

LA TOMATE DE SERRE, UNE PLANTE HÔTE POUR LE MILDIOU (*PHYTOPHTHORA INFESTANS*)

Michel Lacroix, agronome-phytopathologiste
Laboratoire de diagnostic en phytoprotection
Direction de l'innovation scientifique et technologique

Le mildiou causé par le champignon *Phytophthora infestans* est une maladie qui préoccupe depuis toujours les producteurs de pomme de terre car cet organisme pathogène peut causer des pertes considérables dans cette culture. Bien que le mildiou puisse affecter la tomate de champ, cette maladie atteint rarement des proportions épidémiques au sein de cette culture. Cependant, en 1994 au Québec, le mildiou connaît un nouvel essor chez la tomate de champ même que certaines cultures sont entièrement dévastées. Cette même année, plusieurs productions de tomate de serre ont été sévèrement affectées par cette maladie fongique. En 1998, un scénario similaire se reproduit. Le mildiou affecte tardivement la tomate de champ et cause des pertes totales dans certaines cultures. Tout comme en 1994, le mildiou fut également sévère dans certaines productions de tomate en serre. Mais que s'est-il passé dans les populations du *P. infestans* durant les années 1990 pour que ce champignon puisse désormais induire des dommages et pertes si importants chez la tomate? Pour comprendre cette soudaine augmentation de la sévérité du mildiou, il est essentiel de se référer aux changements et aux caractéristiques observés au sein des populations du champignon depuis sa première mention en Amérique du Nord au début des années 1840. Auparavant, examinons les symptômes causés par le *P. infestans* chez la tomate et les conditions favorisant le développement du mildiou au sein des cultures de tomate en serre.

1. SYMPTÔMES ET CONDITIONS D'INFECTION DU MILDIOU SUR LA TOMATE DE SERRE

1.1 LES SYMPTÔMES SUR LA TOMATE

Toutes les parties aériennes d'un plant de tomate peuvent présenter des symptômes. Sur les **feuilles**, des taches se développent à partir de l'extrémité ou de la marge des folioles. Ces taches, d'un aspect humide, ont une couleur vert pâle ou brune. Sous des conditions humides, les taches progressent pour former de larges plages irrégulières brunes. Ces brûlures sont souvent bordées d'un halo vert pâle. Toutes les folioles d'une feuille viennent à flétrir et à brûler entièrement. La maladie peut être très fulgurante en causant le dépérissement

complet de la plante. Lorsque les conditions sont favorables, le champignon apparaît, à la face inférieure des folioles affectées, sous la forme d'un anneau blanchâtre au pourtour des taches et des brûlures. Il s'agit en fait des fructifications (spores asexuées) du *P. infestans*.

Sur la **tige** et les **pétiotes**, des chancres brun foncé peuvent apparaître.

Les dommages sur les **fruits** se caractérisent par des plages irrégulières brunes ayant un aspect bronzé et luisant. Ces symptômes se développent régulièrement à partir de la zone pédonculaire (point d'attache). Les fruits ont souvent une apparence bosselée. Un duvet blanc peut apparaître sur les parties affectées du fruit. L'intérieur du fruit a une texture liégeuse et une couleur brune. La pourriture causée par le mildiou est ferme. Cependant, des organismes secondaires (bactéries et champignons) peuvent envahir le fruit et causer une pourriture molle.

1.2 INFECTION DE LA TOMATE DE SERRE

Le *P. infestans* peut survivre à l'hiver en séjournant à l'intérieur de tubercules de pomme de terre laissés au champ, dissimulés dans un tas de rebuts ou utilisés comme semence la saison suivante. Au printemps, ces tubercules contaminés germent et donnent naissance à des plantes sur lesquelles le *P. infestans* produit des fructifications (spores asexuées). Ces spores sont alors dispersées par le vent et infectent les cultures de pomme de terre et de tomate de champ.

Au Québec, les cultures de tomate de serre sont habituellement infectées par le *P. infestans* à la fin du mois d'août ou en septembre. Les spores (spores asexuées) infectant les cultures en serre proviennent de jardins ou de champs de pomme de terre ou de tomate affectés par le mildiou. Les spores de ce champignon peuvent vraisemblablement être dispersées sur des dizaines de kilomètres. Lorsque les spores sont parvenues sur les feuilles de tomate en serre, la présence d'eau demeure un pré-requis essentiel pour leur germination. Une fois l'infection initiée, le développement de la maladie est favorisé par des nuits froides (10 à 15°C) et des journées modérément chaudes (21 à 26°C) jumelées à une humidité relative élevée (90 % et plus). Au fur et à mesure que les brûlures apparaissent sur le feuillage, des fructifications du *P. infestans* sont formées et servent à propager la maladie à l'intérieur de la serre. Si les conditions optimales sont réunies pour une expansion rapide du mildiou, une culture de tomate en serre peut être entièrement détruite en 3 ou 4 jours.

2. ORIGINE ET MIGRATIONS DU *PHYTOPHTHORA INFESTANS*

❖ PREMIÈRE MIGRATION DU *P. INFESTANS*

En Amérique du Nord, le mildiou est observé pour la première fois en 1843 près de Philadelphie aux États-Unis tandis qu'en Europe cette maladie fait son apparition en Belgique en 1845. Par la suite, le mildiou atteint rapidement toutes les régions productrices de pomme de terre à travers le monde. Les tubercules de pomme de terre contaminés par le *P. infestans* représentent le véhicule de choix pour transporter et disperser ce champignon phytopathogène.

Diverses hypothèses furent énoncées pour expliquer le lieu d'origine des migrations du *P. infestans* vers l'Amérique du Nord et l'Europe. La première théorie, acceptée jusqu'au milieu des années 1950, situe l'origine du *P. infestans* dans la même partie du monde que l'ancêtre de la pomme de terre soit dans les Andes en Amérique du Sud. Cependant, cette idée ne fait pas l'unanimité pour les raisons suivantes : manque de preuves de la présence du champignon dans les Andes avant la fin du 19^{ième} siècle, faible diversité des populations du *P. infestans* dans cette région et reproduction sexuée restreinte ou inexistante.

Une seconde hypothèse prétend que le centre d'origine du *P. infestans* est localisé dans les montagnes du Mexique central puisque dans cette région la diversité des populations du champignon est maximale et que la reproduction sexuée semble existée depuis toujours. La théorie la plus acceptée aujourd'hui est donc celle préconisant une migration du *P. infestans* à partir du Mexique vers les États-Unis et de là vers l'Europe. Il n'est également pas exclu que le champignon puisse avoir été transporté directement du Mexique vers l'Europe.

Récemment, une troisième théorie fut émise en prenant en considération les connaissances actuelles sur l'évolution des populations du *P. infestans* dans les diverses parties du monde. Cette hypothèse implique un processus migratoire en trois étapes :

- a) Il y a plusieurs siècles, migration restreinte du champignon à partir du centre du Mexique vers les Andes (Amérique du Sud). Dans cette région, la ligne US-1 s'est établie (consulter la section sur la diversité des populations du *P. infestans*)
- b) 1841-1842, migration de l'Amérique du Sud vers les États-Unis.
- c) 1843-1844, migration vers l'Europe à partir de l'Amérique du Sud ou des États-Unis.

Ainsi, la première migration du *P. infestans* vers l'Amérique du Nord et l'Europe remonte au milieu du 19^{ième} siècle. Avant d'assister à une seconde migration de ce champignon, il faut attendre la fin du 20^{ième} siècle. Comme nous le verrons, cette deuxième migration a eu un impact majeur dans les populations du *P. infestans* qui s'est traduit par une nouvelle émergence d'épidémies du mildiou dans les cultures de pomme de terre et de tomate (champ et serre).

❖ SECONDE MIGRATION DU *P. INFESTANS*

Suite à une sécheresse qui sévit en Europe en 1976, une très grande quantité (25 000 tonnes) de pommes de terre, destinées à la consommation, sont importées du Mexique vers l'Europe. Il est alors suspecté que quelques tubercules infectés par le *P. infestans* ont été entreposés ou encore jetés dans un tas de compost permettant au champignon de survivre à l'hiver. Le printemps venu, la croissance de plants de pomme de terre issus des tubercules infectés ont permis la sporulation du *P. infestans* sur le feuillage nouvellement formé créant ainsi une source d'inoculum pour l'infection de champs de pomme de terre ou de tomate. De nouvelles populations du *P. infestans* venaient donc de s'établir en Europe. Par la suite, il semble qu'il y a eu dispersion de l'organisme pathogène de l'Europe vers des pays de d'autres continents via le commerce de tubercules de semence dont certains étaient contaminés par le *P. infestans*.

En Amérique du Nord, c'est en 1979 qu'une nouvelle population du *P. infestans* (connue sous le nom de US-6, voir la section sur la diversité des populations de *P. infestans*) fut vraisemblablement introduite en Californie aux États-Unis. Il semble qu'elle est entrée via des fruits de tomate en provenance de la région du nord-ouest du Mexique. En Californie, le

mildiou n'avait pas été observé sur la tomate depuis 32 ans soit jusqu'à l'avènement de l'épidémie de 1979. Cette nouvelle population du *P. infestans* (US-6) est donc présumée responsable de cette infection sévère sur la tomate.

Cependant, cette population du *P. infestans* (US-6) ne peut expliquer les épidémies de mildiou que les États-Unis et le Canada ont connu dans les années 1990. L'explication la plus plausible pour justifier l'émergence de ces épidémies du mildiou en Amérique du Nord est la migration massive de nouvelles populations du parasite juste avant ou durant l'année 1992. L'analyse de ces nouvelles populations du *P. infestans* présentes en Amérique du Nord démontre qu'elles proviendraient des régions productrices de pomme de terre et de tomate du nord-ouest du Mexique. Les tubercules de pomme de terre ainsi que les transplants et fruits de tomate infectés permettent le transport sur de longues distances de l'agent responsable du mildiou.

L'analyse des populations du *P. infestans* qui se sont établies en Europe suite à la deuxième migration démontrent qu'elles sont différentes de celles de l'Amérique du Nord. Ainsi, l'introduction des nouvelles populations du parasite en Amérique du Nord correspond à un mouvement migratoire n'ayant pas de lien avec celui qui fut initié en Europe en 1976.

Quelque 130 ans séparent la première observation du mildiou en Amérique du Nord et en Europe et la migration de nouvelles populations du *P. infestans*. Il est alors légitime de se demander pourquoi il n'existe pas d'évidence de migrations du parasite entre le milieu du 19^{ième} siècle et la fin du 20^{ième} siècle. Les raisons émises pour expliquer un tel phénomène sont :

- Dispersion naturelle du *P. infestans* limitée par les océans et les déserts.
- Jusqu'à maintenant le transport de produits et de marchandises sur de longues distances était plus limité.
- Production restreinte de la pomme de terre dans la région centrale du Mexique et commerce international limité de la pomme de terre mexicaine jusqu'à la seconde partie du 20^{ième} siècle.
- Commerce international restreint pour la tomate entre le Mexique et d'autres pays jusqu'à la seconde partie du 20^{ième} siècle.

3. CHANGEMENTS ET CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS DU *PHYTOPHTHORA INFESTANS* EN AMÉRIQUE DU NORD

3.1 DIVERSITÉ DES POPULATIONS DU *PHYTOPHTHORA INFESTANS*

Durant les années 1990, le mildiou de la pomme de terre et de la tomate connaît un nouvel essor aux États-Unis et au Canada. La cause première de ces infections sévères par le mildiou est associée à la migration récente de nouvelles populations du *P. infestans*. Avant 1980, l'analyse des populations du champignon démontre qu'une seule lignée est présente dans les diverses régions du monde laquelle est nommée US-1. Une exception existe soit le Mexique central où la diversité du *P. infestans* est particulièrement grande. En fait la lignée US-1 est issue de la première migration du *P. infestans* en Amérique du Nord et en Europe.

La lignée US-1 est principalement pathogène chez la pomme de terre bien que quelques individus peuvent infecter la tomate. Cette information permet de comprendre pourquoi le mildiou n'atteignait pas des proportions épidémiques dans les cultures de tomate avant l'introduction de nouvelles lignées. Bien que la lignée US-1 dominait aux États-Unis et au Canada suite à son introduction, elle est désormais rare depuis 1993.

En Amérique du Nord des changements ont commencé à s'installer dans les populations du *P. infestans* au début des années 1980 mais les principaux bouleversements prennent place durant les années 1990. Les lignées qui ont contribué à la menace grandissante du mildiou sont :

- US-6 : Introduction en Californie en 1979. Lignée pathogène sur la pomme de terre et la tomate. Rare depuis 1993.
- US-7 : Présente depuis 1992. Lignée pathogène sur la pomme de terre et la tomate. En 1993, responsable de l'épidémie de mildiou sur la tomate dans l'état de New-York. Présence sporadique depuis 1994.
- US-8 : Présente depuis 1992. Lignée pathogène seulement sur la pomme de terre. Elle est actuellement la principale lignée responsable des dommages sur la pomme de terre.
- US-17 : Présente depuis 1996. Lignée détectée seulement dans les champs de tomate mais peut infecter la pomme de terre en laboratoire. En 1997, responsable de l'épidémie de mildiou dans l'état de New-York.

Il est maintenant évident que ces nouvelles populations du *P. infestans* représentent une menace plus sérieuse pour les cultures de pomme de terre et de tomate aux États-Unis et au Canada. Ces nouvelles lignées sont plus agressives que la lignée US-1, c'est-à-dire que suite à l'infection, le taux d'expansion des lésions foliaires est plus rapide d'où un développement accru de la maladie.

L'établissement d'une nouvelle lignée demeure un phénomène rare mais une fois introduite elle peut engendrer une explosion de la maladie advenant des conditions environnementales favorables. La nouvelle lignée s'établit donc et devient dominante dans une région.

3.2 REPRODUCTION SEXUÉE

❖ LE TYPE SEXUEL A2

Le *P. infestans* est un champignon qui se reproduit de façon asexuée et sexuée. Afin que la reproduction sexuée puisse survenir, il est essentiel d'avoir la présence des deux types sexuels du *P. infestans* soit A1 et A2. Avant le début des années 1980, le type sexuel A1 dominait dans toutes les régions du monde à l'exception du Mexique central où les deux types sexuels (A1 et A2) coexistaient.

En Europe, la première mention du type sexuel A2 est rapportée en Suisse en 1981 tandis qu'aux États-Unis A2 est identifié pour la première fois en 1987.

Au Canada, la découverte initiale du type sexuel A2 est réalisée en Colombie Britannique en 1989. En 1994, A2 est signalé au Nouveau-Brunswick, au Québec et en Ontario. Selon des analyses réalisées entre 1994 et 1996, les proportions des types sexuels détectés dans les champs de pomme de terre au Québec sont les suivantes :

	A1	A2
1994	32 %	68 %
1995	4 %	96 %
1996	0 %	100 %

❖ IMPACT DE LA REPRODUCTION SEXUÉE

Depuis la découverte du type sexuel A2 à l'extérieur du centre du Mexique, il est donc théoriquement rendu possible que le *P. infestans* se reproduise sexuellement dans diverses régions à travers le monde. La reproduction sexuée peut avoir deux impacts majeurs :

- Production d'oospores (spores sexuées) permettant au *P. infestans* de survivre dans le sol durant plusieurs mois voire plusieurs années. Les oospores pourraient donc servir de source d'inoculum pour initier des infections.
- Augmentation de la diversité génétique parmi les populations du *P. infestans*.

Jusqu'à maintenant, les opportunités de la reproduction sexuée en Amérique du Nord demeurent extrêmement limitées puisque les deux types sexuels sont rarement détectés dans le même champ. Aux États-Unis et au Canada, lorsque le mildiou est observé dans une région, il est habituellement causé par une ligne unique appartenant soit à A1 ou A2, limitant ainsi la reproduction sexuée. En 1994, les deux types sexuels A1 et A2 ont été détectés dans un champ en Colombie Britannique offrant ainsi la possibilité d'une reproduction sexuée. Il semble que sur la côte du Pacifique, la reproduction sexuée a contribué à la diversité des populations du *P. infestans*. Cependant, ce phénomène est localisé et n'a pas d'impact jusqu'à maintenant sur les populations qui dominent actuellement en Amérique du Nord.

La situation apparaît différente dans certaines parties de l'Europe. En Pologne et dans les Pays-Bas, il a été démontré que la reproduction sexuée a participé à l'augmentation de la diversité parmi les populations du *P. infestans*. De plus, sous les conditions climatiques des Pays-Bas, il a été démontré que des oospores sont formées chez la pomme de terre et la tomate et que celles-ci peuvent survivre dans le sol durant l'hiver. Cependant, les connaissances sont limitées en ce qui concerne l'efficacité des oospores à agir comme source d'inoculum. Sous des conditions de champ, les oospores peuvent-elles germer et infecter la pomme de terre ou la tomate? Cela reste à être démontré.

3.3 RÉSISTANCE AU MÉTALAXYL

Au Canada, la première observation de la résistance du *P. infestans* au métalaxyl est notée en Colombie Britannique en 1993. Au Québec, une étude effectuée entre 1994 et 1996 permet d'obtenir les données suivantes sur la sensibilité du *P. infestans* au métalaxyl en prenant en considération le type sexuel :

Type sexuel A1

	SENSIBLE	INTERMÉDIAIRE	RÉSISTANT
1994	62 %	38 %	0 %
1995	100 %	0 %	0 %

Type sexuel A2

	SENSIBLE	INTERMÉDIAIRE	RÉSISTANT
1994	15 %	66 %	19 %
1995	18 %	77 %	5 %
1996	18 %	76 %	6 %

3.4 RÉSUMÉ DES CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS DU *PHYTOPHTHORA INFESTANS* DE L'AMÉRIQUE DU NORD

En se basant sur le pouvoir pathogène, le type sexuel et la sensibilité au métalaxyl, les populations du *P. infestans* en Amérique du Nord possèdent les caractéristiques suivantes :

Population	Pouvoir pathogène ^a	Type sexuel	Sensibilité au métalaxyl ^b	Dates ^c
US-1	P (t)	A1	S	?-1993
US-6	P-T	A1	(R)	1980-1993
US-7	P-T	A2	R	1992-?
US-8	P	A2	R	1992-?
US-17	T	A1	R	1996-?

Tableau adapté de Fry et Goodwin (1997).

^a Le pouvoir pathogène se réfère à l'hôte sur lequel le *P. infestans* est pathogène soit la pomme de terre (P) ou la tomate (T). Pour US-1 seulement quelques individus sont

pathogènes sur la tomate. US-17 a été détectée seulement dans les champs de tomate mais cause des lésions sur la pomme de terre en laboratoire.

^b S = sensible, R = résistant. Quelques individus de US-6 sont sensibles au métalaxyl.

^c Les dates se réfèrent à la période durant laquelle la lignée était commune. US-1 semble rare depuis 1993 tandis que la présence de US-6 diminue depuis 1993.

4. ÉPIDÉMIES DU MILDIOU EN AMÉRIQUE DU NORD DEPUIS 1990

Aux États-Unis, des épidémies sévères de mildiou sont rapportées chez la pomme de terre et la tomate durant les années 1992 et 1993. Une recherche réalisée durant ces années identifie les populations suivantes du *P. infestans* :

POPULATION	PROPORTION DES ÉCHANTILLONS
US-7	44 %
US-1	30 %
US-8	15 %
US-6	9 %

(Goodwin *et al.* 1995)

Cette étude identifie pour la première fois aux États-Unis les lignées US-7 et US-8. En juillet et en août 1994, la lignée US-8 est reconnue responsable de la destruction de nombreux champs de pomme de terre aux États-Unis.

En ce qui concerne le Québec, les informations du Réseau d'avertissements phytosanitaires du ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec nous permettent de constater les faits suivants en regard du mildiou dans les cultures de pomme de terre et de tomate:

- 1992 Les conditions furent particulièrement propices au mildiou qui est d'ailleurs observé dans les champs de pomme de terre dans plusieurs régions du Québec. Aucune information ne laisse présager la présence du mildiou sur la tomate.
- 1993 La saison fut favorable au mildiou. La maladie a été observée sur la pomme de terre dans toutes les régions du Québec et dans certain cas, la lutte fut difficile. Aucune information ne laisse présager la présence du mildiou sur la tomate.
- 1994 C'est l'année durant laquelle le mildiou explose. Le mildiou est rapporté sur la pomme de terre dans toutes les régions du Québec. Contrairement aux années antérieures, de nombreuses attaques sont observées sur les tiges. La lutte est très difficile. Épidémie de mildiou dans la tomate de champs. Certains champs sont entièrement dévastés. Des cultures de tomate en serre sont entièrement détruites.

- 1995 La saison ne fut pas propice au mildiou. Le peu de cas rapportés sur la pomme de terre ont été réprimés par les fongicides. Sur la tomate, le mildiou est signalé dans un seul champ situé dans la région de Québec.
- 1996 Les conditions météorologiques ont été favorables au mildiou au début de la saison. Le mildiou est apparu sur la pomme de terre dans diverses régions du Québec. À la mi-août, les conditions sèches ont arrêté la progression de la maladie. Sur la pomme de terre, la lignée US-8 est identifiée. Peu de mildiou signalé sur la tomate.
- 1997 Le mildiou est apparu sur la pomme de terre dans quelques régions seulement. Aucune information ne laisse présager la présence de mildiou sur la tomate.
- 1998 En général dans plusieurs régions du Québec, le mildiou a affecté des champs de pomme de terre à des intensités faibles et modérées. Quelques champs ont été sévèrement affectés. Le mildiou a causé des pertes importantes dans certains champs de tomate en infectant directement les fruits. Des cultures de tomate en serre furent très affectées par le mildiou.

À partir de ces informations, il est possible de noter qu'un changement s'est installé dans les populations du *P. infestans* en Amérique du Nord depuis le début des années 1990. Dès les années 1992 et 1993, le mildiou était abondant dans les cultures de pomme de terre et la lutte apparaissait quelques fois difficile. Quant à la saison 1994, elle a permis de noter la présence d'un mildiou particulièrement agressif tant sur la pomme de terre que sur la tomate cultivée en champ et en serre.

Ainsi, l'augmentation de la présence du mildiou peut être associée à la combinaison de différents facteurs :

- Présence de nouvelles populations du *P. infestans* récemment introduites en Amérique du Nord, ayant déplacé la lignée d'origine US-1.
- Augmentation de l'incidence des lignées appartenant au type sexuel A2 lesquelles se sont avérées plus agressives sur la pomme de terre et la tomate.
- Présence de lignées du *P. infestans* résistantes au métalaxyl.
- Conditions climatiques plus favorables au mildiou.

5. LUTTE CONTRE LE MILDIOU DE LA TOMATE DE SERRE

Suite à l'épidémie du mildiou de 1994 qui a détruit de nombreux champs de pomme de terre, le Réseau d'avertissements phytosanitaires publiait sa «stratégie de lutte contre le mildiou de la pomme de terre en 1995». Cette approche préconise des traitements fongicides préventifs afin de prévenir l'installation du mildiou dans les champs. Il est spécifié que tous les fongicides doivent être utilisés comme une mesure de prévention.

Avec l'arrivée de nouvelles souches plus agressives du *P. infestans*, il est primordial d'éviter l'introduction de la maladie dans une culture. Pour la tomate de serre, cette règle s'applique. L'utilisation de fongicides doit se faire à titre préventif afin que le mildiou ne se développe pas.

Il est donc très important de suivre l'évolution du mildiou sur la pomme de terre à l'aide des prévisions émises par le Réseau d'avertissements phytosanitaires. Des traitements préventifs devraient être envisagés dans les cultures de tomate en serre si le mildiou sévit dans les champs ou les jardins de pomme de terre ou de tomate.

Un suivi particulièrement rigoureux de la culture est des plus essentiels. L'inspection quotidienne des plants de tomate en serre est primordiale afin de détecter la moindre trace de mildiou afin de détruire immédiatement les tissus présentant des symptômes.

6. RÉFÉRENCES

Abad, Z.G. et J.A. Abad. 1997. Another look at the origin of late blight of potatoes, tomatoes, and pear melon in the Andes of South America. *Plant Dis.* 81 : 682-688.

Andrивon, D. 1996. The origin of *Phytophthora infestans* populations present in Europe in the 1840s : a critical review of historical and scientific evidence. *Plant Pathol.* 45 : 1027-1035

Andrивon, D. et L. Lebreton. 1997. Mildiou de la pomme de terre, où en sommes-nous après 150 ans? *Phytoma* 494 : 24-27.

Andrивon, D. *et al.* 1998. *Phytophthora infestans* : des populations en évolution. *Phytoma* 502 : 28-30.

Blancard, D. 1997. Quel est votre diagnostic? *PHM Revue Horticole* 383 : 57-58.

Chycoski, C.I. et Z.K. Punja. 1996. Characteristics of populations of *Phytophthora infestans* from potato in British Columbia and others regions of Canada during 1993 to 1995. *Plant Dis.* 80 : 579-589.

Cohen, Y. *et al.* 1997. Oospore production of *Phytophthora infestans* in potato and tomato leaves. *Phytopathology* 87 : 191-196.

Deahl, K.L. *et al.* 1995. Identification of mating types and metalaxyl resistance in north american populations of *Phytophthora infestans*. *Am. Potato J.* 72 : 35-49.

Drenth, A., E.M. Janssen et F. Govers. 1995. Formation and survival of oospores of *Phytophthora infestans* under natural conditions. *Plant Pathol.* 44 : 86-94.

Fry, W.E. *et al.* 1992. Population genetics and intercontinental migrations of *Phytophthora infestans*. *Annu. Rev. Phytopathol.* 30 : 107-129.

Fry, W.E. *et al.* 1993. Historical and recent migrations of *Phytophthora infestans* : chronology, pathways, and implications. *Plant Dis.* 77 : 653-661.

Fry, W.E. et W.B. Goodwin. 1997. Re-emergence of potato and tomato late blight in the United States. *Plant Dis.* 81 : 1349-1357.

Goodwin, S.B. *et al.* 1994. Migration from northern Mexico as the probable cause of recent genetic changes in populations of *Phytophthora infestans* in the United States and Canada. *Phytopathology* 84L 553-558.

Goodwin, S.B. *et al.* 1995. Direct detection of gene flow and probable sexual reproduction of *Phytophthora infestans* in northern North America. *Phytopathology* 85 : 473-479.

Legard, D.E., T.Y. Lee et W.E. Fry. 1995. Pathogenic specialization in *Phytophthora infestans* : aggressiveness on tomato. *Phytopathology* 85 : 1356-1361.

Peters, R.D., H.W. Platt et R. Hall. 1995. Mating type and sensitivity to metalaxyl of isolates of *Phytophthora infestans* from Canada. *Am. Potato J.* 72 : 647.

Texte rédigé en janvier 1999