

Observations préliminaires sur l'hérédité du pouvoir pathogène chez le *P. palmivora* (Butl.) Butl.

B. BOCCAS

Centre ORSTOM de Brazzaville
Laboratoire de Phytopathologie

A la suite des travaux de KOFFI-DONCO puis de KOHLER qui ont établi une gamme d'hôtes permettant de différencier sur la base de leurs caractères pathogéniques nos isolats du *P. palmivora*, nous avons entrepris l'étude de la transmission du pouvoir pathogène à travers la reproduction sexuelle de trois de ces souches.

Les souches 1, 2 et 3 isolées respectivement de l'Aubergine et de l'Oranger en Côte d'Ivoire et du Cacaoyer au Cameroun sont de type complémentaire. La souche 1 appartient au groupe de compatibilité A_2 et forme avec les souches 2 et 3 des oospores en grand nombre.

Ces trois isolats ont été choisis en fonction de leurs aptitudes parasitaires différentes. Ces différences peuvent être mise en évidence chez la Roselle.

— La souche 1, inoculée sous forme de broyat mycélien au pied de jeunes plantules de dix jours végétant en pot sur vermiculite imbibée de milieu minéral, tue la totalité des plants en une semaine.

— La souche 2 pénètre dans les plantules, mais ces dernières parviennent dans environ 60% des cas à stopper l'invasion dans la région péricyclique de leur hypocotyle. Les plants survivants présentent alors une nécrose brunâtre du collet.

— La souche 3 n'attaque pas la Roselle.

Chez la Tomate, l'Aubergine et le Melon les symptômes sont du même type, mais les réactions consécutives à l'inoculation des souches 1 et 2 sont moins différenciées que chez la Roselle, car les deux souches déterminent des taux de mortalité peu différents et élevés. Il reste néanmoins possible de les distinguer l'une de l'autre par la cinétique de leur action parasitaire. La souche 1 étant la plus rapide.

En résumé, il apparaît que les souches 1 et 2, virulentes pour les quatre plantes test, diffèrent en agressivité, la souche 1 étant la plus agressive.

Les croisements sont réalisés en boîte de Pétri sur une décoction de Pois gélosée. Les cultures d'abord incubées à l'obscurité et à 26 °C, sont transférées après deux semaines à la lumière de tubes fluorescents. Une exposition de trente jours à la lumière blanche induit la germination de certaines oospores, après qu'elles aient été séparées du mycélium par broyage et filtration. Les pourcentages de germination ainsi obtenus sont de 17% dans le croisement 1×2 et d'environ 10% dans le croisement 1×3 .

LES RÉSULTATS

Chaque descendant d'origine mono-oospore est isolé en culture pure et subit deux tests :

— en premier lieu il est confronté avec les souches parentales, ce qui permet d'établir son type de compatibilité ;

— En second lieu il est inoculé à la Roselle. Deux inoculations successives à deux séries de quinze plantules sont réalisées. Cela permet d'établir son type pathogénique.

Les résultats de ces deux opérations figurent dans les tableaux I et II.

Les phénotypes qui figurent dans ces tableaux ont été déterminés directement sur les thalles issus de la germination des oospores. Nous avons cependant vérifié la stabilité de ces phénotypes sur des séries de clones monozoospores établies à partir d'un nombre important de ces descendants. Nous avons ainsi pu constater que tous les produits de germination qui ne manifestent qu'un type de compatibilité A_1 ou A_2 sont homocaryotiques, donc vraisemblablement issus d'oospores uninucléées. Cela montre qu'il n'y a généralement pas de ségrégation phénotypique dans la descendance d'une oospore individuelle ; sa germination ne donne jamais qu'un seul phénotype même si l'on soumet le produit de sa germination à un clonage monozoospore.

Quatre lignées filles du croisement 1×2 semblent échapper à cette règle, puisqu'elles possèdent les deux types de compatibilité A_1 et A_2 . Leur cas a été examiné et il a suffi d'un clonage pour dissocier cet apparent homothallisme. Ces lignées étaient en fait des hétérocaryons vraisemblablement issus d'oospores possédant les deux types de noyaux.

La descendance du croisement 1×3 présente un important déséquilibre dans la répartition des types de compatibilité, à l'avantage du type A_2 . Cela suggère que cette descendance n'est pas réellement représentative de la population d'oospores du croisement. Le faible taux de germination (10%) montre qu'une sélection s'opère effectivement à la germination au détriment des oospores de type A_1 . HUGUENIN a montré, par ailleurs, que dans ce croisement, la souche 1 de type A_2 présente un taux important d'autofécondation. Nous sommes donc amené à penser que les

TABLEAU I
CROISEMENT 1 × 2.
HÉRÉDITÉ DU TYPE DE COMPATIBILITÉ ET DU POUVOIR PATHOGÈNE POUR LA ROSELLE

Effectif total	Compatibilité			Pouvoir pathogène								
	A ₁	A ₂	A ₁ A ₂	Peu agressif Type 2			Très agressif Type 1			Type nouveau		
145	63	78	4	58			28			59		
				A ₁	A ₂	A ₁ A ₂	A ₁	A ₂	A ₁ A ₂	A ₁	A ₂	A ₁ A ₂
				18	38	2	11	16	1	33	24	1

TABLEAU II
CROISEMENT 1 × 3.
HÉRÉDITÉ DU TYPE DE COMPATIBILITÉ ET DU POUVOIR PATHOGÈNE POUR LA ROSELLE

Effectif total	Compatibilité			Pouvoir pathogène								
	A ₁	A ₂	A ₁ A ₂	Avirulent (type 3)			Virulent (type 1)			Virulent peu agressif		
54	3	51	0	4			35			15		
				A ₁	A ₂	A ₁ A ₂	A ₁	A ₂	A ₁ A ₂	A ₁	A ₂	A ₁ A ₂
				2	2	0	0	35	0	1	14	0

oospores germinantes de ce croisement sont peut-être essentiellement des oospores issues d'autofécondation.

Les tableaux mettent en évidence l'existence de deux types de souches aux caractères recombinés.

Il y a tout d'abord les lignées qui présentent des recombinaisons entre les caractères définis chez les parents. Il s'agit des descendants qui manifestent le pouvoir pathogène du parent 1 et la compatibilité du parent 2 ou 3, ou l'inverse.

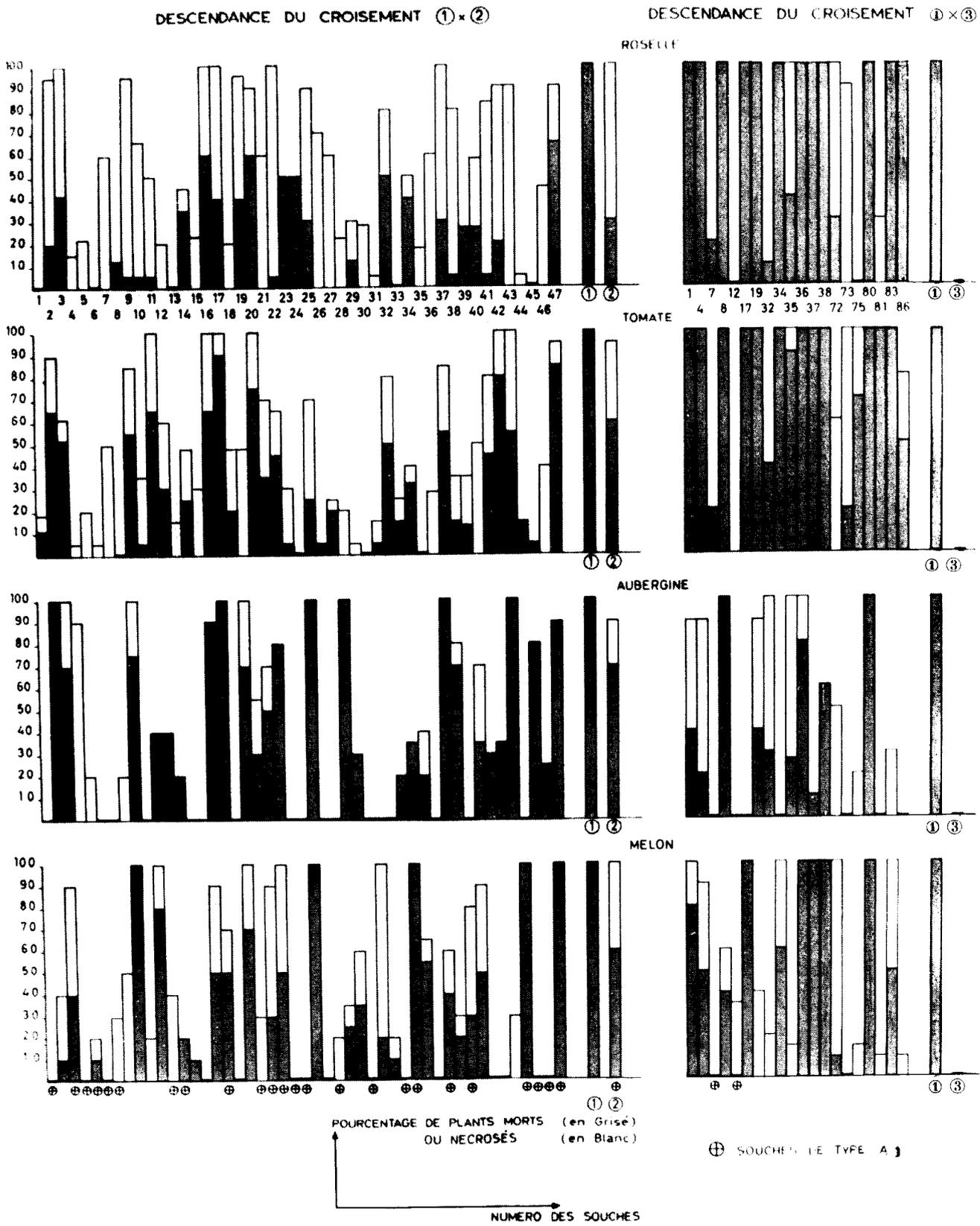
Il y a ensuite les descendants dont le pouvoir pathogène diffère de celui des souches parentales. Le comportement parasitaire de 47 lignées filles du croisement 1 × 2 et de 20 lignées filles du croisement 1 × 3, a été testé sur les quatre plantes hôtes. Chaque souche a été inoculée à deux séries de quinze plantules de chaque espèce. Les résultats moyens observés dix jours après l'inoculation figurent sur le graphique 1 qui indique les pourcentages de plants tués (en grisé), et les pourcentages de survivants présentant des signes de nécrose (en blanc).

Le graphique 1 révèle une hétérogénéité importante

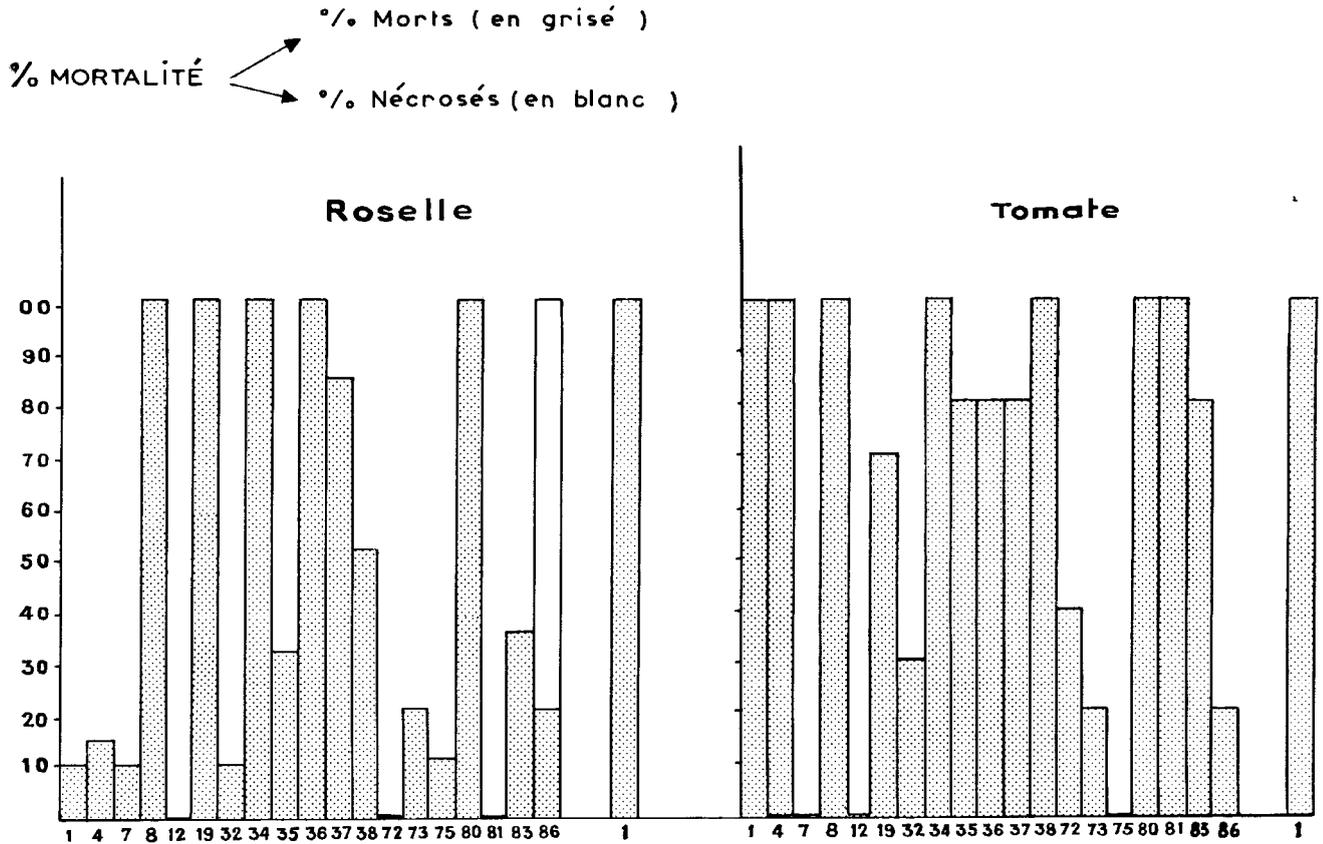
du comportement parasitaire des descendants. Ainsi, dans la série 1 × 2, certaines lignées filles sont avirulentes, d'autres possèdent une agressivité très faible et d'autres encore une agressivité intermédiaire entre celle des souches parentales. Il en est de même dans la série 1 × 3, mais dans ce dernier cas, en ce qui concerne la Roselle et la Tomate, cette hétérogénéité ne peut se déceler qu'au niveau de la cinétique de l'infestation, puisque les taux de mortalité atteints en fin d'expérience sont très voisins pour la plupart des souches. Cela apparaît sur le graphique 2 qui indique les pourcentages de mortalité chez la Roselle et la Tomate cinq jours après l'inoculation : l'action pathogène de la majorité des lignées filles du croisement 1 × 3 est plus lente que celle de la souche parentale 1.

Cette diversité des phénotypes montre clairement que le support génétique du pouvoir pathogène est ici polygénique. De nombreux gènes semblent intervenir dans l'expression de l'agressivité des souches 1 et 2 ; leurs recombinaisons expliquent l'hétérogénéité de la descendance.

Observations préliminaires sur l'hérédité du pouvoir pathogène chez le *P. palmivora* (Butl.) Butl.



Graphique 1 : Résultat des inoculations après dix jours.



Graphique 2 : Résultat de l'inoculation des descendants du croisement 1 x 3, cinq jours après l'inoculation.

Il apparaît, en outre, chez certaines souches, une ségrégation des potentialités parasitaires spécifiques : c'est le cas par exemple, dans la série 1 x 2, des descendants 4 et 45 qui se montrent peu agressifs pour la Roselle et la Tomate, très agressifs pour l'Aubergine et avirulents pour le Melon. Des phénomènes semblables s'observent parmi les descendants de la série 1 x 3 ; ils indiquent qu'au sein du complexe génique qui gouverne la pathogénie des souches 1 et 2 l'agressivité à l'égard de chacune des quatre plantes hôtes ne repose pas exactement sur les mêmes gènes ou les mêmes associations de gènes, puisque les aptitudes pathogéniques associées chez les parents peuvent se dissocier dans la descendance.

La manifestation chez les plantes hôtes de divers degrés de résistance à l'arsenal pathogène des souches 1 et 2 de leurs descendants indique que cette résistance est déterminée par plusieurs gènes, et donc, suivant la terminologie de VAN DER PLANK est de type horizontal. Ces gènes sont évidemment inconnus mais l'on sait par les travaux de KOFFI et de BOHER que cette résistance se manifeste chez la Roselle par la mise en place de moyens de défense dans la région péricyclique de l'hypocotyle. Plusieurs fonctions sont impliquées : l'activité peroxydasique, l'accumulation de divers composés phénoliques et peut-être, comme RAVISE

et TRIQUE l'ont montré chez la Tomate, l'intervention de phytoalexines.

Nous remarquerons que l'ensemble de ces défenses s'oppose à la colonisation des tissus de l'hôte et non à la pénétration du parasite. C'est en revanche au niveau de la pénétration qu'intervient la résistance à la souche 3 et ceci bien que l'arsenal pectinolytique de cette dernière soit semblable à celui des souches 1 et 2. Un autre mécanisme de défense est donc en cause. BOHER l'a mis en évidence chez de très jeunes plants infectés par des doses massives de mycelium. Dans ces conditions, en effet, la souche 3 parvient parfois à opérer un début d'invasion mais est arrêté dans l'épiderme par une réaction d'hypersensibilité cellulaire. L'intervention d'un phénomène d'hypersensibilité traduisant généralement une résistance verticale, il est vraisemblable que dans le cas présent la résistance de la Roselle à la souche 3 est de ce type, et de ce fait probablement mono ou oligogénique.

Si cette hypothèse est exacte, et suivant le principe du système gène pour gène, la souche 1 doit être pourvue du gène (ou du système oligogénique) de virulence correspondant au gène de résistance de la Roselle. Ce caractère doit donc ségréger dans la descendance du croisement 1 x 3, comme un marqueur monogénique. Si le cycle du champignon est haploïde

dans sa phase végétative, les proportions respectives des souches virulentes et avirulentes en F_1 seront 1/1. Si le cycle est diploïde, la première génération sera soit homogène, soit de type 1/1 suivant le génotype (homozygote ou hétérozygote) du parent qui porte le caractère dominant. Le phénotype des descendants (virulent ou avirulent) dépend des relations de dominance entre les allèles, mais on sait que souvent la virulence est nécessaire par rapport à l'avirulence.

Nos résultats ne cadrent avec aucune de ces possibilités. La quasi totalité des souches, à l'exception de trois d'entre elles, est virulente. De plus, il n'y a pas, sauf pour 3 descendants, de recombinaisons entre les caractères parentaux (compatibilité, aptitudes pathogéniques). Chez toutes les souches filles, comme chez les parents, le type A_1 est associé à l'absence de virulence et le type A_2 à la virulence. Cette absence de dissociation renforce notre conviction selon laquelle la majorité des descendants du croisement 1×3 est issue d'oospores autofécondées dont la germination est vraisemblablement plus fréquente que celle des œufs hybrides. Nous pensons en effet que dans ces derniers, la caryogamie entre les noyaux des deux origines est plus difficile que la fusion de noyaux provenant du même thalle dans les zygotes autofécondés. Les origines géographiques et parasitaires distinctes et les phénotypes différents des souches 1 et 2 montrent que les génomes en présence sont dissemblables. Leur confrontation doit donc

souvent aboutir à des combinaisons géniques léthales.

Le déterminisme polygénique du pouvoir pathogène et l'interférence des phénomènes d'hybridation et d'autofécondation interdisent donc de tirer des conclusions sur la nature du cycle caryologique de l'étude de la ségrégation des caractères pathogéniques. Nous remarquerons cependant, dans l'hypothèse où la plupart des descendants 1×3 sont issus d'œufs autofécondés, que l'existence d'un groupe important de lignées de type A_2 qui manifestent des recombinaisons pour l'agressivité implique que le cycle soit diploïde, et que la souche 1, autofertile, soit hétérozygote pour plusieurs couples de gènes régissant l'agressivité. L'autofécondation chez un organisme haploïde et homocaryotique ne pourrait, quant à elle, conduire qu'à des descendants identiques à la souche mère.

En conclusion, nous retiendrons de l'ensemble de ces observations que la reproduction sexuelle chez le *Phytophthora palmivora* provoque une variation importante et rapide du pouvoir pathogène du parasite. Si dans le cas présent, au cours de croisement *in vitro*, les échanges génétiques entre les souches se soldent plutôt par une diminution des potentialités parasitaires des descendants, il reste vraisemblable que, dans la nature, la phase sexuelle du cycle puisse conduire à un accroissement de l'agressivité des populations de *Phytophthora*. Ce risque est d'ailleurs d'autant plus important que le support génétique de la pathogénie est polygénique.