



## Caractérisation morpho-culturelle et sporulation chez une population marocaine de *Septoria tritici*, agent de la septoriose du blé

Samir ZAHRI<sup>1</sup>, Amina OUAZZANI TOUHAMI<sup>1</sup>, Mohammed KHOUADER<sup>1</sup>, Ali FARIH<sup>2</sup>, Rachid BENKIRANE<sup>1</sup> et Allal DOUIRA<sup>1</sup>

1. Laboratoire de Botanique et de Protection des Plantes, Université Ibn Tofaïl, Faculté des Sciences, B.P. 133, Kénitra, Maroc.

2. Laboratoire de Phytopathologie, Département de Phytologie, INRA, El Menzeh, Kénitra, B.P. 293, Maroc.

Emails : zahri\_samir@yahoo.fr; douiraallal@hotmail.com

Original submitted in on 10<sup>th</sup> January 2015. Published online at [www.m.elewa.org](http://www.m.elewa.org) on 31<sup>st</sup> March 2015  
<http://dx.doi.org/10.4314/jab.v87i1.12>

### RÉSUMÉ

**Objectif :** Cette étude a été menée pour déterminer les phénotypes culturels de *Septoria tritici*, agent causal de la septoriose du blé, à travers un échantillon de 60 isolats représentant les principales régions productrices du blé au Maroc, et étudier leur importance. En effet, un inventaire a été établi.

**Méthodes et résultats :** Quatre milieux de cultures favorables à la sporulation de *Septoria tritici*, ont été testés (PDA, CPDA, YMA et SYA) pour étudier *in vitro* la caractérisation morpho-culturelle des isolats de ce pathogène. Cette étude a permis de différencier 10 phénotypes culturels sur YMA et 8 sur YM. Quatre catégories ont été distinguées selon le degré de clarté des cultures. Les phénotypes I et II et les cultures sporifères sont les plus dominants alors que la formation mycélienne est sporadique. Le pourcentage de la variabilité intra-feuille est faible, de l'ordre de 3%. Le stade parfait du champignon n'a pas été observé.

**Conclusion et application :** L'étude a révélé le polymorphisme morpho-culturel de *S. tritici*, qui s'est manifesté par une dizaine de phénotypes culturels. Ainsi, chaque isolat a été caractérisé sur la base des paramètres morpho-culturels. Une telle caractérisation peut être menée chez les isolats de *Stagonospora nodorum*, le deuxième agent causal de la septoriose du blé.

**Mots clés :** Maroc, blé, *Septoria tritici*, milieu de culture, sporulation, caractérisation, polymorphisme.

### Morphocultural characterization and sporulation at Moroccan population of *Septoria tritici*, the causal agent of septorioses of wheat

#### ABSTRACT

**Objective:** This study was conducted to determine cropping phenotypes of *Septoria tritici*, the causal agent of septorioses of wheat across a sample of 60 isolates, representing the major wheat producing areas of Morocco, and study their importance. In fact, an inventory was made.

**Methods and results:** Four culture media favourable for sporulation of *Septoria tritici* were tested (PDA, CPDA, YMA and SYA), to study *in vitro* the morpho-crop characterization of isolates of this pathogen. This study was able to differentiate 10 phenotypes cropping on YMA and 8 on YM. Four categories were distinguished according to the degree of clarity of cultures. Phenotypes I and II and the spore cultures were most dominant

whereas mycelial formation was sporadic. The percentage of inside leaf variability is low, of the order of 3%. The perfect stage of the fungus was not observed.

**Conclusion and application:** The study revealed the polymorphism morphocultural of *S. tritici*, which is manifested by a dozen crop phenotypes. Thus, each isolate was characterized based on morpho-cropping parameters. Such a characterization can be performed in *Stagonospora nodorum* isolates, the second causative agent of septoriososis of wheat.

**Key words:** Morocco, wheat, *Septoria tritici*, culture media, sporulation, characterization polymorphism.

## INTRODUCTION

La septoriose du blé, causée par *Mycosphaerella graminicola* Fuckel Schröeter (anamorphe *Septoria tritici* Rob ex Desm.), est l'une des maladies majeures du blé à travers le monde. Lorsque la maladie est plus sévère, elle peut causer des pertes de rendement allant jusqu'à 60 % (Cook 1999). Des études faites sur la morphologie et la morphogénèse de *S. tritici*, ont montré que l'agent pathogène présente un polymorphisme très marqué lorsqu'il est cultivé *in vitro* (Weber 1922; Djerbi et al., 1974a). Ainsi, il peut prendre la forme de colonies d'apparence bactériennes blanchâtres à roses, de bourrelets stromatiques gris ou noirs, de stroma pycnidien couvrant entièrement le milieu de culture, ou de mycélium fin duveteux (Djerbi et al., 1974 b). Des recherches ont toujours considéré les différents aspects de la septoriose comme une variation génétique, biologique, résistance des cultivars et effet des fongicides dans le contrôle de la maladie (Eyal 1987, 1999). Il existe un autre mécanisme responsable des changements physiologiques et génétiques chez *S. tritici*; c'est l'adaptation qui peut être le résultat de la sélection des mutants ou de l'apparence d'enzymes d'adaptation (Buxton 1960;

Osburn et al., 1987). La variabilité culturelle des isolats de *S. tritici* a été fréquemment analysée et différents variants de ses isolats ont été décrits dans plusieurs pays (Cordo et Lindquist 1987; Cordo et al., 1993; Fitzgerald et Cooke 1989). Eyal et al., (1987) ont introduit quelques milieux de culture solides pour produire l'inoculum de *S. tritici* et observer son polymorphisme, comme le PDA (Potato Dextrose Agar amendé avec 4.5 % d'extrait de levure), et YMDA (extrait de levure + extrait de malt + dextrose + agar). Parmi les milieux liquides utilisés, il y'a le milieu YS (extrait de levure + sucrose), le milieu Fries modifié, et le milieu PDY (Potato + dextrose + extrait de levure). Guo et Verreet (2008) ont utilisé les milieux YMDA, PDA et CA (extrait de carotte + agar), WLA (extrait de feuille de blé + agar) et Czapek Dox Agar. Le but de cette étude est de déterminer les phénotypes cultureux de *Septoria tritici* à travers un échantillon de 60 isolats représentant les principales régions productrices du blé au Maroc, et leur importance. Pour optimiser la croissance et la sporulation du champignon, quatre milieux de culture ont été testés pour leur efficacité.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

**Matériel végétal :** Le matériel végétal utilisé dans cette étude est constitué des feuilles du blé tendre présentant les symptômes typiques de *S. tritici*, collectées en 2005 à travers quatre régions céréalières du Maroc (Tangérois, Gharb, Saïs, Zemour-Zaër) pendant la période de développement actif de la maladie (mois d'avril et mai).

**Inoculum :** L'inoculum est constitué de 60 isolats de *S. tritici*, originaires de quatre régions céréalières du Maroc (tableau 1).

**Isolement et culture du champignon :** La technique d'isolement de *S. tritici* consiste à placer des petits fragments de feuilles (1 à 2 cm) avec pycnides sur des lames en verre stériles, disposées dans des boîtes de

Petri contenant deux à trois rondelles de papier filtre imbibées d'eau distillée stérile pour créer une atmosphère humide favorisant l'expulsion du cirrhe, sous un éclairage important, et pendant plus de huit heures. Les feuilles sont observées périodiquement à l'aide d'une loupe binoculaire pour suivre la libération des spores sous forme d'une masse gélatineuse blanchâtre ou rosâtre (le cirrhe). Le champignon est purifié par la réalisation des cultures monopycnidiales. Il s'agit de prélever dans des conditions aseptiques, sous la loupe binoculaire et à l'aide d'une aiguille stérilisée, le cirrhe d'une seule pycnide et la déposer dans des boîtes de Petri contenant le milieu de culture auquel a été ajouté 50 mg/L de la

**Zahri et al. J. Appl. Biosci. Caractérisation morpho-culturelle et sporulation chez une population marocaine de *Septoria tritici*, agent de la septoriose du blé**

streptomycine comme antibiotique pour prévenir toute contamination bactérienne après autoclavage (approximativement à 45-50 °C). Un deuxième prélèvement du cirrhe est destiné pour faire l'observation microscopique et l'identification de l'espèce *S. tritici*. Les boîtes de Petri contenant le cirrhe sont par la suite

incubées pendant 6 ou 7 jours sous une température de 20 °C et une photopériode de 12 h. Les petits amas formés sont étalés sur de nouvelles boîtes de Petri contenant le même milieu et incubées dans les mêmes conditions (Farih et Ezzahiri 1996).

**Tableau 1.** Codes des 60 isolats de *S. tritici* et leur situation géographique

Codes d'isolats	Situation géographique
Tg1- Tg2- Tg4- Tg7- Tg8- Tg11- Tg12- Tg15- Tg16- Tg20- Tg22- Tg25- Tg25'- Tg28- Tg30	Tangérois
Gh3- Gh5- Gh8- Gh8'- Gh12- Gh17- Gh21- Gh23- Gh24- Gh27- Gh30-Gh33- Gh34- Gh38- Gh41	Gharb
S4- S7- S10- S15- S17- S18- S21- S24- S27- S30- S32- S35- S36- S39- S43	Saïs
ZZ2- ZZ5- ZZ8- ZZ12- ZZ15- ZZ18- ZZ19- ZZ23- ZZ27- ZZ28- ZZ30- ZZ31- ZZ35- ZZ38- ZZ40	Zemour-Zaër

Afin de chercher une éventuelle variabilité ou polymorphisme intra-feuille du pathogène, le maximum des cirrhes, de différentes pycnides, a été prélevé sur les mêmes fragments des feuilles. Pour la préparation des suspensions sporales, 4 ml de l'eau distillée stérile est versée dans les boîtes de Petri contenant des cultures fraîches, puis ces boîtes sont secouées horizontalement. La suspension sporale résultante est versée dans des erlens contenant 400 ml du milieu de culture liquide autoclavé, additionné de streptomycine (50 mg/L). L'incubation des cultures est réalisée sur agitateur orbital (120r/min) 7 jours à 20 °C et 12 h de lumière.

**Milieux de culture :** Pour la fiabilité des résultats, 4 milieux de culture différents ont été expérimentés pour leur capacité à optimiser la multiplication de *S. tritici* (originaire d'un isolat connu par sa viabilité et sa virulence sur blé tendre Nesma) et à évaluer le polymorphisme de ce champignon. Les milieux de culture solides sont le PDA (20 g du produit PDA + eau distillée qsp pour 1L), CPDA (20 g de farine de maïs + 20 g de peptone + 20 g de dextrose + 15 g d'agar + eau distillée qsp pour 1L), YMA (4g d'extrait de levure + 4g d'extrait de malt + 15g d'Agar + eau distillée qsp pour 1L) et le milieu SYA (10g sucrose + 10g d'extrait de levure + 15g d'Agar + eau distillée qsp pour 1L). Les milieux de culture liquides utilisés sont les mêmes milieux, mais dépourvus d'agar, en plus du milieu PDA, préparé au laboratoire (extrait de 200g de pomme de terre + 20g de dextrose + eau distillée qsp pour 1L). Ces milieux solides et liquides sont particulièrement commodes pour

la multiplication du champignon qui s'y développe rapidement et surtout ne produit, le plus souvent, que des conidies par bourgeonnement à la manière des levures (*Saccharomyces cerevisiae*) (Eyal et al., 1987). Après 7 jours d'incubation des cultures liquides sur agitateur, les milieux sont secoués horizontalement pour homogénéisation. 15 µl de la suspension est prélevée à l'aide d'une micropipette pour observer la production sporale sur les 4 milieux testés, par comptage des spores à l'hématimètre (cellule de Mallassez). Les milieux solide et liquide, favorables à la sporulation de *S. tritici*, seront utilisés pour étudier les paramètres morpho-culturels de ce champignon. L'évaluation du polymorphisme des isolats de *S. tritici* a porté sur l'aspect des cultures ou colonies, la pigmentation du champignon, le degré de clarté, la surface, et sa période d'incubation sur le milieu solide, et sur l'aspect de la culture, la pigmentation du champignon et sa période d'incubation au niveau du milieu liquide.

**Conservation du champignon :** Les cultures de *S. tritici* sont conservées à froid selon la méthode décrite par Eyal et al., (1987) : les cultures fraîches en boîtes de Petri, bien fermées au parafilm, sont mises dans des enveloppes plastifiées et stockées au réfrigérateur à 4°C pour d'autres utilisations. Les suspensions sporales en erlens, bien fermés, sont stockées également à froid à 4°C dans des caisses en plastique. D'après Eyal et al. (1987), ce mode de conservation maintient la viabilité des pycnidiospores plusieurs mois.

**RÉSULTATS ET DISCUSSION**

L'observation de la production des spores chez *S. tritici* sur les 4 milieux de cultures liquides par comptage des spores (moyenne de 3 comptages) a montré que les milieux YMA et SYA sont les plus favorables à la sporulation, avec des concentrations moyennes de  $5,8 \times 10^9$  spores/ml et  $3,9 \times 10^9$  spores/ml respectivement (Fig. 1). Les milieux CPDA et PDA étaient les moins favorables, avec  $2,8 \times 10^9$  spores/ml et  $1,9 \times 10^9$  spores/ml respectivement. L'analyse de variance des concentrations sporales des quatre milieux de culture est

donnée dans le tableau 2. Les photographies des aspects microscopiques correspondant aux différents milieux de culture liquides sont présentées dans la figure 2. En lumière de cette évaluation quantitative de la sporulation de *S. tritici* sur différents milieux de culture, le milieu YMA à base d'extrait de levure et d'extrait de malt s'avère le plus approprié à l'étude du polymorphisme morpho-culturel du champignon.

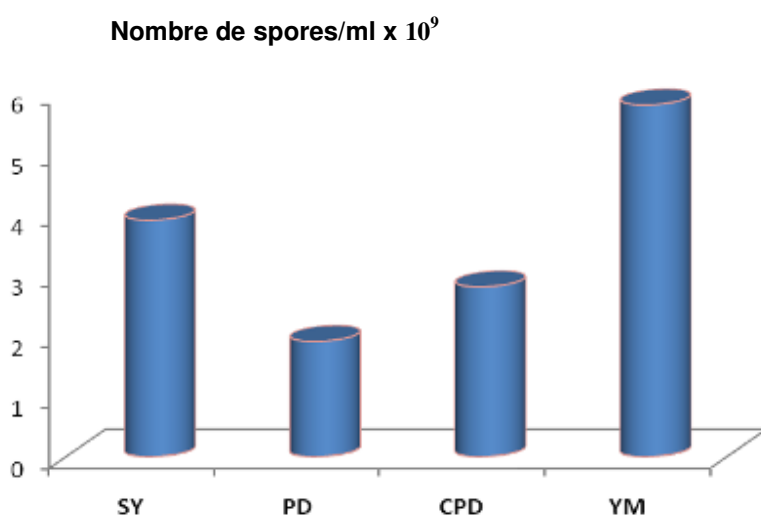
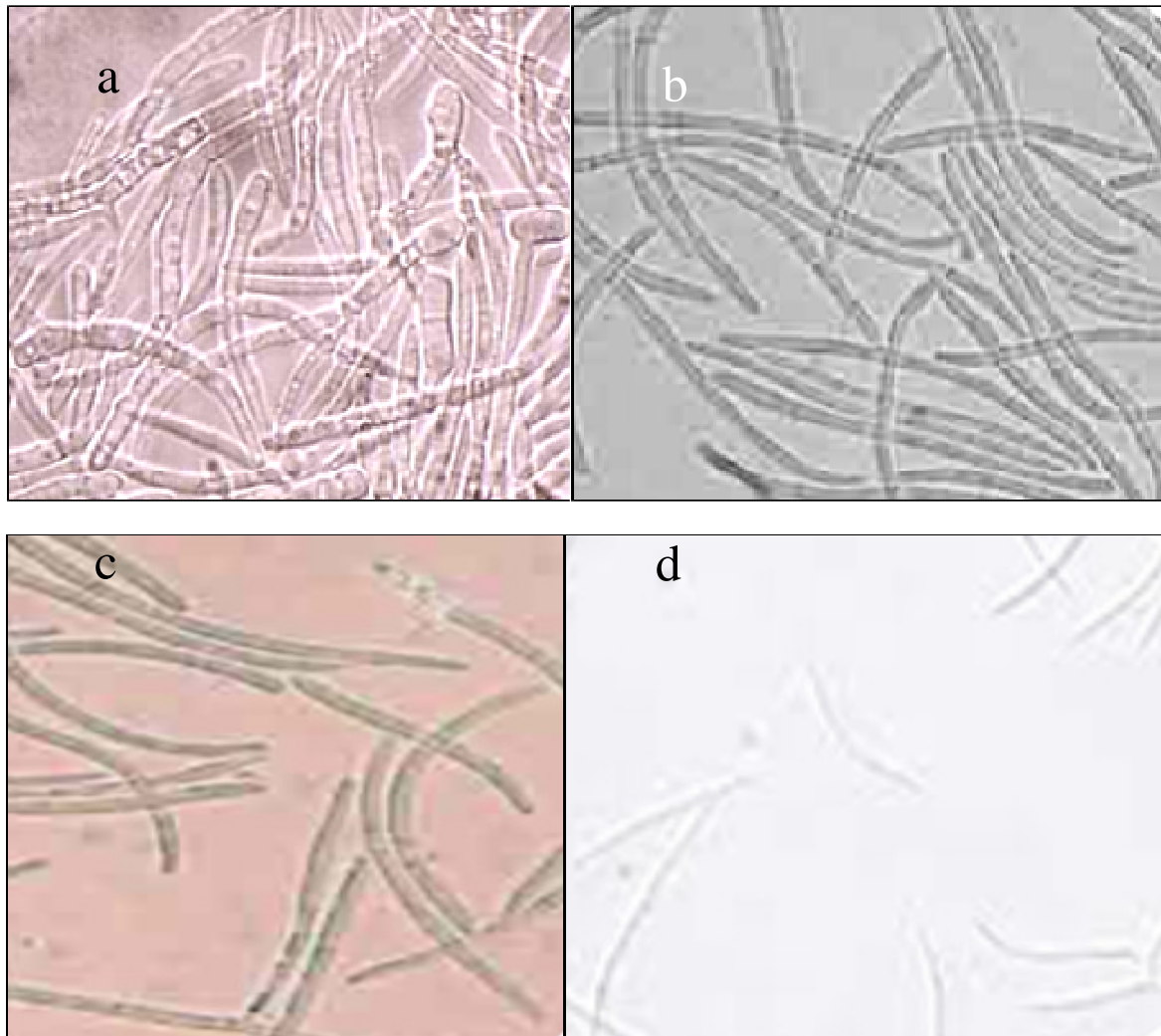


Fig. 1. Nombre de spores/ml de *Septoria tritici* sur 4 milieux de culture liquides différents.

Tableau 2. Analyse de variance des concentrations sporales sur quatre milieux de culture

Nombre de spores	Descriptives								
	N	Moy.	Écart type	Erreur standard	Intervalle de confiance à 95% pour la moyenne		Min.	Max.	Variance inter-composantes
					Borne inférieure	Borne supérieure			
YMA	6	5.8000	.08944	.03651	5.7061	5.8939	5.70	5.90	2.80433
SYA	6	3.9000	.38471	.15706	3.4963	4.3037	3.30	4.50	
CPDA	6	2.8000	.46043	.18797	2.3168	3.2832	2.10	3.50	
PDA	6	1.9000	.08944	.03651	1.8061	1.9939	1.80	2.00	
Total	24	3.6000	1.51284	.30881	2.9612	4.2388	1.80	5.90	
Modèle effets fixes			.30659	.06258	3.4695	3.7305			
effets aléatoires				.83964	.9279	6.2721			

Avec N : Nombre d'observations ; Moy : Concentration sporale moyenne; Min : Valeur minimale de concentration ; Max : Valeur maximale.



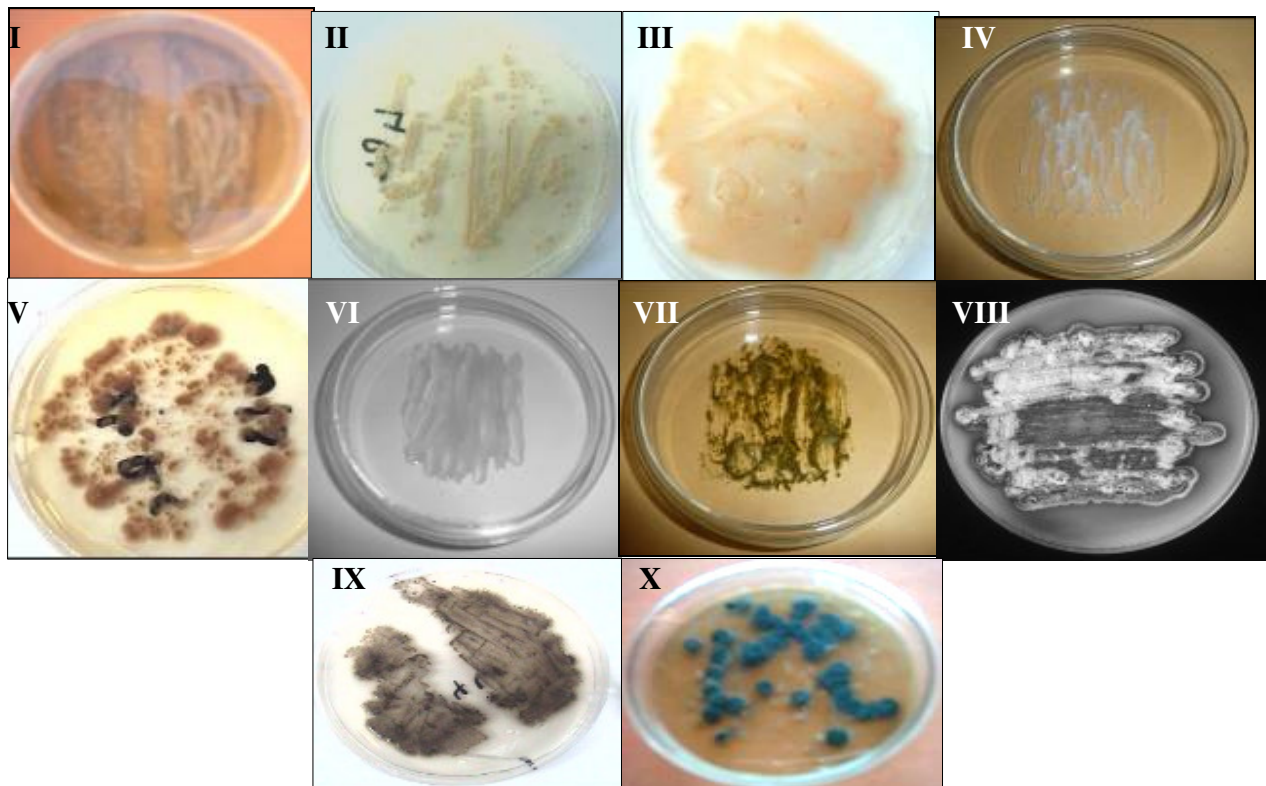
**Fig. 2.** Aspects microscopiques des spores de *S. tritici* sur 4 milieux de culture liquides différents: a : milieu YMA, b : milieu SYA, c : milieu CPDA, d : milieu PDA. (Photos Zahri S.)

La lecture des paramètres morpho-cultureux du champignon a montré une large différence entre les 60 isolats mis en culture sur milieux solide et liquide, identifiant ainsi une dizaine de phénotypes cultureux. Ce polymorphisme morpho-culturel de *S. tritici* s'est manifesté même à l'échelle de la même région. L'évaluation du polymorphisme morpho-culturel de 60 isolats de *S. tritici* a permis de différencier 10 phénotypes cultureux sur le milieu YMA solide et 8 sur YM liquide (Tableau 3 et figures 3 et 4). Selon le degré de clarté des

cultures, ces phénotypes cultureux sont classés en 4 catégories: très claire, claire, foncé, et sombre. La distribution des fréquences de différents phénotypes cultureux (Figures 5 et 6) montre une large dominance des phénotypes I et II, avec une fréquence commune de 40% sur milieu YMA solide et le phénotype I avec une fréquence de 30% sur milieu YM liquide. Les phénotypes les moins fréquents sont VI, VII, VIII (6,66%) sur milieu solide et VII et VIII (6,66%) sur milieu liquide. Les autres phénotypes cultureux sont plus ou moins importants.

**Tableau 3.** Inventaire des phénotypes culturels de *S. tritici* sur les milieux YMA solide et YM liquide.

<b>YMA SOLIDE</b>	
Phénotype cultural	Description des paramètres morpho-culturels des cultures : aspect, pigmentation, degré de clarté, surface, et période d'incubation (PI)
Phénotype I	Granuleux, rose, claire, rugueuse, PI courte
Phénotype II	Bactérien, orange, très claire, lisse, PI courte
Phénotype III	Colonies, blanc cassé, claire, rugueuse, PI courte
Phénotype IV	Bactérien, blanc, claire, rugueuse, PI courte
Phénotype V	Bourrelets, brun, foncé, rugueuse, PI moyen
Phénotype VI	Bactérien, rose, très claire, lisse, PI courte
Phénotype VII	Mycélien, vert olivâtre, foncé, rugueuse, PI longue
Phénotype VIII	Mycélien, blanc, claire, lisse, PI longue
Phénotype IX	Mycélien, noir, sombre, rugueuse, PI longue
Phénotype X	Bourrelets, noir, sombre, rugueuse, PI longue
<b>YM LIQUIDE</b>	
Phénotype I	Suspension sporale, rose, claire, PI courte
Phénotype II	Suspension sporale, orange, claire, PI courte
Phénotype III	Boules, blanc cassé, claire, PI courte
Phénotype IV	Poudreux, blanc, claire, PI courte
Phénotype V	Boules, jaune, claire, PI courte
Phénotype VI	Mycélien, noir, sombre, PI longue
Phénotype VII	Mycélien, vert olivâtre, foncé, PI longue
Phénotype VIII	Mycélien, blanc, claire, PI longue.



**Fig.3.** Principaux phénotypes culturels de *S. tritici* sur milieu YMA solide. (Photos : Zahri S.)

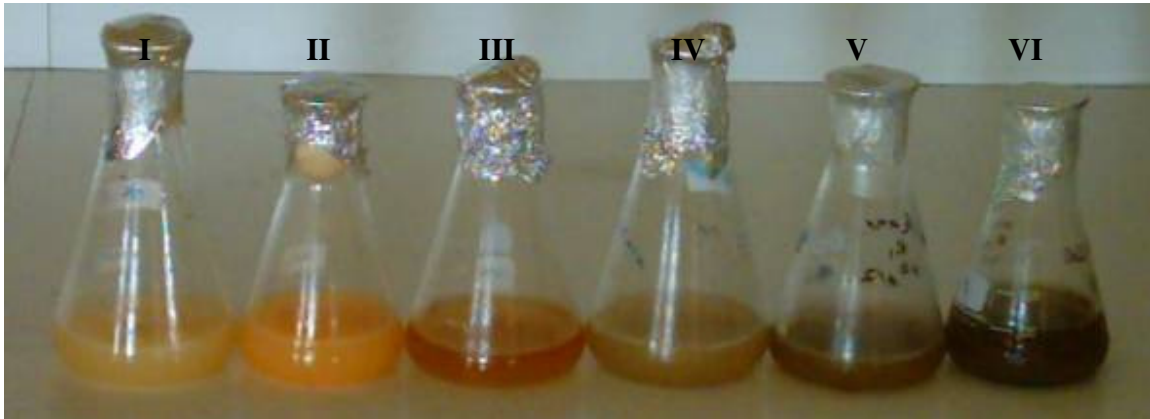


Fig. 4. Principaux phénotypes culturels de *S. tritici* sur milieu YM Liquide. (Photos : Zahri S.)

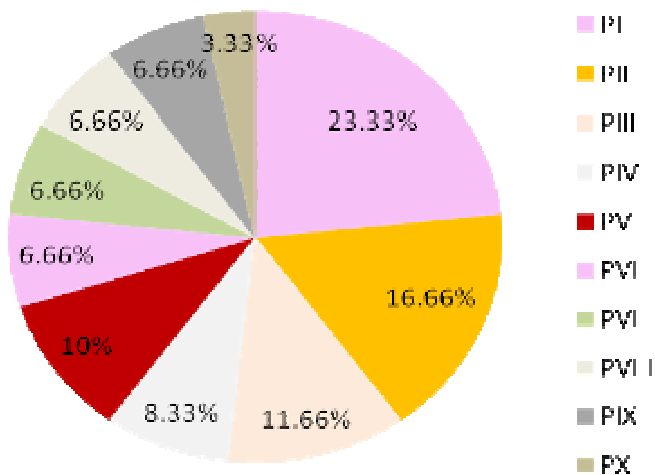


Fig. 5. Distribution des fréquences des phénotypes culturels de *S. tritici* sur milieu YMA solide.

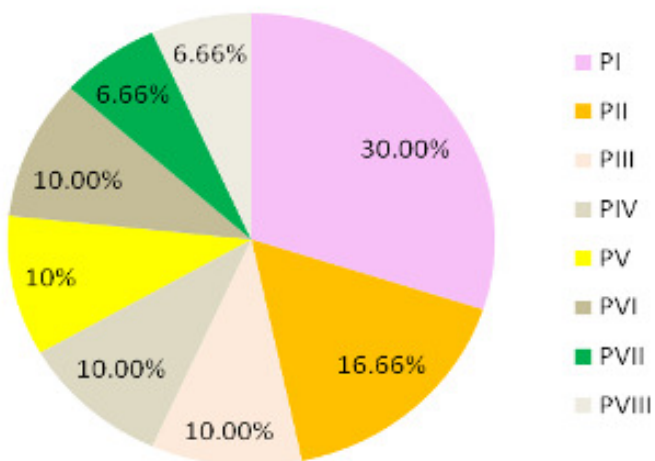


Fig. 6. Distribution des fréquences des phénotypes culturels de *S. tritici* sur milieu YM liquide.

Sur le milieu solide YMA, *S. tritici* se comporte essentiellement en colonies à aspect granuleux, de pigmentation rosâtre ou blanc cassé, claire, de surface rugueuse (23,33%), et en cultures à aspect bactérien, de pigmentation orange ou blanche, très claire, lisses, couvrant souvent les surfaces étalées (16,66%). Ces deux phénotypes ont une période d'incubation courte. Sur le milieu liquide YM, le champignon se montre en suspension sporale rose (30%) ou orange, claire (16,66%), et en boules mycéliennes blanc cassé ou jaune, claire (10%), et aspect en poudre précipitée blanche, claire (10%), toutes à P.I courte et en mycélium vert-olivâtre, noir, sombre, à P.I longue (6,66%). Ces phénotypes culturels concordent avec ceux observés par Djerbi et al. (1974a). Les cultures de *S. tritici* se présentent majoritairement en phénotype culturel I (aspect granuleux- sporal, rose, clair, rugueuse, à P.I courte). Ce constat suppose que le phénotype culturel I est original (typique) du champignon, et les autres phénotypes du pathogène constituent des variants morpho-culturels (atypiques), ayant subi un polymorphisme. En effet, des études antérieures concernant le polymorphisme chez le téléomorphe *Mycosphaerella graminicola* ont abouti à l'obtention de deux phénotypes morpho-culturels : typiques et atypiques donnant différents variants du pathogène (Cristina et al., 1997). Burdon (1993) et Cristina et al., (1997) ont rapporté que les différents variants morpho-culturels de *Mycosphaerella graminicola* sont le résultat de nombreux processus: mutations spontanées, recombinaisons sexuelles, hybridations somatiques avec ou sans fusion nucléaire subséquente et recombinaison parasexuelle (cycle parasexuel). Ces processus fournissent de nouvelles combinaisons de virulence à l'intérieur de la population du pathogène. Buxton (1960) et Osburn et al., (1987) ont évoqué également le phénomène d'adaptation. Ce dernier permet à un substrat (milieu nutritif ou plante hôte) de sélectionner des mutants ou induire la formation des enzymes d'adaptation. Cette adaptation permet à un organisme de développer des processus physiologiques tels que l'acquisition de tolérance à une substance toxique, la capacité d'utiliser de nouveaux substrats pour la croissance et des changements dans la virulence sur les plantes hôtes. Parmi les 60 isolats étudiés, deux seulement ont manifesté un polymorphisme intra- feuille, vérifié sur les deux milieux solide et liquide, il s'agit des isolats Tg 25 et Gh8 appartenant respectivement au Tangérois et au Gharb. En effet, les isolats Tg 25 et Tg

25', isolés sur le même fragment de feuille, se sont comportés en phénotype I et II respectivement. Idem pour les isolats Gh8 et Gh8'. Toutefois, le taux de cette variabilité reste très faible ne dépassant pas 3%, ce qui suggère que l'inoculum serait de nature endogène. 70% des isolats de *S. tritici* ont développé des cultures sporifères sur milieu solide YMA, avec 5 aspects différents. 30 % des isolats ont développé un mycélium, avec également 5 aspects distincts (Tableau 2). Sur le milieu liquide YM, 43 % des isolats de *S. tritici* ont développé un mycélium à 5 aspects différents. Le reste des isolats (57%), ont donné des suspensions sporifères à 3 aspects différents (Tableau 2). Ces résultats montrent la dominance des cultures sporifères sur YMA par rapport aux cultures mycéliennes. La formation du mycélium sur le milieu solide est sporadique, et semble exiger des conditions encore plus appropriées. Cependant, le milieu liquide a bien favorisé sa formation. La période d'incubation varie entre 5 et 10 jours selon les isolats. En général, elle a tendance à augmenter chez les isolats ayant des aspects mycéliens à pigmentation plus sombre (noir, vert-olivâtre, cotonneux), ainsi que chez les boules mycéliennes (8 à 10 jours). Chez les cultures sporifères, elle varie de 5 à 6 jours. Sa stabilité reflète la viabilité des spores du champignon chez l'ensemble des isolats. Les photographies des aspects culturels mycéliens sont données en figures 7 et 8. Chez la majorité des isolats, le repiquage des cultures plusieurs fois maintient le phénotype culturel. Cependant, la viabilité des spores a tendance de diminuer après 4 ou 5 repiquages, ce qui retarde la croissance mycélienne et la multiplication sporale du champignon. Cette étude a confirmé l'absence du téléomorphe *Mycosphaerella graminicola*. L'exhaustivité d'un tel inventaire des phénotypes culturels de *Septoria tritici* implique un échantillonnage à représentativité couvrant la totalité des zones céréalières du Maroc. De même, il serait très intéressant d'étudier le polymorphisme morphoculturel chez *Stagonospora nodorum*, deuxième agent causal de la septoriose du blé, afin de comparer ses phénotypes culturels avec ceux de *S. tritici*. De nombreuses études ont évoqué le polymorphisme morpho-culturel en relation avec la diversité génétique chez ce champignon (Boegeret al., 1993; Chen et al., 1994; McDonald et al., 1996; Cristina et al., 1997; Zhan et al., 2003; Jurgens et al., 2006). Cette dernière est mise en évidence par utilisation des techniques de marquage moléculaire (PCR, RAPD, AFLP, FRLP, SSR.....).





Fig. 7. Aspects mycéliens de *S. tritici* sur le milieu solide YMA (type VIII).



Fig. 8. Aspect en boules mycéliennes de *S. tritici* sur le milieu liquide YM (type III et V).

## CONCLUSION

Cette étude a permis de mettre en évidence *in vitro* le polymorphisme morpho-culturel de l'agent pathogène *S. tritici*, qui s'est manifesté par une large diversité phénotypique. En effet, en considérant les 5 critères (aspect, pigmentation, degré de clarté, surface, et période d'incubation), 18 phénotypes cultureux et 4 catégories ont été différenciés. L'étude a montré la dominance des phénotypes sporifères et la sporadicité du mycélium. La caractérisation phénotypique constitue une composante essentielle dans l'étude pathologique et génétique des

isolats du champignon. La caractérisation moléculaire, basée sur les techniques moléculaires, permettra d'analyser la diversité génétique des populations de *S. tritici* en vue de chercher les pathotypes existants. Ces deux types de caractérisations sont nécessaires pour connaître la diversité des populations marocaines de *S. tritici*, diversité très utile dans les programmes de sélection pour la résistance et la lutte contre la septoriose.

## RÉFÉRENCES

Boeger J.M., Chen R.S., Mc Donald B.A. 1993. Gene flow between geographic populations of *Mycosphaerella graminicola* (anamorph *Septoria tritici*) detected with restriction fragment length polymorphism markers. *Phytopathology*, 83: 1148-1154.

Burdon J.J. 1993. Genetic variation in pathogen population and its implications for adaptation to host resistance. In: Jacobs J., Parleviet E. (Eds.): *Durability of diseases resistance*. Wageningen, Kluwer Academic Publishers, 41-46.

- Buxton E.W. 1960. Heterocaryosis, saltation and adaptation. In : Plant Pathology, New York, American Press, 359-405 p.
- Chen R.S., Boeger J.M., Mc Donald B.A. 1994. Genetic stability in a population of a plant pathogenic fungus over time. *Molecular Ecology*, 3: 209-218.
- Cook R.J. 1999. Management by chemicals. In : Lucas J.A., Bowyer P., Anderson H.M. (Eds.), *Septoria on cereals: a study of pathosystems*. Wallingford : CAB International Publishing, p. 316-331 (xiii, 353 p.).
- Cordo C.A. et Lindquist J.C. 1987. Analisis cualitativo de la variabilidad cultural de *Septoria tritici*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 25:59-77.
- Cordo C.A., Perelló A.E., Arriaga H.O. 1993. Estabilidad de la virulencia sobre trigo en aislamiento de *Mycosphaerella graminicola*. *Fitopatología Brasileira*, 18: 371-378.
- Cristina A.C., Perelló A.E., Alippi H.E., et Arriaga H.O. 1997. Morphocultural variants of *Septoria tritici* isolates. *Rev Iberoam Micol*, 14: 168-172.
- Djerbi M., Ghodbane A., Daloul A., et Varughese G. 1974a. Identification de sources de résistance à la septoriose du blé (*Septoria tritici*). *Annals of Phytopathology*, 6: 495-496
- Djerbi M., Kerlan C., et Bompeix G. 1974b. Observation sur la morphogénèse et la cytologie des fructifications de *Septoria tritici* Rob et Desm. Extrait des archives de l'Institut Pasteur de Tunis, 52p.
- Eyal Z., Sharen A.L., Prescott J.M., et Van Ginkel M. 1987. The *Septoria* diseases of wheat: concepts and methods of disease management. Mexico D. F : CIMMYT, 52 pp., 17 figs. 20 color plates.
- Eyal Z. 1999. *Septoria and Stagonospora diseases of cereals : A comparative perspective*. Proceedings of the 15th Long Ashton International Symposium—Understanding Pathosystems : A Focus on *Septoria*. 15-17 September, 1997. Long Ashton, UK. pp. 1-25
- Farih A. et Ezzahiri B. 1996. Distribution et importance des septorioses au Maroc, 1996. In : Proc. Symp. Rég. Les maladies des céréales et des légumineuses alimentaires. Eds. Ezzahiri et al. 11-14 Novembre, Rabat, Maroc, 390 p.
- Fitzgerald W. et Cooke B.M. 1989. Spore germination and pycnidial development in wheat and barley isolates of *Septoria nodorum* on cellulose film. In : III International workshop on *Septoria* species of cereals. Dublin, Department of Plant Pathology, Faculty of Agriculture, 4.
- Guo J.R., et Verreet J.A. 2008. Formation and germination of *Septoria tritici* : Secondary conidia as affected by environmental factors. *J. Phytopathology*, 156: 635–637.
- Jurgens T., Linde C.C., McDonald B.A. 2006. Genetic structure of *Mycosphaerella graminicola* populations from Iran, Argentina and Australia. *European Journal of Plant Pathology*, 115: 223-233.
- Mc Donald B.A., Mundt C.C., Chen R.S. 1996. The role of selection on the genetic structure on pathogen populations : evidence from field experiments with *Mycosphaerella graminicola* on wheat. *Euphytica*, 92: 73-80.
- Osburn A.E., Scott P.R., Caten C.E. 1987. The effects of host passaging on the adaptation of *Septoria nodorum* to wheat on barley. *Plant Pathol*, 35: 135-145.
- Weber G. 1922. *Septoria* diseases of wheat. *Phytopathology*, 12: 537-558.
- Zhan J., Pettway R.E., et Mc Donald B.A. 2003. The global genetic structure of the wheat pathogen *Mycosphaerella graminicola* is characterized by high nuclear diversity, low mitochondrial diversity, regular recombination and gene flow. *Fungal Genet. Biol.*, 38: 286-297.