

## ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ PATHOGÉNIQUE DES SOUCHES DE *MYCOSPHAERELLA FIJIENSIS* MORELET, AGENT CAUSAL DE LA CERCOSPORIOSE NOIRE DU BANANIER AU SUD-BÉNIN

Euloge Codjo TOGBÉ\*, Cédric Dabata N'KOUÉ,  
Alain Fanou AHOHUENDO et Bonaventure Cohovi AHOHUENDO

*Université d'Abomey-Calavi, Unité de Recherche en Phytopathologie,  
Laboratoire de Biologie Végétale, Ecole des Sciences et Techniques de  
Production Végétale, Faculté des Sciences Agronomiques, 01 BP 526 Recette  
Principale, Cotonou 01, République du Bénin*

(reçu le 01 Novembre 2023; accepté le 10 Décembre 2023)

\* Correspondance, e-mail : [euloge.togbe@yahoo.fr](mailto:euloge.togbe@yahoo.fr)

### RÉSUMÉ

La cercosporiose noire causée par le champignon ascomycète *Mycosphaerella fijiensis* Morelet est la maladie foliaire la plus dommageable à la production de plantain à travers le monde. La présente étude vise à évaluer la variabilité pathogénique des souches de *M. fijiensis* dans les communes d'Allada, Zè, Ouinhi et Adja-Ouèrè au Sud-Bénin. Les feuilles nécrosées de différentes variétés de plantain ont été collectées dans différents champs. Au total dix (10) souches ont été isolées et inoculées à deux cultivars de plantain : un témoin sensible Orishélé et un témoin résistant FHIA 21. La virulence, l'agressivité et l'indice de sévérité ont été déterminés. Des symptômes typiques de la maladie ont été observés sur les deux cultivars avec des valeurs plus élevées de ces paramètres sur le cultivar Orishélé. Le temps d'Incubation TI varie entre 12,10 et 22,38 jours pour le cultivar sensible Orishélé tandis qu'il est compris entre 30,25 et 33,38 jours pour le cultivar résistant FHIA 21. Les résultats ont montré qu'il existe une variabilité pathogénique au niveau des différentes souches. Trois souches ont été identifiées comme les plus virulents avec un temps d'incubation inférieur à 15 jours. Il s'agit des souches Mf. 502, Mf. 404 et Mf. 410. Ces souches présentent également un temps de développement de la maladie très court et ont été les plus agressifs. Par contre, les souches en provenance de Ouinhi à savoir Mf. 204 et Mf. 210 ont présenté les virulences les plus faibles et un temps de développement plus long. Les souches de Zè et Adja-ouèrè ont présenté une virulence intermédiaire. Ces résultats ouvrent la voie à la mise en place de méthodes de lutte basées sur le criblage des variétés résistantes. Une étude sur la diversité génétique de ces souches pourrait aider à identifier les gènes responsables de la variabilité pathogénique des souches.

**Mots-clés :** *maladie des raies noires, virulence, agressivité, sévérité.*

## ABSTRACT

### Assessment of pathogenic variability of strains of *Mycosphaerella fijiensis* Morelet, causal agent of black Sigatoka of bananas in southern Benin

Black Sigatoka or Black Leaf Streak Disease (BLSD), caused by the ascomycete fungus *Mycosphaerella fijiensis* Morelet, is the most damaging leaf disease of plantain production worldwide. This study was conducted to evaluate the pathogenic variability of *M. fijiensis* strains from the districts of Allada, Zè, Ouinhi and Adja-ouèrè in southern Benin. Necrotic leaves of different plantain varieties were collected in various fields located in these districts. Overall, ten (10) strains were isolated and inoculated to two plantain cultivars Orishélé and FHIA 21 known to be respectively susceptible and resistant to *M. fijiensis*. Symptoms typical of Black Leaf Streak Disease (BLSD) were observed on both cultivars with higher values of these parameters on cultivar Orishélé compared to cultivar FHIA 21. The mean TI varies between 12.10 days and 22.38 days for the susceptible cultivar Orishélé while it is between 30.25 days and 33.38 days for the resistant cultivar FHIA 21. Results indicated the existence of pathogenic variability of the various strains on Orishélé, the susceptible cultivar used as control. Three strains such as Mf. 502, Mf. 404 and Mf. 410 were identified as the most virulent with an incubation time of less than 15 days. These strains also revealed a very short disease development time and therefore were the most aggressive strains. However, strains Mf. 204 and Mf. 210 from Ouinhi, showed the lowest virulence and a longer development time. Data collected will contribute in developing control methods based on the screening of resistant varieties. The other strains collected from Zè and Adja-ouèrè showed an intermediate virulence. Further study on the genetic diversity of these strains could help identify the genes responsible of this pathogenic variability.

**Keywords :** *Black Leaf Streak Disease, Mycosphaerella fijiensis, virulence, aggressiveness, severity.*

## I - INTRODUCTION

Le plantain constitue une ressource alimentaire vitale pour plus de 400 millions d'habitants des zones intertropicales humides d'Afrique, d'Asie, d'Amérique centrale et du Sud [1]. En Afrique Centrale et de l'Ouest, le plantain est un produit de grande consommation dans les zones rurales et urbaines où il contribue de manière essentielle à la sécurité alimentaire. Le plantain est aussi une source de création d'emplois et de la diversification des revenus ; et de ce fait contribue à la lutte contre la pauvreté [2]. L'Afrique de l'Ouest est l'une

des principales régions productrices de banane plantain dans le monde, représentant environ 32 % de la production mondiale. Depuis la dernière décennie, la production du plantain dans cette région a connu de légères augmentations dues à la hausse de la demande de ce produit [3]. En effet, le plantain intervient dans de multiples usages dans cette région. Il est principalement consommé comme fruit frais, cuit, frit, rôti, pilé ou transformé en boissons alcoolisées, en croustilles ou en chips et en farine de pâte ou pâtisserie [4]. De plus, les fleurs de certaines variétés sont utilisées dans la thérapie traditionnelle pour guérir certaines affections [5]. Grâce aux récentes réformes, le Bénin a adopté de nouvelles politiques agricoles basées sur la diversification des produits et la conquête des marchés extérieurs a permis la relance de la filière plantain qui contribue à la stabilité des revenus des petits agriculteurs et des commerçants; améliorant ainsi la balance commerciale du pays [6]. Le plantain fait partie des fruits les plus consommés dans le pays, mais sa production reste encore inférieure à la demande [7]. En effet, cette production se fait principalement sur de petites superficies avec de faibles niveaux d'utilisation d'intrants ou de main d'œuvre. De même, à l'instar des autres cultures, la production du plantain est confrontée à des contraintes biotiques et abiotiques [8]. Les contraintes biotiques regroupent l'attaque des insectes [9], les maladies fongiques [10], les maladies bactériennes [11], ainsi que des maladies virales [12].

Au nombre des maladies fongiques, la cercosporiose noire encore appelée maladie des raies noires (MRN) constitue la maladie foliaire la plus destructrice du bananier en général et spécifiquement du plantain [13]. Elle est due au champignon ascomycète *Mycosphaerella fijiensis* Morelet (*Paracercospora fijiensis* : phase anamorphe). Le champignon s'attaque aux feuilles en détériorant la surface foliaire du plantain diminuant ainsi la capacité photosynthétique et affecte la croissance et le développement de la plante. Par conséquent, cette maladie provoque une perte de rendement pouvant atteindre 50 % à 100 % surtout dans le second cycle de production [10]. Elle entraîne également la réduction de la qualité des fruits [14]. Tout comme les autres pays producteurs du plantain, le Bénin est également confronté à cette maladie, surtout dans le Sud du pays qui est la zone de grande production du plantain [8]. Malgré la présence de cette maladie, très peu de producteurs y ont développé une méthode de lutte bien qu'ils soient conscients de la présence des symptômes de la cercosporiose noire dans leur plantation [15]. La lutte chimique est largement adoptée dans les grandes exploitations industrielles ; toutefois, son efficacité est limitée du fait de l'apparition des souches résistantes aux fongicides ; de même, que des effets néfastes sur l'environnement et la santé humaine [16]. Dans le contexte actuel d'une agriculture durable, visant la réduction de l'utilisation des pesticides de

synthèse dans la lutte contre les bio-agresseurs, de nouvelles méthodes de lutte plus écologiques ont été développées pour lutter contre la MRN. Parmi ces méthodes, l'utilisation des variétés résistantes issues de programmes d'amélioration génétique et de sélection variétale a été largement conseillée aux producteurs [17]. Le développement de cultivars résistants est une stratégie idéale pour lutter contre la maladie, car elle permettrait la réduction des coûts de production et l'impact de l'utilisation des pesticides sur l'environnement. Toutefois, ce processus exige une compréhension de la variabilité de la virulence et de l'agressivité de l'agent pathogène. L'évaluation de la variabilité pathogénique d'isolats provenant de plusieurs régions géographiquement éloignées est un aspect important dans l'élaboration des stratégies de sélection variétale, car elle permet de mesurer la spécificité du champignon [18]. Elle fournit des informations qui peuvent être utilisées pour cibler les cultivars présentant une résistance spécifique correspondant aux groupes de pathotypes prédominants dans des régions spécifiques [19]. En effet, la variabilité pathogénique d'un agent pathogène est évaluée en fonction de sa composante qualitative, appelée " virulence " qui est la capacité de cet agent pathogène à infecter un hôte donné et à causer une maladie. La seconde composante est quantitative, nommée " agressivité " et est définie par le degré de dommages infligés à l'hôte par l'attaque du pathogène [20].

D'une manière générale, la conception des stratégies de lutte efficaces contre les populations d'agents phytopathogènes a été souvent entravée par la disponibilité des informations sur la variabilité pathogénique et génétique du pathogène [21, 22]. Ces dernières années plusieurs études ont été réalisées dans certains pays d'Amérique centrale et du Sud [18], [23] et en Afrique de l'Ouest principalement au Nigéria [10] afin de décrire le pathotype de *Mycosphaerella fijiensis*. Les résultats de ces études montrent qu'il existe une variabilité dans la structure pathogénique des souches de *Mycosphaerella fijiensis* dans ces différentes zones. Cependant, aucune étude n'a encore été réalisée au Bénin sur la caractérisation du pouvoir pathogénique des souches de *M. fijiensis*. Au regard de l'importance que revêt cette étude dans le choix des méthodes de lutte appropriées, il urge donc que des travaux de recherche soient orientés vers l'évaluation de la variabilité pathogénique des souches de *Mycosphaerella fijiensis* Morelet, agent pathogène de la cercosporiose noire du plantain dans les grandes zones de production au sud-Bénin. Les résultats de cette étude contribueront à l'amélioration du rendement par la prise de décision pour une lutte efficace contre la cercosporiose noire dans les exploitations de plantain au Sud-Bénin.

## II - MATÉRIEL ET MÉTHODES

### II-1. Milieu d'étude

Les souches de *Mycosphaerella fijiensis* utilisées dans le cadre de cette étude ont été collectées dans des plantations de plantain de quatre (04) communes situées au Sud-Bénin : Allada, Zè, Ouinhi et Adja-ouèrè. Ces communes font partie des plus grandes communes productrices de plantain au Bénin. Dans ces communes, le climat est subéquatorial avec une forte humidité et une alternance de saisons sèches (de novembre à mars et de mi-juillet à mi-septembre) et de saisons des pluies (d'avril à mi-juillet et de mi-septembre à octobre). La pluviométrie varie de 900mm à 1500mm par an. La température moyenne annuelle est de 26,5°C et l'humidité relative de 75 % en moyenne par an ; l'insolation moyenne annuelle est de 2290 heures. On rencontre dans ces zones en majorité des sols hydromorphes, ferrallitiques et ferrugineux tropicaux [24].

### II-2. Cadre expérimental

Les essais ont été conduits sous serre à l'Unité de Recherche en Phytopathologie du Laboratoire de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences Agronomiques située dans l'Université d'Abomey-Calavi. La commune d'Abomey-Calavi (Latitude : 6°26'54 N ; Longitude : 2° 21' 20 E) est située dans le département de l'Atlantique au Sud-Bénin ; elle bénéficie d'un climat de type subéquatorial.

### II-3. Matériel

#### ❖ *Matériel végétal*

Le matériel végétal est constitué des feuilles nécrosées des plantains, collectées dans quatre (04) communes (Allada, Zè, Ouinhi et Adja-Ouèrè) au Sud-Bénin. Les échantillons de feuilles ont été collectés sur différents cultivars produits dans ces communes. Deux cultivars de plantain ont été utilisés : FHIA 21, témoin résistant et Orishélé, témoin sensible. Les vivo-plants ont été produits par la méthode de Plants Issus de Fragments de tiges (PIF) sur le site expérimental de la FSA à Sékou. Ces vivo-plants ont été plantés dans des pots en plastique de 5 litres, remplis de substrat de plantation (sol de 75 % + 25 % matière organique) préalablement stérilisés. Une distance de 30 cm a été observée entre les pots.

#### ❖ *Matériel fongique*

Dix (10) isolats ont été utilisés (*Tableau 1*).

#### ❖ *Préparation des milieux de culture*

**Milieu Agar-Agar** : Un mélange de 20g d'Agar-agar a été réalisé avec 11 d'eau distillée, puis stérilisé à l'autoclave à 121°C pendant 15 min et coulé

dans des boîtes de Pétri. Les conidies ont été piégées en appuyant les fragments de feuilles nécrosées contre ce milieu de culture dans des boîtes de Pétri [25].

**Milieu Potato Dextrose Agar (PDA)** : 39g de PDA ont été mélangés dans 11 d'eau distillée et l'ensemble stérilisé à l'autoclave à 121°C pendant 15min. Après le retrait de l'autoclavage, de la pénicilline (Benzathine Benzylpénicilline) 1000 000 UI (765 mg /l) a été ajoutée au milieu afin d'éliminer les bactéries. Le milieu a ensuite été coulé dans des boîtes de Pétri sous une hotte à flux laminaire. Ce milieu a été utilisé pour la germination, la purification et la conservation des conidies [25].

**Milieu V8** : ce milieu est composé de 200 ml de V8 ; 0,3 g de carbonate de calcium (CaCO<sub>3</sub>) ; 20 g d'Agar-Agar, 800 ml d'eau distillée. Une quantité de 100 mg de sulfate de streptomycine a été ajoutée au milieu après autoclavage pour éliminer les bactéries. Le milieu a ensuite été coulé dans des boîtes de Pétri plastiques stériles de 90 mm de diamètre. La multiplication massive et rapide des conidies a été faite sur ce milieu [25].

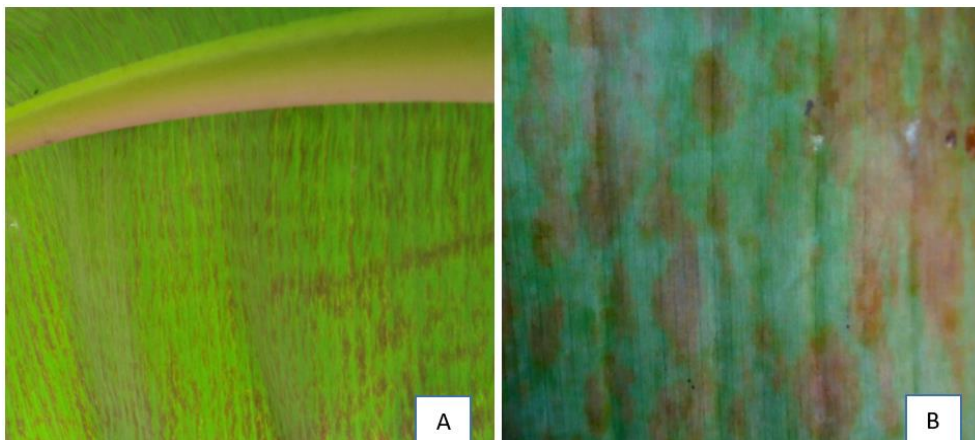
**Tableau 1** : Souches isolées dans les différentes communes

N	Code	Département	Commune	Cultivar	Date d'isolement
1	Mf. 502	Atlantique	Allada	Gnivlan	06/08/2020
2	Mf. 404	Atlantique	Zè	Aloga à deux régimes	14/09/2020
3	Mf. 410	Atlantique	Zè	Kpahissi à chair jaune	14/09/2020
4	Mf. 420	Atlantique	Zè	Aloga à chair jaune	30/09/2020
5	Mf. 430	Atlantique	Zè	Aloga à chair jaune	30/09/2020
6	Mf. 440	Atlantique	Zè	Kpahissi à chair jaune	11/09/2020
7	Mf. 003	Plateau	Adja-Ouèrè	Aloga à chair jaune	12/11/2020
8	Mf. 010	Plateau	Adja-Ouèrè	Aloga à chair jaune	12/11/2020
9	Mf. 204	Zou	Ouinhi	Aloga à deux régimes	11/08/2020
10	Mf. 210	Zou	Ouinhi	Aloga à chair jaune	18/11/2020

#### ❖ *Isolement des conidies*

**Piégeage des conidies** : des feuilles présentant les lésions caractéristiques de la cercosporiose noire ont été prélevées et découpées en fragments d'environ 1 cm<sup>2</sup>. Des lésions de stades 3 à 4 ont été repérées sur la face inférieure (**Figure 1**). Elles ont été ensuite légèrement grattées afin de détacher les conidies. Les fragments ont été appuyés contre le milieu de culture (Agar-Agar 20 g/l) dans des boîtes de Pétri pour piéger les conidies. L'emplacement des fragments a été découpé et monté sur une lame porte-objet. Les conidies ont été repérées puis prélevées sous microscope optique (grossissement x 10) à l'aide d'un microscalpel [25].





**Figure 1 :** Lésions au stade 3 de la MRN (A) ; Lésions au stade 4 de la MRN (B)

**Germination des conidies et purification :** à l'issue d'un isolement monosporal, les conidies ont été mises en germination sur le milieu PDA, auquel a été ajouté de l'acide citrique (2 g/l). Plusieurs conidies d'un même échantillon ont été parfois déposées séparément dans une boîte de Pétri. La germination a eu lieu après 4 à 8 jours. Chaque conidie germée représente un isolat. Des repiquages successifs ont eu lieu jusqu'à l'obtention d'une colonie pure monosporale. La purification a consisté à éliminer en cas de contamination du milieu, la partie souillée et le mycélium pur transféré dans une nouvelle boîte de Pétri. Le mycélium pur a été prélevé et repiqué sur milieu PDA dans des tubes inclinés. Les tubes ont été exposés pendant 10 jours dans une salle d'incubation (25 °C) pour favoriser la croissance du mycélium [25]. Les tubes ont été transférés au réfrigérateur à 4°C pour conservation [25].

#### ❖ *Production de l'inoculum*

Les tubes contenant le mycélium ont été retirés du réfrigérateur, puis déposés dans une salle d'incubation (25°C) pendant 7 jours afin de relancer la croissance du mycélium. Des fragments mycéliens ont été prélevés et broyés dans un mortier en présence de sable de lagune préalablement stérilisé à autoclavage. Une quantité de 10 ml d'eau distillée stérile a été ajoutée au broyat dans le mortier. Le mélange a été agité et soigneusement renversé sur le milieu V8 dans les boîtes de Pétri. Les boîtes de Pétri ont été scellées et conservées à une température de 25°C. Après 14 jours, le mycélium a été prélevé et broyé dans de l'eau distillée stérile. Le broyat a été filtré sur un tamis de 80 µm de diamètre de maille pour éliminer les gros fragments. L'inoculum a été homogénéisé à l'aide du Vortex. La concentration de l'inoculum a été quantifiée avec une cellule de Malassez et ajuster à une concentration finale de  $2.10^5$  conidies/ml. Quelques gouttes d'une solution de gélatine 0,5 % ont été ajoutées à la suspension finale pour permettre une bonne adhésion des conidies aux feuilles [26].



**Figure 2 :** Préparation de l'inoculum (A) ; Tube contenant de l'inoculum (B)

#### II-4. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est un Bloc Complètement Aléatoire (BCA) à trois (03) répétitions. L'unité expérimentale est constituée de deux (02) plants par cultivar. Le nombre total d'individus ( $n$ ) est donc : 132 plants soit 66 plants Orishélé et 66 plants et FHIA 21. Deux facteurs ont été comparés à savoir la provenance des isolats ou souches du champignon *Mycosphaerella fijiensis* Morelet et le cultivar de plantain inoculé. Ce sont des facteurs qualitatifs fixes. Le facteur provenance des souches a quatre (04) modalités : Adja-Ouèrè, Allada, Ouinhi et Zè et le facteur cultivar à deux (02) modalités : Orishélé et FHIA 21. Les 10 souches ont été inoculées à chaque cultivar de plantain. Pour chaque cultivar, des plants témoins (non inoculés) ont été mis en place à raison de deux (02) plants par cultivar. L'inoculation a été faite sous serre (**Figure 3A**) sur des vivo-plants des cultivars de plantain Orishélé et FHIA 21 au stade 5 à 6 feuilles. L'inoculation a été réalisée à l'aide de micro-pulvérisateurs. Sur chaque plant, les deux (02) dernières feuilles émergées ont été inoculées à la face inférieure. Les feuilles ont été maintenues à 50 cm perpendiculairement au jet d'inoculum de sorte que la distribution soit homogène. La quantité de l'inoculum est de 2 ml par feuille. Pour éviter la dispersion des conidies sur les autres feuilles, ces dernières ont été recouvertes avec du plastique pendant l'inoculation. Les plants inoculés ont été maintenus dans la serre sous des couvertures avec une humidité relative de 100 % pendant une semaine à l'aide d'humidificateur (**Figure 3B**). Une photopériode de 12 h et une température 28°C et 25°C ont été maintenues respectivement dans la journée et la nuit sous la couverture [27]. Après une semaine, l'humidité a été réduite à 80 %. Les plants ont été régulièrement arrosés au besoin pendant toute la période de l'essai.





**Figure 3 :** *Inoculation des plants (A) ; Disposition des plants avec humidificateur (B)*

## II-5. Collecte des données

Les observations ont été effectuées sur les deux (02) feuilles inoculées entre le dixième et vingt-quatrième jour après l'inoculation du pathogène à une fréquence de (02) jours. Les paramètres ci-dessous ont été évalués sur chaque plant :

- **Temps d'incubation (TI) pour la virulence :** c'est le temps nécessaire pour l'apparition des premiers tirets (Isolats très virulents :  $TI \leq 15$  j ; Isolats virulents :  $16 \leq TI \leq 19$  j ; Isolats moins virulents :  $TI > 20$  j) [25].
- **Temps de développement de la maladie (TDM), pour l'agressivité :** c'est le temps qu'il faut aux isolats pour atteindre les lésions de stade 5.
- **Indice de Sévérité (IS)** de la maladie a été calculé selon la formule modifiée de Gauhl (Stover et Dickson, 1970)

$$\text{Indice de Sévérité (IS)} = \frac{\sum n.b}{(N-1)T} \times 100 \quad (1)$$

où,  $n$  est le nombre de feuilles pour chaque degré de l'échelle,  $b$  est le degré de l'échelle,  $N$  est le nombre de degré de l'échelle et  $T$  est le nombre total de feuilles évaluées.

Le **Tableau** suivant présente l'échelle d'évaluation du développement des symptômes de la MRN sous serre. Cette échelle permet le calcul de l'indice d'infection. Les stades représentent les degrés (b). Le nombre total de degrés est 6 (0 ; 1 ; 2 ; 3 ; 4 ; 5).

**Tableau 2 :** Echelle d'évaluation du développement des symptômes de la Maladie des Raies Noires sous serre

Stade	Description
0	Symptômes foliaires pour la plupart absents
1	Taches rougeâtres sur la face inférieure des feuilles. Pas de symptômes sur la face supérieure.
2	Taches circulaires rougeâtres régulières ou irrégulières sur la face inférieure des feuilles. Pas de symptômes sur la face supérieure.
3	Taches circulaires marron clair régulières ou diffuses sur la face supérieure des feuilles.
4	Taches circulaires noires ou brunes, éventuellement avec un halo jaune ou une chlorose du tissu adjacent sur la surface supérieure des feuilles. Zones de tissu vert parfois présentes.
5	Taches noires avec centre sec ou couleur grise. Feuilles complètement nécrotiques, parfois pendantes.

Source : [28]

## II-6. Analyses statistiques

Pour étudier la diversité pathogénique des souches de *M. fijiensis* issues de plusieurs communes, des tests statistiques dont l'Analyse de la variance (ANOVA) et le test de Student Newman Keuls (SNK) ont été utilisés. L'analyse de la variance (ANOVA) a été faite pour tester statistiquement l'égalité des moyennes des Temps d'Incubation (TI) en utilisant les tests F. Le test de Student Newman Keuls a permis de définir les groupes et les erreurs standards en fonction des différentes moyennes des TI des souches. Le critère d'appréciation le plus utilisé est celui de la probabilité avec un seuil de significativité  $\alpha = 5 \%$ . En cas d'effet significatif des paramètres étudiés, les différentes moyennes obtenues suivant les traitements ont été comparées selon le test de Student Newman Keuls (SNK) au seuil de 5 %. Le graphe des courbes de progression de la maladie a permis d'évaluer la tendance évolutive des souches suivant les stades (0 à 5). Le traitement des données a été fait à l'aide de R version 4.0.4.

## III - RÉSULTATS

### III-1. Évaluation de la virulence

L'analyse de la variance de la virulence des différentes souches (**Tableau 3**) indique qu'il existe une différence très hautement significative entre la virulence des souches ( $P < 0,001$ ). On note également que le type de cultivars

ainsi que la provenance des souches affectent très significativement la virulence des souches ( $P < 0,001$ ). De même, l'interaction traitement et cultivar est très hautement significative. Mais cette virulence des souches ne varie pas statistiquement d'une répétition à une autre ( $P > 0,05$ ).

**Tableau 3** : Analyse de la variance de la virulence des différentes souches en fonction des temps d'incubation

Source de variation	Ddl	Valeur de F	Pr (>F)
Traitement (souche)	9	8188,3	2,2E-16 ***
Cultivar	1	23705	2E-16 ***
Répétition	2	0,21	0,80ns
Traitement × Répétition	18	33,91	4,27E-98***
Traitement× Cultivar	9	37705	4,5E-16 ***

\*\*\* : (Très hautement significatif,  $p < 0,001$ ) ; ns : (non significatif,  $p > 0,05$ )

Pour comparer la virulence des souches, le test de Student Newman-Keuls a été appliqué et a permis de réaliser le tableau des moyennes (**Tableau 4**). La moyenne des TI varie entre 12,10 jours et 22,38 jours pour le cultivar sensible Orishélé, tandis qu'elle est comprise entre 30,25 jours et 33,38 jours pour le cultivar résistant FHIA 21. Pour classer les différentes souches selon leur virulence, le cultivar de référence Orishélé (témoin sensible) a été utilisé. Conventionnellement, les souches du même groupe (ayant les mêmes lettres) n'ont pas un temps d'incubation significativement différent. Ainsi, cinq (05) sous-groupes ont été déterminés en tenant compte de la virulence des souches. Il est apparu que les moyennes des souches Mf. 210 ( $22,38 \pm 0,44$ ) et Mf. 204 ( $22,23 \pm 2,68$ ) n'ont pas été significativement différents. Ce qui implique que ces souches ont une virulence similaire. Ces deux souches proviennent de la commune de Ouinhi. On note par contre une différence significative entre les moyennes des TI des souches Mf.440 ( $17,33 \pm 0,74$ ) et Mf. 003 ( $16,33 \pm 0,94$ ). La souche Mf. 003 (Adja-Ouèrè) indique une virulence plus élevée que celle de la souche Mf. 440 (Zè). Ainsi, sur la base du temps d'incubation, trois niveaux de virulence ont été observés (Tableau 5) : les souches très virulentes ( $TI \leq 15$  jours) incluant les souches Mf. 502 (Allada), Mf. 410 et Mf. 404 (Zè) ; les souches virulentes ( $16 \leq TI \leq 19$  jours) comprenant les souches Mf. 010, Mf. 003 de la commune d'Adja-Ouèrè et les souches Mf. 440, Mf. Mf 430, Mf.420 de la commune de Zè ; et enfin, les souches les moins virulentes ( $TI > 20$ ) regroupant les souches Mf. 210 et Mf. 204 de Ouinhi.

**Tableau 4 :** Moyennes des Temps d'incubation (TI) par souches au seuil de 5 % du test de Student Newman-Keuls

Souches	Moyenne. ± Erreur Standard	
	Orishélé	FHIA 21
Mf. 502	12,10 ± 1,54 <sup>e</sup>	30,25 ± 0,94 <sup>f</sup>
Mf. 404	12,33 ± 0,74 <sup>e</sup>	31,12 ± 0,44 <sup>e</sup>
Mf. 410	12,33 ± 0,94 <sup>e</sup>	30,97 ± 0,31 <sup>e</sup>
Mf. 420	16,28 ± 0,94 <sup>d</sup>	31,58 ± 0,31 <sup>d</sup>
Mf. 430	16,66 ± 0,74 <sup>c</sup>	32,10 ± 0,81 <sup>c</sup>
Mf. 440	17,33 ± 0,74 <sup>b</sup>	32,51 ± 1,68 <sup>b</sup>
Mf. 003	16,33 ± 0,94 <sup>d</sup>	32,05 ± 0,92 <sup>c</sup>
Mf. 010	16,66 ± 0,89 <sup>c</sup>	32,05 ± 1,19 <sup>c</sup>
Mf. 204	22,23 ± 2,68 <sup>a</sup>	32,66 ± 0,92 <sup>b</sup>
Mf. 210	22,38 ± 0,44 <sup>a</sup>	33,38 ± 1,85 <sup>a</sup>

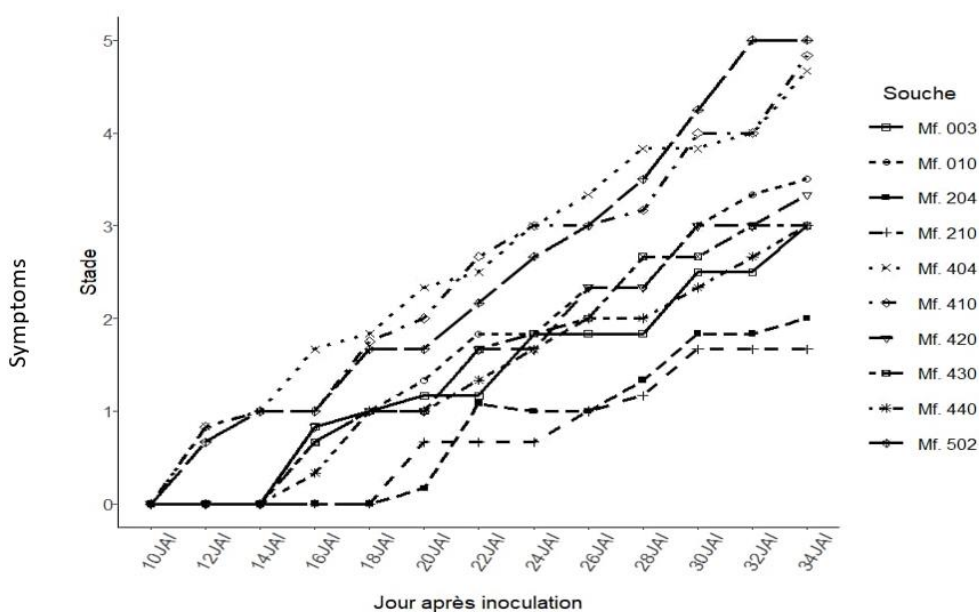
**Tableau 5 :** Classification des souches en fonction leur virulence

Souches	Commune	Temps d'incubation (jours)	Echelle	Conclusion
Mf. 210	Ouinhi	22,38	TI > 20	Moins virulentes
Mf. 204	Ouinhi	22,23		
Mf. 440	Zè	17,33	16 ≤ TI ≤ 19	Virulentes
Mf. 010	Adja-Ouèrè	16,66		
Mf. 430	Zè	16,65		
Mf. 003	Adja-Ouèrè	16,33		
Mf. 420	Zè	16,28		
Mf. 404	Zè	12,33	TI ≤ 15	Très virulentes
Mf. 410	Zè	12,33		
Mf. 502	Allada	12,10		

### III-2. Estimation de l'agressivité des souches

L'agressivité des souches a été mise en évidence par le temps de développement de la maladie (TDM) qui est le temps entre l'inoculation et l'apparition des lésions de stade 5 (Taches noires avec centre sec ou couleur grise). Ce temps est perceptible uniquement chez le cultivar Orishélé et est traduit par les courbes de progression de la maladie des différentes souches en fonction du temps (**Figure 4**). Toutes les souches de *M. fijiensis* ont dépassé le stade 1 de la maladie sur le cultivar sensible Orishélé. Parmi celles-ci, trois (03) ont atteint le stade 5. Il s'agit des souches Mf.502, Mf.404, Mf.410 qui proviennent respectivement des communes d'Allada et Zè (Mf.404, Mf. 410). Les TDM de ces trois (03) souches varient entre 32 et 34 jours. La souche Mf. 502 provenant de la commune d'Allada est la souche la plus agressive avec le TDM le plus court (32 jours). Elle a provoqué sur la face inférieure des feuilles des tâches noires avec centre sec ou couleur grise (stade 5). Les souches Mf. 010, Mf. 003

(Adja-Ouèrè) et Mf. 440, Mf. 430 (Zè) présentaient un développement plus lent et se sont situées entre le stade 2 et 4 de la maladie à la fin de l'expérimentation. Les souches les moins agressives sont Mf. 204 et Mf. 210 issues de la commune de Ouinhi qui n'ont pas dépassé le stade 2 avant la fin de l'expérimentation.



**Figure 4 :** Progression de la maladie à partir de différentes souches en fonction du temps

### III-3. Évaluation de la Sévérité de la maladie

La sévérité de la maladie a été évaluée à travers le calcul de l'Indice de sévérité (IS) le 34 JAI, c'est-à-dire le dernier jour de la collecte des données. L'analyse de la variance montre qu'il existe une différence très hautement significative entre les indices de sévérité des différentes souches calculés ( $p < 0,001$ ). On remarque que le type de cultivar et la provenance des souches affectent également très significativement les indices de sévérité des différentes souches ( $p < 0,001$  ; tandis qu'aucune différence significative n'a été observée entre les répétitions (*Tableau 6*). De plus, le test de Student Newman-Keuls a permis de classer les souches en fonction de leur sévérité sur les plants inoculés (*Tableau 7*). On note que les indices de sévérité du cultivar FHIA 21 sont tous égaux ( $15,00 \pm 5,22a$ ) car toutes les souches sont restées au stade 1 de la maladie au 34 JAI. Par contre, une différence significative a été observée avec les indices de sévérité des souches sur le cultivar Orishélé. La sévérité la plus élevée ( $75,00 \pm 26,11a$ ) a été observée avec les souches Mf.502 (Allada), Mf. 404 et

Mf. 410 (Zè) ; tandis que la sévérité la plus faible ( $25,00 \pm 11,67c$ ) a été enregistrée avec la souche Mf. 210 (Ouinhi). Les souches Mf. 010 (Adja-Ouèrè) et Mf. 420 (Zè) ont fait observer respectivement des indices de sévérité statistiquement similaires :  $52,50 \pm 19,06b$  et  $50,00 \pm 15,66b$ . Le même constat a été fait avec les souches Mf. 440(Zè), Mf. 003(Adja-Ouèrè), Mf.010 (Adja-Ouèrè) et Mf. 204(Ouinhi) qui ont aussi présenté des indices de sévérité similaires.

**Tableau 6 :** Analyse de la variance de la sévérité de la cercosporiose noire en fonction des différentes souches

Source de variation	Ddl	Valeur de F	Pr (>F)
Traitement (souches)	9	27,3	2E-16 ***
Cultivar	1	237,6	2E-16 ***
Répétition	2	0,051	0,95ns
Traitement $\times$ Répétition	18	0,066	0,04ns
Traitement $\times$ cultivar	9	523,3	3E-17***

ns (non significatif,  $p > 0,05$ ) ; \*\*\* (très hautement significatif,  $p < 0,001$ )

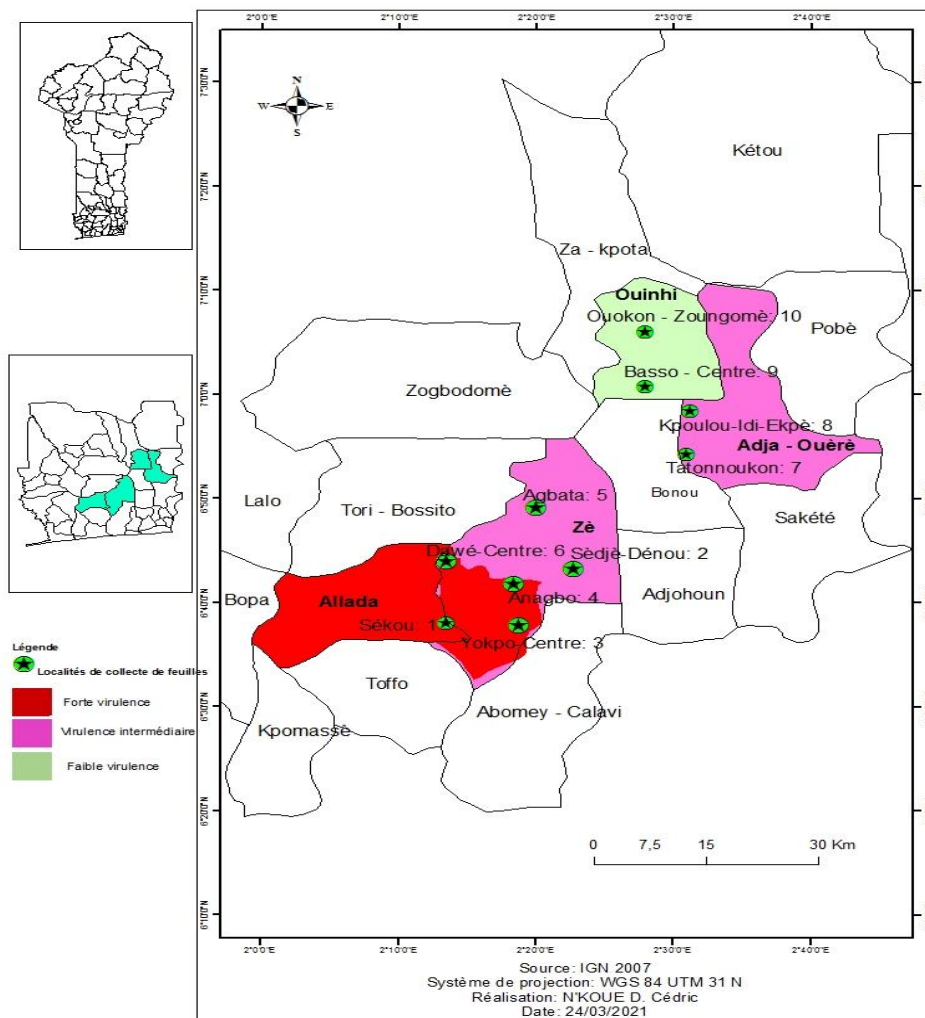
**Tableau 7 :** Moyenne des Indices de Sévérité (IS) au seuil de 5 % du test de Student Newman-Keuls

Souches	Moyenne $\pm$ Erreur Standard	
	Orishélé	FHIA 21
Mf. 502	$75,00 \pm 26,11a$	$15,00 \pm 5,22a$
Mf. 404	$70,00 \pm 25,58a$	$15,00 \pm 5,22a$
Mf. 410	$72,50 \pm 11,67a$	$15,00 \pm 5,22a$
Mf. 420	$50,00 \pm 19,06b$	$15,00 \pm 5,22a$
Mf. 430	$45,00 \pm 15,66bc$	$15,00 \pm 5,22a$
Mf. 440	$45,00 \pm 20,67bc$	$15,00 \pm 5,22a$
Mf. 003	$45,00 \pm 15,66bc$	$15,00 \pm 5,22a$
Mf. 010	$52,50 \pm 25,98b$	$15,00 \pm 5,22a$
Mf. 204	$30,00 \pm 20,05bc$	$15,00 \pm 5,22a$
Mf. 210	$25,00 \pm 10,44C$	$15,00 \pm 5,22a$

#### III-4. Cartographie de la zone d'étude en fonction du pouvoir pathogène des souches des différentes communes

La **Figure 5** présente la cartographie de la zone d'étude en fonction du pouvoir pathogénique des différentes souches. Les zones en rouge sont celles qui ont des souches de forte virulence, les zones en rose ont des souches à virulence intermédiaire et les zones en vert les souches à faible virulence. Le **Tableau 8** présente la répartition des souches par commune.





**Figure 5 :** Cartographie de la zone d'étude en fonction du pouvoir pathogénique des souches de *M. fijiensis*

**Tableau 8 : Souches isolées dans les différentes communes**

N	Code	Département	Commune	Village/ Quartier	Coordonnées géographiques
1	Mf. 502	Atlantique	Allada	Sékou-centre	N0637'484 E00214'308''
2	Mf. 404	Atlantique	Zè	Sèdjè-dénou Centre	N6043'15,2832'' E2022'39,5148''
3	Mf. 410	Atlantique	Zè	Yokpo-centre	N6043'8,4216'' E2017'35,3076''
4	Mf. 420	Atlantique	Zè	Anagbo	N6137'7,0865'' E1978'27,4367''
5	Mf. 430	Atlantique	Zè	Agbata	N6098'9,8764'' E2017'41,2365''
6	Mf. 440	Atlantique	Zè	Dawé centre	N6042'47,664'' E2022'31,44''
7	Mf. 003	Plateau	Adja-ouèrè	Tatonnon-kon- Adjaglo	N6054'30,79116'' E2031'13,20888''
8	Mf. 010	Plateau	Adja-ouèrè	Idi-èpkè	N702'46,09896'' E2034'4,0548''
9	Mf. 204	Zou	Ouinhi	Basso-centre	N6059'47,71392'' E2028'1,263''
10	Mf. 210	Zou	Ouinhi	Ouokon- zougomè	N6058'57,28908'' E2027'42,29064''

## IV - DISCUSSION

### IV-1. Évaluation de la virulence et de l'agressivité des souches

La présente étude a été réalisée pour contribuer à une gestion efficace et durable de la cercosporiose noire du plantain au Bénin. Elle a consisté à évaluer la variabilité pathogénique des souches de *Mycosphaerella fijiensis*, agent causal de la cercosporiose noire. Les résultats ont indiqué que toutes les souches de *M. fijiensis* testées ont favorisé l'expression de la maladie. Il a été remarqué que la lumière noire favorise la croissance des colonies de *M. fijiensis* induisant une sporulation plus élevée [29]. Ces conditions créées lors de l'essai seraient donc à l'origine de l'expression rapide des symptômes de la maladie. En effet, après l'inoculation, les plants ont été maintenus sous couverture pendant sept jours favorisant ainsi un environnement propice pour la multiplication des conidies. L'expression de la maladie sur les plants a apporté la preuve du pouvoir pathogénique des souches de *M. fijiensis* sur le plantain. Ce pouvoir pathogénique des souches est conféré au pathogène par plusieurs composés phytotoxiques sécrétés par l'agent pathogène, notamment par la synthèse des composés tels que la fijiensine, la 2,4,8-trihydroxytétralone (2,4,8-THT), la juglone, la 4-hydroxycytalone, l'acide 3-carboxy-3-

hydroxycinnamique et l'isochracinique acide [30]. De plus, le gène Mf Avr. 4, le caryotype et la taille du génome des isolats sont également des facteurs intrinsèques à l'agent pathogène favorisant l'expression de la pathogénicité [31, 32]. Ce qui serait le cas pour les différentes souches de *M. fijiensis* utilisées au cours de cette expérimentation. Cependant, il a été démontré qu'une forte variabilité génétique existe entre les lésions sur une même plante, entre cultivar et entre régions [33, 34]. Cette variabilité pathogénique est due à des forces évolutives telles que la migration, les flux de gène, la recombinaison, la mutation, la parasexualité (dérive génétique) et la sélection [35, 36]. De plus, des facteurs environnementaux, responsables de la dégradation récurrente de la résistance des plantes pourraient également expliquer cette variabilité entre les pathogènes [37]. Par exemple, la libération des ascospores de *M. fijiensis*, dépend fortement de l'eau résiduelle à la surface des feuilles pendant la saison de pluies [29]. Dans la présente étude, une différence significative a été observée entre le temps d'incubation des souches de *M. fijiensis* provenant de Zè (Mf 210 ; Mf 204) et celles de Ouinhi (Mf 410 ; Mf 204) ; ceci suggère une variation du degré de virulence entre les souches. Traoré (2008) a également démontré que le temps d'incubation varie de manière significative en fonction des souches de différentes régions.

#### IV-2. Évaluation de la Sévérité de la maladie

Un autre facteur pouvant expliquer la variabilité entre les pathogènes est l'agressivité [20]. La souche Mf. 502 provenant de la commune d'Allada est la souche la plus agressive avec un temps de développement de la maladie (TDM) de 32 jours. Ce résultat est comparable à celui issu des travaux de [26] dans lesquels la souche la plus agressive a présenté un TDM de 35 jours. Les souches Mf. 502 (Allada), Mf. 404, et Mf. 410 (Zè) sont celles ayant causé plus de dommages (lésions nécrotiques) sur les feuilles avec un indice de sévérité de 75 % ; tandis que la souche Mf. 210 (Adja-Ouèrè) avait un indice de sévérité de 25 %. Ces résultats confirment qu'il existe une variabilité pathogénique entre les souches de *M. fijiensis* au Sud-Bénin. Cette variabilité serait due aux différences de systèmes de culture ainsi qu'aux pratiques agricoles ([10, 18]) ; de même qu'aux caractéristiques environnementales ([10, 26]). [18] ont suggéré que l'adaptation aux systèmes de culture (monoculture et culture associée) ajoutée à la présence d'une reproduction sexuée chez le champignon, peuvent affecter l'étendue de la variabilité de l'agent pathogène. En effet, la reproduction sexuée conduit soit à une recombinaison génétique, soit à des croisements des segments d'ADN lors de la division méiotique résultant ainsi à de nouvelles combinaisons alléliques [38]. Par conséquent, la recombinaison génétique augmente la variabilité pathogénique des souches de *M. fijiensis* au sein de la population [39]. Il serait donc impérieux d'effectuer des séquençages d'ADN des souches utilisées afin de mieux cerner l'effet de cette reproduction sexuée sur la variabilité pathogénique. La production du

plantain est réalisée à travers trois systèmes de culture : les jardins de case, les cultures pures ou associées dans les champs. D'après [26], ces systèmes de culture ont un effet sur l'incidence de la cercosporiose noire et la variabilité pathogénique des souches de *M. fijiensis*. Dans la présente étude, le temps de développement de la maladie, l'incidence, la sévérité et la présence de l'inoculum aérien disséminé dans les trois systèmes de culture ont été évalués. Il en ressort que les jardins de case ont une faible incidence de la maladie comparativement à la culture pure de plantain en champs. Ce qui serait lié à la fertilité du sol provenant des ordures ménagères, déjections des bétails, cendres de toutes natures, accumulés autour de touffes. La décomposition de l'ensemble enrichit les sols en éléments nutritifs. Les sols de jardin de case sont donc non seulement riches en calcium, magnésium et potassium, mais disposent également de quantités élevées de matière organique et de phosphore, et ont une bonne structure. Il est donc nécessaire d'investiguer l'effet du système de culture des zones de provenance sur la variabilité pathogénique des souches à travers une étude sur l'épidémiologie de la maladie. La cartographie du pouvoir pathogénique des souches dans les différentes communes a permis d'identifier les zones à haut risque et celles à faible risque. Cette carte permet de proposer aux producteurs des méthodes de lutte appropriées et adaptées à chaque zone. Néanmoins, une telle étude devrait être accompagnée de celle sur la diversité génétique des souches afin d'identifier les gènes responsables de cette diversité pathogénique comme ce fut le cas pour les études de [18] ; [10] ; [23] respectivement réalisée au Brésil, Nigéria et Mexique.

## V - CONCLUSION

Le présent travail a évalué la variabilité pathogénique des souches de *M. fijiensis* au Sud Bénin. Il ressort de cette étude que les souches provenant des communes d'Adja-Ouèrè, Allada, Ouinhi et Zè, sont toutes pathogéniques avec une variabilité de la virulence et de l'agressivité. La souche Mf. 502 est la plus virulente et agressive et celle Mf. 204, la moins virulente. La commune de Zè a été identifiée comme un milieu à haut risque d'infection avec un niveau de sévérité très élevé. Par contre, un niveau de sévérité faible a été exprimé par les souches provenant de la commune de Ouinhi. Des études moléculaires devraient être réalisées afin de mieux expliquer la variabilité pathogénique des souches. Il serait aussi judicieux de prendre en compte cette variabilité entre les souches du pathogène dans les programmes de sélection variétale et de criblage des variétés résistantes à la cercosporiose noire. D'autres essais doivent donc être conduites dans différentes zones agroécologiques. De plus, la réalisation du test de pathogénicité sur un ensemble de cultivars de plantains résistants, partiellement résistants et sensibles pourrait également permettre d'affiner les caractéristiques de pathogénicité des souches.

## RÉFÉRENCES

- [1] - S. DÉPIGNY, R. ACHARD, T. LESCOT, M. T. DJOMESSI, F. TCHOTANG, D. E. NGANDO & C. POIX, "In vivo assessment of the active foliar area of banana plants (*Musa* spp.) using the OTO model," *Sci. Hortic. (Amsterdam)*, Vol. 181, (2014) 129 - 136, doi: 10.1016/j.scienta.2014.10.044
- [2] - D. E. F. THIÉMÉLÉ, S. TRAORÉ, N. ABY, P. GNONHOURI, N. YAO, K. KOBENAN, E. KONAN, A. ADIKO & N. ZAKRA, "Diversité et sélection participative de variétés locales productives de banane plantain de Côte d'Ivoire," *J. Appl. Biosci.*, Vol. 114, N°1 (2017) 11324 p., doi: 10.4314/jab.v114i1.6
- [3] - C. C. OLUMBA and C. N. ONUNKA, "Banana and plantain in West Africa : Production and marketing," *African J. Food, Agric. Nutr. Dev.*, Vol. 20b, N° 2 (2020) 15474 - 15489 p., doi: 10.18697/AJFAND.90.18365
- [4] - F. G. HONFO, A. TENKOUANO and O. COULIBALY, "Banana and plantain-based foods consumption by children and mothers in Cameroon and Southern Nigeria : A comparative study," *African J. Food Sci.*, Vol. 5, N°5 (2011) 287 - 291
- [5] - C. SARAWONG, R. SCHOENLECHNER, K. SEKIGUCHI, E. BERGHOFER and P. K. W. NG, "Effect of extrusion cooking on the physicochemical properties, resistant starch, phenolic content and antioxidant capacities of green banana flour," *Food Chem.*, Vol. 143, (2014) 33 - 39. doi: 10.1016/j.foodchem.2013.07.081
- [6] - B. GOURA SOULÉ, "Politique Agricole De La Cedeao : La Monographie Du Benin", (2012) 24 p.
- [7] - M. C. CHABI, A. G. DASSOU, I. DOSSOU-AMINON, D. OGOUCHORO, B. O. AMAN and A. DANSI, "Banana and plantain production systems in Benin : Ethnobotanical investigation, varietal diversity, pests, and implications for better production," *J. Ethnobiol. Ethnomed.*, Vol. 14, N°1 (2018) 1 - 18, doi: 10.1186/s13002-018-0280-1
- [8] - B. LOKOSSOU, A. AFFOKPON, A. ADJANOHOOUN, C. B. S. DAN, and G. A. MENSAH, "Evaluation des variables de croissance et de développement du bananier plantain en systèmes de culture associée au Sud-Bénin," *Bull. la Rech. Agron. du Bénin*, (2012) 10 - 17 p.
- [9] - P. TIXIER, F. VANITIER, C. J. CABRERA, A. P. CUBAS, J. OKOLLE, C. CHABRIER et M. GUILLON, "Lutte intégrée contre le charançon noir dans les systèmes de culture bananière," Guide N°3 (2010) CIRAD France

- [10] - M. ZANDJANAKOU-TACHIN, P. S. OJIAMBO, I. VROH-BI, A. TENKOUANO, Y. M. GUMEDZOE and R. BANDYOPADHYAYA, "Pathogenic variation of *Mycosphaerella* species infecting banana and plantain in Nigeria," *Plant Pathol.*, Vol. 62 (2013) 298 - 308. doi: 10.1111/j.1365-3059.2012.02650.x
- [11] - L. TRIPATHI, M. MWANGI, S. ABELE, V. ARITUA, WK. TUSHEMEREIRWE, R. BANDYOPADHYAY, "Xanthomonas Wilt : A Threat to Banana Production in East and Central Africa." *Plant Dis.*, 93 (5) (2009 May) 440 - 451. doi: 10.1094/PDIS-93-5-0440. PMID : 30764143
- [12] - P. L. KUMAR, R. SELVARAJAN, M. L. ISKRA-CARUANA, M. CHABANNES and R. HANNA, Biology, etiology, and control of virus diseases of banana and plantain, 1st ed., Vol. 91, N°1 (2015) 229 - 269. Elsevier Inc. doi: 10.1016/bs.aivir.2014.10.006
- [13] - P. H. N'GUESSAN, K. F. J. M. KASSI, B. CAMARA, K. KOBENAN, and D. KONE, "Variabilité de la sensibilité in vitro de souches de *Mycosphaerella fijiensis* (Morelet) isolées des bananeraies industrielles de la cote d'ivoire a différents fongicides de la famille des triazoles," *Agron. Africaine*, Vol. 28, N°1 (2017)
- [14] - R. M. DIEU MERCI, J. Z. MUGISHO, G. B. CUMA, R. B. AYAGIRWE et E. BASENGERE BISIMWA, "État de lieu de la Cercosporiose noire du bananier à l'Est de la République Démocratique du Congo". *Afrique Science*, 15, N° 3 (2019) 23 - 33
- [15] - F. A. AHOHOUENDO, C. E. TOGBE, F. R. AGBOVOEDO and B. C. AHOHOUENDO, "Farmers' Knowledge, Perceptions and Management of Black Sigatoka in Small Plantain-Based Farms in Southern Benin," Vol. 8, N° 5 (2020) 172 - 182, doi: 10.11648/j.ajls.20200805.23
- [16] - B. ESSIS, K. KOBENAN, S. TRAORÉ, D. KONÉ and J. YATTY, "Sensibilité au laboratoire de *Mycosphaerella fijiensis* responsable de la Cercosporiose noire des bananiers vis-à-vis de fongicides couramment utilisés dans les bananeraies ivoiriennes," *J. Anim. Plant Sci.*, Vol. 7, N°2 (2010) 822 - 833
- [17] - J. VISHNEVETSKY et al., "Improved tolerance toward fungal diseases in transgenic Cavendish banana (*Musa* spp. AAA group) cv. Grand Nain," *Transgenic Res.*, Vol. 20, N°1 (2011) 61 - 72 p. doi: 10.1007/s11248-010-9392-7
- [18] - G. F. SILVA, V. S. SANTOS, N. R. SOUSA, R. E. HANADA and L. GASPAROTTO, "Virulence and genetic diversity among isolates of *Mycosphaerella fijiensis* in two regions of Brazil," *Genet. Mol. Res.*, Vol. 15, N°2 (2016) doi: 10.4238/gmr.15027797
- [19] - A. SAVILLE, M. CHARLES, S. CHAVAN, M. MUÑOZ, L. GÓMEZ-ALPIZAR and J. B. RISTAINO, "Population structure of



- Pseudocercospora fijiensis in Costa Rica reveals shared haplotype diversity with Southeast Asian populations,” *Phytopathology*, Vol. 107, N°12 (2017) 1541 - 1548, doi: 10.1094/PHYTO-02-17-0045-R
- [20] - A. ANDANSON, “Evolution de l’agressivité des champignons phytopathogènes, couplage des approches théorique et empirique,” Scd.Uhp-Nancy.Fr, (2010) 162 p.
- [21] - J. H. C. WOUDEMBERG, J. Z. GROENEWALD, M. BINDER and P. W. CROUS, “*Alternaria* redefined,” *Stud. Mycol.*, Vol. 75, (2013) 171 - 212, doi: 10.3114/sim0015
- [22] - A. NASEHI, KADIR, J. BIN, F. ABED ASHTIANI, M. NASR-ESFAHANI, M. Y. WONG, S. K. RAMBE, H. GHADIRIAN, F. MAHMUDI & E. GOLKHANDAN, “*Alternaria capsicicola* sp. nov., a new species causing leaf spot of pepper (*Capsicum annuum*) in Malaysia,” *Mycol. Prog.*, Vol. 13, N°4 (2014) 1041 - 1048, doi: 10.1007/s11557-014-0991-1
- [23] - G. MANZO-SÁNCHEZ et al., “Genetic variability of *Pseudocercospora fijiensis*, the black Sigatoka pathogen of banana (*Musa* spp.) in Mexico,” *Plant Pathol.*, Vol. 68, N°3 (2019) 513 - 522 p. doi: 10.1111/ppa.12965
- [24] - P. BLALOGOÉ, “Stratégies de lutte contre les inondations dans le Grand Cotonou : Diagnostic et alternative pour une gestion durable. Thèse de doctorat unique École Doctorale Pluridisciplinaire d’Université d’Abomey-Calavi”, (2014)
- [25] - S. TRAORÉ, “Contribution à l’étude de comportement d’hybrides de bananiers de dessert et de bananiers plantain (*Musa* sp.) Vis-a-vis des parasites foliaires (*Mycosphaerella* spp., *Cladosporium musae*) et racinaires (*Zythia* Sp., *Radopholus similis*, *Pratylenchus coffeae*),” Université de Cocody Abidjan, (2008)
- [26] - D. O. ODIMBA, “Caractérisation des populations de *Mycosphaerella fijiensis* et épidémiologie de la cercosporiose noire du bananier dans la région de Kisangani, RDC,” Université Catholique de Louvain, (2013)
- [27] - X. M. C. ABADIE, M. ZAPATER, L. PIGNOLET, J. CARLIER, “Artificial inoculation on plants and banana leaf pieces with *Mycosphaerella* spp., responsible for Sigatoka leaf spot diseases,” *Fruits*, Vol. 63, N° 5 (2008) 319 - 323. doi: <https://doi.org/10.1051/fruits>
- [28] - Y. ALVARADO-CAPÓ, M. LEIVA-MORA, MA. DITA-RODRÍGUEZ, M. ACOSTA, M. CRUZ, N. PORTAL, R. GÓMEZ KOSKY, L. GARCÍA, I. BERMÚDEZ, J. PADRÓN, "Early evaluation of black leaf streak resistance by using mycelial suspensions of *Mycosphaerella fijiensis*." In: JACOME L; RIVAS G; LEPOIVRE P; MARIN D; ORTIZ R; ROMERO R; ESCALANT JV. (Eds.), *Mycosphaerella* leaf spot diseases of bananas : present status and outlook. Proceedings of the 2nd. International Workshop on *Mycosphaerella* leaf spots diseases held at San José, Costa Rica, (2003) 71 - 84

- [29] - E. ETEBU, F. GAUHL and L. A. DANIEL-KALIO, "Effect of light and sealing pattern on sporulation and growth of," N° June (2005) 24 - 25
- [30] - P. S. C. J. AKAGI, K. KHOSHMANESH, B. EVANS, C. J. HALL, K. E. CROSIER, J. M. COOPER, "Miniaturized Embryo Array for Automated Trapping, Immobilization and Microperfusion of Zebrafish Embryos," PLoS One, Vol. 7, N°5 (2012) e36630 p. doi : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036630>
- [31] - R. E. ARANGO-ISAZA and J. CARLIER, "Combating a Global Threat to a Clonal Crop : Banana Black Sigatoka Pathogen *Pseudocercospora fijiensis* (Synonym *Mycosphaerella fijiensis*) Genomes Reveal Clues for Disease Control," Vol. 12, N° 8 (2016)
- [32] - A. C. L. CHURCHILL, "Pathogen profile *Mycosphaerella fijiensis*, the black leaf streak pathogen of banana : progress towards understanding pathogen biology and detection, disease development , and the challenges of control," *Mol. Plant Pathol.*, Vol. 12, N°4 (2011) 307 - 328. doi: [10.1111/J.1364-3703.2010.00672.X](https://doi.org/10.1111/J.1364-3703.2010.00672.X)
- [33] - J. A. R. CERDA, C. ALLINNE, C. GARY, P. TIXIER, C. A. HARVEY, L. KROLCZYK, C. MATHIOT, E. CLÉMENT, J-N. AUBERTOT, "Effects of shade, altitude and management on multiple ecosystem services in coffee agroecosystems," *Eur. J. Agron.*, Vol. 82, N°B (2017) 308 - 319. doi: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2016.09.019>
- [34] - J. C. F. HALKETT, D. COSTE, G. G. RIVAS PLATERO, M. F. ZAPATER, C. ABADIE, "Isolation by distance and genetic discontinuities in recently established populations of the plant pathogenic fungus *Mycosphaerella fijiensis*," *Mol. Ecol.*, Vol. 19, (2010) 3909 - 3923. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04774.x>
- [35] - D. BICHARA, "Étude de modèles épidémiologiques : Stabilité, observation et estimation de paramètres ", (2013)
- [36] - C. LANDRY, "Modélisation des dynamiques de maladies foliaires de cultures pérennes tropicales à différentes échelles spatiales : cas de la cercosporiose noire du bananier ", (2015)
- [37] - C. SRINIVAS et al., "*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* causal agent of vascular wilt disease of tomato: Biology to diversity– A review," *Saudi J. Biol. Sci.*, Vol. 26, N°7 (2019) 1315 - 1324. doi: [10.1016/j.sjbs.2019.06.002](https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.06.002)
- [38] - L. H. G. S.R. QUEIROZ, A. N. SILVA, J. J. SANTOS et Jr MARQUES, G. R. BERTANI, "Construction of yellow fever virus subgenomic replicons by yeast-based homologous recombination cloning technique," *An Acad Bras Cienc*, Vol. 85, N°1 (2013) 159 - 168. Doi : [10.1590/s0001-37652013005000008](https://doi.org/10.1590/s0001-37652013005000008)
- [39] - M. NAKYANZI, "Molecular and pathogenic diversity of isolates of *Mycosphaerella fijiensis* that cause Black Sigatoka disease of bananas in East Africa." PhD diss., Natural Resources Institute, Greenwich", (2002)