tissue. Trans. Br.Mycol. Soc. 69 (3) : 391-395.
- [36] - DE WEILLE, G. A. (1964). - Forecasting crop infection by the potato blight fungus. K. Ned. Meteorologist Inst. Meded. Verh. 82. 144PP.

- [37] - ROTEM J., COHEN Y. and BASHI, E. (1978). - *Host and environmental influences on Sporulation in vivo*. *Annu Rev. phytopathol.* 16: 83-101.
- [38] - DUNIWAY, J.M. (1979).-Water relations of water molds.*Annu. Rev. phytopathol.* 17: 431-395.
- [39] - GISI, U. ZENTMYER, G. A., and KLURE, L. J. (1980).- Production of sporangia by *Phytophthora cinnamomi* and *P. palmivora* in soils at different matric potentials. *Phytopathology* 70: 301-306
- [40] - MARX D. H. and BRAYAN W. C.(1969).- Effect of soil bacteria on the mode of pine roots by *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology* 59 : 614-619
- [41] - MAC DONALD J. D. and DUNIWAY J. M., (1978).- Temperature and water stress effects on sporangium viability and zoospore discharge in *Phytophthora cryptogea* and *P. megasperma*. *Phytopathology* 68: 1449-1455.
- [42] - CROISIER, W. (1934).-Studies in the biology of *Phytophthora infestans* (nont. De Bary. Cornell Univ. Agri. Exp.stn.Mem.155. 40 pp
- [43] - BOCCAS, B. (1979). – La reproduction sexuelle chez les *phytophthora*, ses voies et quelques-unes de ses conséquences génétiques. *Travaux et documents de l'ORSTOM*, n°100, 187 P.
- [44] - DUNIWAY, J. M. (1983).- Role of physical factors in the development of *Phytophthora* diseases. In *Phytophthora: it's Biology Taxonomy, Ecology and pathology*. ERWIN (D.C.), BARTNICKI-GARCIA (S) and TSAO (P.H.) (editors). American phytopathological Society St. Paul, Minnesota: 175-187.
- [45] - MIRCETCH S. M. and ZENTMYER G. A (1967). –Existence of *Phytophthora cinnamomi* as chamydospores and oospores in root. *California avocado society ann.*1967.51. 117- 124.
- [46] - COOKE D. E. L; DUNCAN J. M and UNKLES S.(1995).-Diagnosis and detection of *Phytophthora fragariae* in raspberry and strawberry. *Bulletin, OEPP/EPPO Bulletin* 25 95-98
- [47] - BRASIER, C. M. (1969). – The effect of light and Temperature of reproduction in vitro in two tropical species of *Phytophtho**Trans.Br Mycol. Soc.* 52 (1): 105-113. Printed Great Britain.
- [48] - GERLACH, W. WP, HOITINK H.A.J., and SCHMITHENNER, A.F. (1976).- Survival and lost range of *Phytophthora citophthora* in ohio museries. *Phytopathology*: 66: 309-311.
- [49] - ZENTMYER, G. A. (1980). - *Phytophthora cinnamomi* and the diseases its causes. *Monogr.* 10 *Am. Phytopathol. Soc. St Paul. MN.* 96 PP.
- [50] - BABACAUH K. D. (1980). – Structure et dynamique des populations de *phytophthora sp.* Parasite du cacaoyer (theobroma cacao L.) thèse Docteur d'Etat, Université d'ORSAY n°2344, 180 pages.

- [51] - KONE, Y. R. –Etude de la structure actuelle des populations de *Phytophthora* spp. Agents de la pourriture brune des cabosses du cacaoyer en Côte-d’Ivoire . Mémoire de Diplôme d’Agronomie Approfondie option défense des cultures ESA 111P.
- [52] - JEFFERS S. N., ALDWINCKLE H. S.; BURR T. J. and ARNESON P. A., (1982). – *Phytophthora and pythium* species associated with crown rot in New-York apple orchard. *Phytopathology* 72:533-538.
- [53] - MIRCETICH S. M .and MATHERON M. E. (1976).- *Phytophthora* root and crown rot of cherrytrees. *Phytopathology* 66: 549-558.
- [54] - PRATT R. G. (1981).- Morphology, Pathogenicity and host range of *Phytophthora megasperma*, *P.erythroseptica* and *P. Parasitica* from arrowleaf clover. *Phytopathology*, 71, (3), 276-282.
- [55] - RICCI P., POPE-DE-VALAVIELLE C., PANABIÈRES F., MARAIS A. and AUGÉ G. (1989): -Caractères comparés des espèces de *Phytophthora* pathogènes des agrumes. Act of conference on *Phytophthora* diseases of citrus and other crop in the Mediterranean area Palermo (IT) 18-22 April 1989.
- [56] - LAVIOLA C., SOMMA V. and EVOLA C. (1990): -Present status of *Phytophthora* species in the Mediterranean area, especially in relation to citrus. EPPO Bulletin volume issue 1 20, 1-9p. Article first published online 28jun 2008/DOI. 10.1111/j 1365-2338.1190tb01173
- [57] - BRASIER C. M. and HANSEN E. M. (1992). – Evolutionary Biology of *Phytophthora*, Part. II: phylogeny, speciation, and population structure. *Annu. Rev. phytopathol.* 30 : 173- 200
- [58] - GALLEGLY M. E. (1983). – New criteria for classing *Phytophthora* and critique of existing approaches. In *Phytophthora: its biology, Taxonomy, Ecology and Pathology*. ERWIN (D.C.), BARTNICKI-GARCIA (S.) and TSAO (P.H.) (editors). *American phytopathological society St Paul, Minnesota* : 167-172.
- [59] - RIBEIRO K. (1978). – A source book of the genus *Phytophthora*. J. CRAMER EDIT. 417P.
- [60] - ERWIN D. C. (1982). – Variability within and between species of *Phytophthora*. In *Phytophthora: its biology, Taxonomy, Ecology and Pathology*. ERWIN D.C., BARTNICKI- GARCIA (S) and TSAO (p.H.) (editors). *American Phytopathological society St Paul, Minnesota* : 55-70.
- [61] - LANIER L., BONDOUX P., Joly P et BELLEMÈRE A. (1978).- Les champignons inférieurs (Zygomycètes et Phycomycètes). *Mycologie et pathologie forestières*. Tomes I: Mycologie. MASSON Paris New-York Barcelone: 420-440.
- [62] - QUILLEC G., RENARD J. L. et GHESQUIÈRES H.(1984). – Le *Phytophthora heveae* du cocotier. Son rôle dans la pourriture du coeur dans la chute des noix. *Oléagineux*, Vol : 39no10 476-482

- [63] - POHE J. (1992). – Component of nut susceptibility to *Phytophthora heveae* attacks in Ivory Cost. Coconut *Phytophthora* Workshop 26-30 october 1992 MANADO, INDONESIA: 10pp.
- [64] - NWAGA D., LE NORMAND M. and CITHAREL J. (1990): - Identification and differentiation of *Phytophthora* by electrophoresis of mycelia proteins and isoenzymes. EPPO Bulletin volume 20 issue 1, 35-45 pages DOI: 101111/j 1365-2338. 1990 tbo 1177x.
- [65] - ROGER L. (1954). – Revue de problèmes phytosanitaires des pays chauds. Phytopathologie des pays chauds. Lechevalier P. édi. Paris, Tome III: 2625-2907.
- [66] - HICKMAN C. J. and HO H. H. (1966). – *Behaviour of zoospores in plant- pathology Phycomycètes. Annu. Rev. Phytopathol* 4 195-220
- [67] - PEGG G. F. and MENCE M. J. (1970) The biology of *Peronospora viciae* on Pea. (Laboratory Experiments on the effects of temperature, relative humidity and light on the production, germination and infectivity of sporangia. *Ann. Appl Biol* 66: 417-428.
- [68] - FREIED, P. M. et STUVILLE, D. L. (1977). – *Peronospora trifoliarum* sporangium development and effects of humidity and light on discharge and germination .*Phytopathology* 67 : 890-894.
- [69] - SHEA, S. R. (1975). – Environmental factors of the northern jarrah forest in relation to pathogenicity and survival of *Phytophthora cinnanomi*. Bu. Dep West Australia Perth. 83 pp
- [70] - POHE J. (1999). - Factors involved in the Development of nut fall due to *Phytophthora katsurae* in Ivory Coast. *Tropicultura*, 1998-99. 16-17.3. pp150-153
- [71] - ZENTMYER G. A. et MERCETICH S. M. (1966). Saprophytisme et la persistance dans le sol par *Phytophthora cinnamomi* *Phytopathologie* 56 : 710-712.