

INTERACTIONS ENTRE LE *PHYTOPHTHORA PALMIVORA* (BUTL.) BUTL. ET LES PLANTES SUPÉRIEURES

II. - VARIABILITÉ DU POUVOIR PATHOGÈNE

PAR

K. D. BABACAUH*

RÉSUMÉ

Sept clones du Phytophthora palmivora, isolés de diverses plantes cultivées en Afrique centrale et en Afrique occidentale, ont été inoculés expérimentalement à un grand nombre de cultivars ou variétés de plantes relevant de trois familles différentes de Dicotylédones choisies en dehors des hôtes habituels. Par ce procédé, il a été mis en évidence une grande variabilité du pouvoir pathogène des clones. Une même variété, espèce ou famille de plantes supérieures peut héberger plusieurs races du parasite identifiables par leur virulence vis-à-vis des constituants d'une gamme différentielle. L'existence de ces races, nombreuses, et le caractère ubiquiste de chacune d'elles explique la souplesse de comportement attribuée au P. palmivora par de nombreux auteurs.

ABSTRACT

Seven strains of Phytophthora palmivora, isolated from crops grown in West and Central Africa, were experimentally inoculated to several cultivars and varieties of plants chosen among different dicotyledonous families selected outside usual hosts. By this method, a great variability of strains in pathogenicity has been shown. A same variety, species or family of higher plants may be invaded by several parasite-races identified by their virulence owing to differential hosts. The existence of these several races and the ubiquitous characteristic of each of them explain the fitting in behaviour attributed to Phytophthora palmivora by several authors.

INTRODUCTION

L'espèce *Phytophthora palmivora* (Butl.) Butl. définie par sa morphologie comporte des lignées qui, sous un fond commun de caractéristiques physiologiques, présentent des

* Centre O.R.S.T.O.M. de Brazzaville, B.P. 181, Brazzaville (Congo) et Faculté des Sciences d'Orsay-91 (France). Laboratoire de Biologie expérimentale associé au C.N.R.S.

différences lorsqu'on compare leurs besoins pour l'accomplissement de chacune des phases de leur développement saprophytique [1]. Ces différences se limitent-elles, chez ce Phycomycètes, à la morphologie et à la physiologie ? Ou bien s'accompagnent-elles également de différences de virulence vis-à-vis des plantes supérieures ?

Une variabilité interclonale de la virulence n'est pas encore démontrée chez cette espèce avec toute la rigueur expérimentale souhaitable. Tout au plus sait-on, à la suite des travaux de TUCKER [13], de RAO et al. [11] qu'un isolat est capable de parasiter de nombreuses autres plantes en plus de son hôte d'origine. Ainsi s'expliquerait, en partie au moins, le polyphytisme de ce parasite qui, selon CHEE a été isolé de 136 hôtes différents.

Or, à l'exemple des travaux accomplis sur le mildiou de la pomme de terre qui ont amené à tenir compte, dans tout programme de création de variétés résistantes, de l'existence de races physiologiques au sein de l'espèce *Phytophthora infestans* (2, 3, 7, 8, 10), on peut se demander si la variabilité du pouvoir pathogène de l'espèce *P. palmivora* n'est pas un facteur important à considérer lorsqu'on se propose de lutter contre elle en utilisant des variétés résistantes.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. Le parasite.

Sept isolats sauvages du *Phytophthora palmivora* (570, BB1, L, K, A, B58 et 350) ont été utilisés après des clonages répétés qui n'avaient pas fait apparaître de différences notables entre descendants d'origine monozoospore. Un isolat du *P. parasitica* (F0) a, dans des cas précis, servi de témoin. Le tableau I résume leurs caractéristiques essentielles. Les huit clones sont entretenus en croissance active à 20 °C sur bouillon d'avoine (4%) ou de pois (7%), l'un et l'autre gélosés à 2%.

1.2. Les hôtes.

Dans un premier temps, les inoculations ont été pratiquées sur le Piment (*Capsicum annum* L.), le Concombre (*Cucumis sativus* L.), le Cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.) et la Roselle (*Hibiscus sabdariffa* L.). Ce choix tenait compte du caractère polyphyte du *P. palmivora*. Dans un second temps, les expériences d'infection artificielle ont été limitées à l'espèce *Gossypium hirsutum* L. et à des hybrides dans la constitution desquels cette espèce était entrée [4, 9]. Ce choix a été dicté par le fait qu'il s'agit d'une des plantes cultivées dans les régions chaudes les mieux connues génétiquement. L'Institut de Recherche sur le Coton et les Textiles tropicaux a bien voulu nous fournir les différentes variétés, cultivars et hybrides nécessaires pour cette étude.

Les inoculations ont été pratiquées, en règle générale, sur des plantules présentant leurs deux feuilles cotylédonaires bien développées. Pour les obtenir, les graines sont d'abord désinfectées par trempage pendant 15 minutes dans une solution aqueuse d'hypochlorite de calcium à 1%. Cette désinfection est suivie d'une prégermination en condition stérile, à 26 °C, sur du papier filtre imbibé d'eau, dans une boîte de Pétri. Dans ces conditions, les parasites internes non détruits par l'antiseptique se manifestent et les graines atteintes sont éliminées. Pour le Cotonnier, la désinfection des graines est précédée d'un délitage à l'acide sulfurique. Les plantules sont obtenues en tubes à essais, sur un milieu synthétique, ou en pots, sur terreau naturel.

Le substrat inerte (*Vermiculite*) occupe de 1/3 à 1/4 du volume total de tubes de 18 ou 20 mm de diamètre. Chaque tube reçoit de 4 à 5 ml d'une solution minérale dont la composition est la suivante : $\text{SO}_4 \text{Mg}$, 7OH_2 (0,5 g), $\text{Ca} (\text{NO}_3)_2$ (0,2 g), $\text{SO}_4 \text{K}_2$ (0,5 g), $\text{NO}_3 \text{K}$ (0,5 g), eau désionisée (100 ml), solution oligo-dynamique (1 ml). La solution oligo-dynamique apporte, pour 1 000 ml de milieu : $\text{SO}_4 \text{Fe}$, 7OH_2 (0,5 mg), $\text{SO}_4 \text{Zn}$, 7OH_2 (0,5 mg), $\text{SO}_4 \text{Cu}$, 5OH_2 (0,02 mg), $\text{Cl}_2 \text{Mn}$, 7OH_2 (0,02 mg), $(\text{SO}_4)_2 \text{Ti}$, 5OH_2 (0,02 mg), $\text{MO}_7 \text{O}_2 (\text{NH}_4)_6$ (0,02 mg). Ce milieu est stabilisé à $\text{pH} = 5,6$ par un apport de phosphates : $\text{Na}_2 \text{HPO}_4$, 2OH_2 (0,247 g/l) et $\text{KH}_2 \text{PO}_4$ (1,724 g/l). Les tubes ainsi préparés sont autoclavés à 105 °C pendant 15 minutes.

TABLEAU I
Caractéristiques des souches de *Phytophthora*

Souches clonales	Type de compatibilité sexuelle	Hôtes naturels	Origine	Symptômes provoqués sur l'hôte d'origine
A	A2	Cabosses du Cacaoyer (<i>Theobroma cacao</i> L.)	Côte-d'Ivoire (TARJOT)	Pourriture brune des cabosses
B58	A2	Cabosses du Cacaoyer (<i>Theobroma cacao</i> L.)	Côte-d'Ivoire (TARJOT)	Pourriture brune des cabosses
350	non fertile	Cabosses du Cacaoyer (<i>Theobroma cacao</i> L.)	Congo (RAVISE)	Pourriture brune des cabosses
L	A2	Fruit d'Aubergine (<i>Solanum melongena</i> L.)	Côte-d'Ivoire (DIGBEU)	Pourriture des fruits
BB1	non fertile	Hévéa (<i>Hevea brasiliensis</i> Mull. Arg.)	Côte d'Ivoire (BOCCAS)	Maladies des raies noires des panneaux de saignées
F0	A2	Roselle (<i>Hibiscus sabdariffa</i> L.)	Côte-d'Ivoire (FOLLIN)	Chancre noir de la tige et du collet
K	A1	<i>Citrus</i> sp.	Côte-d'Ivoire (FROSSARD)	Chacre du collet
570	A1	Rough Lemon (<i>Citrus aurantifolia</i> Christm. Swing.)	Congo (RAVISE)	Chancre du collet

Les cultures en pots sont effectuées sur un substrat constitué par l'horizon superficiel d'une terre de forêt stérilisée à deux reprises, par voie humide, à 120 °C, pendant 60 minutes.

Les graines reconnues saines après la prégermination sont transférées dès la sortie de la radicule : une graine par tube à essais, légèrement enfoncée, radicule en avant, dans la *vermiculite*, à 26 °C et sous un éclairage de 2 000 lux, ou bien plusieurs graines semées en ligne dans les pots, l'expérience se poursuivant alors sous abri.

1.3. L'inoculum.

L'inoculum est constitué soit par une suspension de zoospores, soit par des fragments mycéliens. Dans les deux cas, des erlenmeyers de 500 ml, contenant du bouillon de pois liquide à raison de 100 ml de milieu par fiole, sont ensemencés à l'aide d'implants de 2 à 3 mm de côté, prélevés à la marge d'un thalle en pleine croissance sur bouillon de pois gélosé à 2%. Les fioles ensemencées sont placées à 25-26 °C, température optimale de développement des souches clonales utilisées. Durant les premiers jours, le mycélium est immergé. Au bout d'une semaine ou deux suivant les clones, des filaments aériens se développent et forment une nappe continue à la surface du milieu. A ce stade les cultures sont utilisables pour préparer la suspension de zoospores.

Le mycélium est alors soumis à des lavages répétés à l'eau désionisée stérile (pH = 5,3) et laissé dans la dernière eau de lavage. Après cette opération, les fioles coniques sont placées sous des tubes fluorescents et reçoivent un éclairage continu de 1 800 lux environ. Cet éclairage induit et accélère la sporogénèse [1] : les thalles se couvrent de sporocystes au bout d'un temps compris entre 48 et 96 heures suivant les clones.

La germination des sporocystes par émission de zoospores exige, pour plusieurs clones, une variation de la température. L'amplitude qui doit être donnée à cette variation varie selon les lignées. Certaines exigeant un écart qui peut atteindre 6 °C, cette valeur a été retenue pour toutes : le mycélium chargé de sporocystes formés à 26 °C est placé à 20 °C pendant 30 minutes. La libération des zoospores s'amorce alors et se poursuit, à la température du laboratoire (22°-23 °C) pendant encore une vingtaine de minutes. Leur concentration varie selon les souches, mais les différentes suspensions sont amenées par dilution à une valeur identique.

Cette méthode d'obtention des zoospores convient bien pour les souches *K*, *L*, *350* et *B58*, qui sont vigoureuses. Il en va différemment pour *A*, *BBI* et *F0* qui, en milieu liquide, ne parviennent pas toujours à former un mycélium abondant. Il demeure souvent indéfiniment immergé alors que la production d'un mycélium aérien est la garantie d'une sporogénèse ultérieure importante. Aussi est-il avantageux de faire croître ces souches sur bouillon gélosé d'avoine ou de pois, en boîtes de Pétri. A 26 °C et après dix jours de culture à l'obscurité, les boîtes sont exposées à la lumière dans les mêmes conditions que celles décrites pour les cultures en milieu liquide. Pour provoquer la libération des zoospores, ces boîtes sont traitées de la même manière que les fioles. Les risques de contamination accidentelle, notamment lors des apports d'eau stérile, sont cependant plus élevés que par la première méthode.

Pour obtenir un inoculum formé de fragments mycéliens, le mycélium est lavé comme précédemment. Le contenu de chaque erlenmeyer est vidé dans un bécher de 250 ml contenant 100 ml d'eau désionisée stérile dans lequel le mycélium est fragmenté à l'aide d'un broyeur lavé au préalable à l'alcool et rincé à l'eau stérile.

Dans le cas de certaines plantes ligneuses, l'inoculum n'est pas constitué par une suspension de zoospores ou des fragments mycéliens, mais par un morceau de thalle de 1 à 2 mm de côté, découpé dans le mycélium préalablement lavé. Dans quelques cas, il a été utilisé pour ces inoculations du mycélium cultivé sur de l'eau gélosée. L'inoculum était alors constitué par des morceaux de gélose de 2 mm de côté. De cette façon, on ralentit considérablement la dessiccation ultérieure du mycélium.

1.4. L'inoculation.

Dans les tubes, à 26 °C, le stade à deux feuilles cotylédonnaires bien développées est atteint au bout d'un temps très variable suivant les espèces. Cette condition est remplie après huit à neuf jours pour le Cotonnier, la Roselle et le Concombre. Il faut un temps plus long, une vingtaine de jours, pour le Piment. L'inoculum, fragments mycéliens ou suspension de zoospores, est apporté stérilement à l'aide d'une pipette, au collet des plantules, à raison de 0,4 à 0,5 ml par tube. La concentration de la suspension des zoospores, évaluée à l'aide d'un hématimètre, se situe entre $1 \cdot 10^5$ et $1,5 \cdot 10^5$ zoospores par ml. Le comptage s'effectue sur une partie de la suspension, les zoospores étant arrêtées par quelques gouttes d'acide chlorhydrique normal (HCl N). Après l'inoculation, les tubes sont remis à 26 °C ; des tubes-témoins reçoivent une quantité d'eau stérile équivalente à la quantité d'inoculum. Dans les expériences utilisant les blocs de gélose, ceux-ci sont déposés à la surface de la vermiculite et appliqués contre le collet.

Les graines de Coton et de Concombre, à germination rapide, se comportent de façon identique en tubes et en pots. Le Piment et l'Aubergine ne suivent pas cette règle et germent plus vite sur terre en pots, que sur milieu artificiel en tubes ; le stade d'inoculation est le même que celui décrit ci-dessus. La Roselle fait exception : cette plante a été inoculée au stade 5-7 feuilles et à l'état adulte.

En pots, l'inoculum est apporté au collet des plantules à l'aide d'une pipette stérile à raison de 1 ml par plantule. Les pots sont au préalable arrosés et les collets dégagés à l'aide d'une spatule. La terre est remise en place, après inoculation, autour des collets, recouvrant l'inoculum et l'empêchant de se dessécher. Les pots restent en serre et les plantules sont arrosées une ou deux fois par jour.

Les jeunes plants de la Roselle, ayant des tiges dont la circonférence varie de 3 à 6,5 cm, sont inoculés sur blessure constituée d'une entaille de 5 mm de long, pratiquée sur la tige à environ 0,5 à 1 m du sol suivant la taille du plant. Un morceau de mycélium est introduit entre l'écorce et le bois à l'aide d'une aiguille flambée à l'alcool. Du ruban adhésif appliqué sur la blessure évite les contaminations et la dessiccation de l'inoculum.

1.5. Nature de l'inoculum.

Les avantages d'un inoculum formé d'une suspension de fins fragments mycéliens ressortent des résultats résumés dans les tableaux II et III.

Dans une première expérience, six lots de 24 plantules de Cotonnier *BJA 592* ont été infectés dans les conditions définies précédemment, en utilisant d'une part du mycélium fragmenté, d'autre part des suspensions de zoospores de chacun des trois clones *A*, *K* et *350* du *P. palmivora*.

Si les nombres de plantules tuées sont uniformément élevés lorsqu'elles subissent les attaques du clone *A*, que ce soit sous forme de fragments mycéliens ou sous forme de zoospores, en revanche pour les clones *K* et *350*, le Cotonnier *BJA 592* accuse un

taux de mortalité nettement plus élevé en présence de fragments mycéliens. Une explication de ces différences peut être avancée. Il faut en effet opposer au caractère homogène des suspensions de fragments mycéliens la distribution hétérogène des zoospores dans l'inoculum. Celles-ci ont tendance à se rassembler à la surface et leur concentration tend à devenir nulle au fond des récipients. Aussi, n'est-on jamais assuré d'inoculer des nombres identiques de zoospores au cours d'une série de prélèvements, même en prenant la précaution d'agiter la suspension. Or, les dommages observés peuvent être en relation avec le nombre de zoospores apportées.

TABLEAU II

Pourcentages de plantules tuées, sept jours après les inoculations, au seuil de sécurité 5 %

Nature de l'inoculum	<i>P. palmivora</i> , clones :		
	A	K	350
Fragments mycéliens	85-100 %	10-47 %	35-77 %
Suspension de zoospores	85-100 %	1-25 %	3-32 %

TABLEAU III

Pourcentages de plantules tuées, sept jours après les inoculations au seuil de sécurité 5 %

Nature de l'inoculum	Cultivars		
	<i>Acala 44-47</i>	<i>Acala 27E-IAC</i>	<i>Acala SJI</i>
Blocs de gélosé	1-31 %	62-97 %	27-73 %
Fragments mycéliens	56-94 %	83-100 %	85-100 %

L'infection expérimentale par dépôt d'un implant mycélien de plusieurs millimètres carrés porté par le bloc de gélose sur lequel il s'est formé conduit à des résultats encore plus critiquables. Un même clone du *P. palmivora* (A) a été inoculé à trois cultivars de la variété *Acala* du *Gossypium hirsutum* L. (tabl. III) sous forme d'un bloc de gélose par plantule et comparativement sous forme de fins fragments mycéliens. Le nombre des plantules tuées (24 par traitement) pourrait faire passer pour résistant un cultivar (*Acala 44-47*) sensible. L'inoculation de mycélium broyé, qui fournit toujours les taux de mortalité les plus élevés permet, cependant, de distinguer de nettes différences de virulence entre les trois clones A, K et 350 du *P. palmivora*. Les avantages de cette

méthode, tels qu'ils ressortent de ces deux expériences préliminaires, l'ont fait choisir pour la plupart des essais ultérieurs.

1.6. Durée des observations.

Les plantules obtenues dans les tubes à essais y sont à l'abri d'interactions entre le parasite inoculé et d'autres microorganismes. Mais elles y subissent des conditions de milieu très éloignées de la normale qui peuvent modifier leurs réactions aux attaques, et cela d'une façon d'autant plus accusée que le substrat s'altère avec le temps. Il était donc indispensable de déterminer la durée optimale des observations.

Dans ce but, 48 plantules de chacun des deux cultivars *BJA* et *BJA 592* du *Gossypium hirsutum*, sont inoculées, en tubes, avec un broyat de mycélium de la souche *A*. Le nombre de plantes tuées est noté quotidiennement pendant deux semaines (tabl. IV).

TABLEAU IV

Mortalité journalière après inoculation des Cotonniers *BJA 592* et *BJA* par la souche *A* du *P. palmivora*

Nombre de jours après l'inoculation	Cultivars	
	<i>BJA 592</i>	<i>BJA</i>
1	0	0
2	3	2
3	7	1
4	16	4
5	7	6
6	5	8
7	4	5
8	1	2
9	0	1
10	0	2
11	1	4
12	0	4
13	1	1
14	1	0
15	0	0
Plantules tuées en 7 jours % (au seuil de sécurité 5%)	42 71-93%	26 37-66%
Plantules tuées en 15 jours % (au seuil de sécurité 5%)	46 81-98%	40 66-90%

Le cultivar *BJA 592* confirme sa sensibilité au clone *A*, déjà notée lors du choix de la méthode d'inoculation. La différence entre les nombres de plantules tuées en une et en deux semaines n'est pas significative. L'action du parasite sur ce Cotonnier paraît rapide et brutale : la période d'incubation peut être réduite à 24 heures et la grande

majorité des plantules meurent en 4 à 6 jours. Toutefois, quelques plantules, au-delà de ce délai, s'affaissent ou cassent après nécrose du collet ou de la tige : elles permettent de réisoler le *P. palmivora* mais on ne peut exclure que ce soit sous les effets conjugués du parasite et des conditions de culture.

Le cultivar *BJA*, à en juger par la mortalité observée au bout d'une semaine est significativement moins sensible que le précédent. Après deux semaines, cette différence disparaît. Mais si l'on prend en considération les observations au jour le jour, il apparaît nettement que les plantules meurent en deux périodes bien distinctes. La première s'achève le sixième jour après l'inoculation, la seconde ne commence que quatre jours plus tard. Il est bien clair, pour ce second cultivar, que si les dommages relevés pendant la première semaine sont des effets incontestablement directs de l'inoculation, ceux qui interviennent pendant la seconde semaine peuvent traduire un accroissement de sensibilité consécutif à la prolongation de la culture dans des conditions de milieu anormales (humidité saturante et épuisement du substrat). Ceci est appuyé par le fait que les plantules du même cultivar élevées en terrine ne sont plus la proie du *P. palmivora* lorsque leur âge dépasse 10 jours.

En conséquence, dans les expériences en tubes à essais, les observations ont été limitées à une semaine.

2. RÉSULTATS

2.1. Concombre.

Nous avons noté précédemment des différences significatives de virulence entre les clones *A* d'une part, *K* et *350* d'autre part vis-à-vis du *Gossypium hirsutum*. En revanche, ces mêmes clones, ainsi que les clones *L* et *570* sont également agressifs vis-à-vis du Concombre (tabl. V).

TABLEAU V

Nombre de plantules de Concombre tuées et pourcentage au seuil de sécurité 5 %

Clones	Variétés			
	<i>Vert long de Chine</i>		<i>Le Généreux</i>	
<i>A</i>	24/24	85-100 %	24/24	85-100 %
<i>K</i>	24/24	85-100 %	24/24	85-100 %
<i>L</i>	22/24	75-99 %	24/24	85-100 %
<i>350</i>			24/24	85-100 %
<i>570</i>			24/24	85-100 %

Ces clones ont les origines les plus diverses mais aucun ne provient d'une souche isolée du Concombre. Or, d'après les taux de mortalité qu'ils entraînent, ils sont tous également virulents vis-à-vis de cette plante. Il y a toutefois des degrés dans leur agressivité : *L* et *350* tuent les 24 plantules en 48 heures tandis que les autres souches ne les

endommagent qu'au bout de 4 à 5 jours. Mais *L* avait pour hôte naturel l'Aubergine et 350 le Cacaoyer. En comparant les effets des clones *A*, *K* et 350 sur Cotonnier et sur Concombre, on aboutit à la conclusion que les deux variétés de Concombre inoculées réagissent de la même façon, par des réactions de pleine sensibilité, à des clones du parasite qui possèdent des facteurs de virulence différents. Ceci s'explique ou bien par l'absence de tout facteur de résistance chez le Concombre ou bien par l'existence d'une résistance de type polygénique ou « horizontale » [14].

2.2. Roselle.

Le développement de *Hibiscus sabdariffa* L. est caractérisé par une hétérophylle qui permet de définir trois étapes ontogéniques : une phase de jeunesse limitée à la formation d'une ou deux feuilles simples, une phase intermédiaire marquée par 7 à 10 feuilles trilobées, une phase adulte, stable pendant tout le reste de la vie de la plante qui produit alors des feuilles pentalobées. Les inoculations ont été effectuées sur des plantes en pots parvenues à la phase intermédiaire et sur des plantes adultes.

TABLEAU VI

Nombre de plantes de la phase intermédiaire nécrosées et pourcentages au seuil de sécurité 5 %

Clones du <i>P. palmivora</i>					
<i>A</i>		<i>K</i>		<i>L</i>	
0/30	01-12 %	8/30	12-46 %	30/30	88-100 %

La Roselle, à la phase intermédiaire de son développement, est très résistante à *A*, moyennement sensible à *K* et très sensible à *L* (tabl. VI). Mais les observations faites chaque jour apportent des informations complémentaires. A la suite de l'inoculation, les plantes présentent toutes une brunissure du collet, quel que soit le clone inoculé. Ce symptôme disparaît rapidement en présence du clone *A*. Il persiste plus longtemps et évolue soit vers la guérison soit vers des signes morbides chez les hôtes infectés par *K*. Il est généralement le prélude de la mort lorsqu'il s'agit du clone *L*. Ceci peut être interprété comme le signe chez la Roselle d'une réaction d'hypersensibilité vis-à-vis du clone *A*.

Les plantes adultes, toujours après une inoculation par blessure de la tige, présentent des formations chancreuses brun-noirâtre qui s'étendent au-delà du point d'entrée du parasite, mais la vitesse d'extension de ces chancres varie considérablement selon les souches du *P. palmivora* (tabl. VII). Le clone *L* du *P. palmivora* est aussi virulent que le clone *F0* du *P. parasitica* qui a pour hôte naturel la Roselle elle-même et qui sert de témoin : les chancres des tiges atteignent respectivement 20,1 et 24,6 cm de longueur moyenne, dix jours après l'inoculation. 570 se comporte comme *L*. *K* provoque les mêmes symptômes mais sur le tiers seulement des plantes. *BBI* et *B58* ne sont pas virulents : les chancres ne mesurent encore que 2,2 et 2,5 cm de longueur au bout de dix jours.

TABLEAU VII

Virulence des *Phytophthora* vis à vis de la Roselle adulte :

+ : forte, ± : moyenne, — : faible ou nulle

Clones du parasite	Hôtes naturels	Virulence
<i>L</i> (<i>P. palmivora</i>)	Aubergine	+
570 »	Agrume	+
<i>K</i> »	Agrume	±
<i>BB1</i> »	Hévéa	—
<i>B58</i> »	Cacaoyer	—
<i>F0</i> (<i>P. parasitica</i>)	Roselle	+

La Roselle présente donc une sensibilité différentielle aux divers clones du *P. palmivora*. Elle peut être interprétée comme le résultat de l'intervention d'un mécanisme oligogénique ou « vertical » de résistance [14].

2.3. Piment.

Les variétés *Long ordinaire*, *Cayenne*, *28-17* et *Doux d'Amérique* ont constitué les hôtes. L'inoculum provient des clones *A*, *K* et *L*. Chaque clone a été inoculé à 24 plantules, en tubes à essais (tabl. VIII).

TABLEAU VIII

Plantules de Piment tuées une semaine après l'inoculation et pourcentages, au seuil de sécurité 5 %

Piments	<i>Phytophthora palmivora</i>					
	<i>A</i>		<i>K</i>		<i>L</i>	
<i>28-17</i>	24/24	85-100 %	20/24	68-94 %	23/24	80-100 %
<i>Doux d'Amérique</i>	21/24	71-97 %	15/24	43-82 %		
<i>Long ordinaire</i>	6/24	10-48 %	8/24	16-57 %	24/24	85-100 %
<i>Cayenne</i>	10/24	23-65 %	4/24	5-40 %		

Ici encore, une résistance liée à l'intervention d'un nombre réduit de gènes peut rendre compte des résultats. En effet, deux types de comportement des quatre variétés de Piment apparaissent clairement : les variétés *28-17* et *Doux d'Amérique* sont pleinement sensibles à *A* et *K*, les variétés *Long ordinaire* et *Cayenne* sont résistantes à ces mêmes clones. De plus, le clone *L* est virulent vis-à-vis de ces deux groupes.

2.4. Cotonnier.

L'expérimentation a porté d'une part sur dix-huit cultivars de la variété *Acala* du *Gossypium hirsutum* L. et d'autre part sur sept Cotonniers de structures génétiques très

diverses, les uns hybrides intraspécifiques (*BJA*, *BJA 592*, *HG9*, *Y16-38*, *Allen 333*, *Stone 20*) du *G. hirsutum*, le dernier (*444-2-68*) hybride trispécifique HAR (= *G. hirsutum* × *G. arboreum* × *G. raimondii*). Deux lots de 24 plantules de chacun d'eux ont été respectivement inoculés avec des suspensions de mycélium broyé des deux clones A et K du *P. palmivora*. Les résultats sont résumés dans le tableau IX.

TABLEAU IX

Plantules de Cotonniers tuées une semaine après l'inoculation et pourcentage au seuil de sécurité 5 %

Cotonniers	<i>Phytophthora palmivora</i>			
	A		K	
<i>BJA</i>	13/24	35-76	2/24	1-27
<i>BJA 592</i>	24/24	85-100	6/24	5-40
<i>Allen 333</i>	13/24	35-76	1/24	0-22
<i>444-2-68</i>	7/24	13-53	2/24	1-27
<i>HG9</i>	12/24	31-73	0/24	0-15
<i>Y16-38</i>	14/24	39-79		
<i>Stone 20</i>	7/24	13-53		
<i>Acala 1517 BR2</i>	1/24	00-22	7/24	13-53
» » <i>BR</i>	9/24	20-61	1/24	0-22
» » <i>C Israël</i>	19/24	62-92	3/24	2-23
» » <i>C - 119 - AC</i>	22/24	75-99	1/24	0-22
» » <i>C - 661</i>	24/24	85-100	22/24	79-99
» » <i>C - 125 - AC</i>	22/24	75-99		
» » <i>D - 109 - AC</i>	24/24	85-100	2/24	1-27
» » <i>C - 118 - AC</i>	21/24	71-97	3/24	2-33
» » <i>V</i>	20/24	68-94	0/24	0-15
» » <i>C - 24 - AC</i>	8/24	16-57	0/24	0-15
» <i>4 - 42 - 22 - AC</i>	13/24	35-76		
» <i>4 - 42 - Glandless</i>	23/24	80-100	7/24	13-53
» <i>4 - 42 - Pessoba</i>	23/24	80-100	1/24	0-23
» <i>27 - E - IAC</i>	23/24	80-100		
» <i>44 - 47</i>	21/24	71-97		
» <i>22 - 2 - 93 - AC</i>	23/24	80-100		
» <i>SJ - I</i>	24/24	85-100		
» <i>911 - 90 - AC</i>	23/24	80-100		

Trois types de réactions vis-à-vis du clone A sont observés chez ces Cotonniers : pleine résistance (*Acala 1517 BR2*), pleine sensibilité (la majorité des lignées testées), tolérance (*444-2-68*, *Stone 20*, *Acala 1517 BR*, *Acala 1517 - C - 24 - AC* et *Acala 4 - 42 - 22 - AC*). En revanche, vis-à-vis du clone K, une seule lignée est pleinement sensible (*Acala 1517 C 661*), trois sont modérément sensibles (*BJA 592*, *Acala 1517 BR2* et *Acala 4 - 42 - Glandless*), toutes les autres sont résistantes : à la suite de l'inoculation, des stries nécrotiques apparaissent toujours mais ces signes disparaissent bientôt sur les plantules résistantes.

Le Cotonnier apparaît comme le meilleur révélateur pour mettre en évidence des différences de virulence entre les deux clones *A* et *K* du *P. palmivora*, dont il faut rappeler qu'ils n'avaient ni l'un ni l'autre cette plante pour hôte naturel lors de leur isolement.

3. CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Le *Phytophthora palmivora* est réputé apte à parasiter 136 hôtes différents [6]. Sa polyphagie n'est donc pas à démontrer. Mais qu'en est-il de sa spécificité parasitaire ? L'espèce constitue-t-elle une population homogène dont tous les individus possèdent les mêmes aptitudes ou bien, à l'inverse, une souche isolée d'un hôte donné ne peut-elle attaquer que cet hôte ou que des espèces-hôtes apparentées ? Il semble que nous puissions apporter une première réponse à ces questions.

Toutes nos expériences montrent que les sept clones du *P. palmivora* ne sont pas strictement inféodés à leurs hôtes d'origine. Le clone *A* est un agent de pourriture des cabosses du Cacaoyer ; il est virulent pour le Concombre, beaucoup de variétés du Cotonnier et certaines variétés du Piment. De même, le clone *L*, qui attaque l'Aubergine provoque ainsi la fonte des semis du Piment et du Concombre, la nécrose de la Roselle. La virulence n'est donc restreinte ni à une famille, ni à un genre ni à une espèce de Phanérogame.

En revanche, une plante sensible à un clone du parasite ne l'est pas forcément à tous les autres. Le Concombre est également attaqué par les cinq clones *A*, *K*, *L*, *350* et *570* : tout se passe comme si tous ces clones étaient identiquement armés pour provoquer la fonte des plantules des deux variétés inoculées. Mais d'autres hôtes permettent de distinguer ces clones les uns des autres : le Piment *Long ordinaire* est sensible à *L*, résistant à *A* et *K* ; sur le Coton, *A* est plus souvent virulent que *K* ; la Roselle résiste à *A*, *BB1* et *B58* et est fortement attaquée par *L* et *570*.

Ces variations interclonales de la virulence au sein de l'espèce *P. palmivora* témoignent amplement de son hétérogénéité. Les différences notées dans les réactions des hôtes vis-à-vis des divers clones sont suffisamment nettes pour qu'on puisse envisager d'établir une gamme d'hôtes différentiels, d'analyser ainsi les facteurs génétiques de l'aptitude parasitaire et d'identifier des races spécialisées.

Ces résultats devraient constituer une mise en garde pour tous ceux qui s'efforcent de lutter contre les maladies provoquées par le *P. palmivora*. La bonne tenue d'une plante cultivée vis-à-vis d'un isolat du parasite ne la garantit pas obligatoirement vis-à-vis de tous les constituants de la population qui, morphologiquement, s'identifient à l'espèce *P. palmivora*, ni même vis-à-vis des constituants de cette population observés sur un hôte donné. En effet, deux clones isolés sur le même hôte ne sont pas toujours également virulents lorsqu'ils sont inoculés à d'autres hôtes. *K* et *570* sont deux souches obtenues à partir de *Citrus* ; cependant, la seconde est plus agressive que la première vis-à-vis de l'*Hibiscus sabdariffa*.

Enfin la démonstration d'une possibilité d'attaque d'une même espèce-hôte par plusieurs lignées du parasite, éventuellement de compatibilités sexuelles complémentaires, fait apparaître un risque supplémentaire à prendre en considération dans tout programme de sélection. Il est en effet possible que la rencontre de deux races de *P. palmivora* de signes différents entraîne, par hybridation [12], l'apparition de races nouvelles, plus virulentes vis-à-vis des anciens hôtes ou susceptibles d'en attaquer une gamme plus étendue. Par exemple, le succès de la lutte contre la pourriture brune des cabosses du

Cacaoyer, par sélection de lignées résistantes, peut exiger qu'on analyse d'abord la composition de la population de l'espèce *P. palmivora* et qu'on en suive ensuite l'évolution. De tels objectifs ne peuvent être atteints qu'à l'aide d'une gamme d'hôtes convenables pour identifier les races du parasite. Le présent travail tend à indiquer que cette gamme ne devrait probablement pas être uniquement ou principalement faite de variétés du *Theobroma cacao* L. ou d'espèces phylogénétiquement voisines.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BABACAUH (K. D.) – 1971 – Interactions entre le *Phytophthora palmivora* (Butl.) Butl. et les plantes supérieures. I – Avant la contamination. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 16.
- [2] BLACK (W.) – 1952 – Inheritance of resistance to blight (*Phytophthora infestans*) in potatoes. Inter-relationships of genes and strains. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh B*, 64, 312-352.
- [3] BLACK (W.) – 1952 – A genetical basis of the classification of strains of *Phytophthora infestans*. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh B*, 65, 36-51.
- [4] BOULANGER (J.), JARRY (A.) – 1963 – Deux nouvelles variétés de Cotonnier en République centrafricaine : E40 et Réba B50. *Coton Fib. trop.* 18, 299-300.
- [5] BURLE (L.) – 1962 – Le Cacaoyer. T. I. G. P. Maisonneuve et Larose, Paris.
- [6] CHEE (K. H.) – 1969 – Hosts of *Phytophthora palmivora*. *Rev. appl. Mycol.* 48, 337-344.
- [7] GALLEGLY (M. E.) – 1968 – Genetics of pathogenicity of *Phytophthora infestans*. *Ann. Rev. Phytopathol.* 6, 375-396.
- [8] GIDDINGS (N. J.), BERG (A.) – 1919 – A comparison of the late blights of tomato and potato. A preliminary report. *Phytopathology* 9, 209-210.
- [9] I.R.C.T. (Institut de recherche Coton et Textiles) – 1968 – Division génétique, comportement et caractéristiques des principales variétés récemment créées pour l'I.R.C.T. en Afrique tropicale francophone. *Coton Fib. trop.* 23, 251-274.
- [10] PRISTOU (R.), GALLEGLY (M. E.) – 1956 – Differential reaction of potato horts to foreign and domestic potato physiologic races of *Phytophthora infestans*. *Amer. Potato J.* 33, 287-295.
- [11] RAO (V. G.), DESAI (M. K.), KULKARNI (N. B.) – 1968 – Some pathological studies in two species of *Phytophthora*. *Mycopathol. Mycol. appl.* 34, 346-352.
- [12] RAVISE (A.) – 1966 – Observations sur la reproduction sexuée des souches de *Phytophthora palmivora* (Butl.) Butl. parasite des cultures tropicales. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 2, 91-101.
- [13] TUCKER (C. M.) – 1931 – Taxonomy of the genus *Phytophthora* de Bary. *Bull. Mo. Agric. Sten.* 153, 208 p.
- [14] VAN DER PLANK (J. E.) – 1968 – Disease resistance in plants. *Acad. Press*, New York.