

Conclusions

Synthèse et bilan

J. CHEVAUGEON

Professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay

Au cours de ces trois journées, nous avons débattu, parfois vivement, toujours cordialement, autour d'un même thème aux multiples facettes : les facteurs génétiques du pouvoir pathogène du *Phytophthora palmivora* et de la résistance de l'un de ses hôtes, le Cacaoyer, à ses attaques.

Plusieurs communications et les discussions qui les ont suivies nous ont montré que la variabilité du parasite est très étendue. Elle se manifeste par des différences de morphologie : les souches isolées des sols de la Côte d'Ivoire produisent des zygotes de plus petite taille que les souches isolées du Cacaoyer dans la même région. Elle se manifeste aussi au niveau des caractéristiques biologiques : il existe des souches qui différencient uniquement des sporocystes et qui, par voie de conséquence, ne se propagent que par la voie asexuée, mais d'autres souches possèdent des aptitudes sexuelles normales. Ces différences intraspécifiques constatées dans le cycle de développement s'accompagnent d'une extrême variabilité du pouvoir pathogène du *P. palmivora*.

Ce pouvoir pathogène a pu être mesuré parce que la variabilité de la sensibilité variétale du Cacaoyer à la pourriture brune des cabosses et aux autres maladies provoquées par le champignon est apparue elle-même importante. L'évaluation de la pathogénicité d'une souche est en effet nécessairement indirecte. Elle est inévitablement appréciée vis-à-vis du Cacaoyer et dans des conditions de milieu qui sont elles-mêmes variables et peut-être particulières à chacune des aires de culture. Ce que laissent percevoir les expériences conduites dans les conditions locales, ce sont les résultats des interactions entre l'hôte, le parasite et leur environnement.

Ces réserves faites, les populations identifiées à l'espèce *Phytophthora palmivora* apparaissent extrêmement variables, d'un pays à l'autre et parfois à l'intérieur d'un même pays. Elles sont variables par leur aptitude à pénétrer puis à envahir la cabosse du Cacaoyer : nous en avons eu des exemples multiples lorsque la gravité de cette maladie a été comparée en Côte d'Ivoire et au Congo, ou encore dans deux régions du Cameroun. Mais cette pathogénicité est également variable par la nature des dommages que provoque le *P. palmivora*. Nos collègues ghanéens ont attiré notre attention sur l'importance des attaques des racines du Cacaoyer alors que nos collègues de Côte

d'Ivoire et du Cameroun n'observent qu'exceptionnellement des altérations de ces organes.

Enfin, la variabilité de la pathogénie apparaît encore plus ample à travers les travaux plus fondamentaux effectués à Brazzaville : au sein de l'espèce *P. palmivora*, il existe des représentants polyphages capables d'attaquer aussi efficacement des plantes botaniquement aussi éloignées que le Cacaoyer et l'*Hibiscus sabdariffa*. Ceci rend particulièrement souhaitable la participation aux travaux du groupe de pathologistes attachés à l'étude des maladies des plantes des régions chaudes autres que le Cacaoyer. L'apport des spécialistes des arbres fruitiers et des plantes textiles a été apprécié. La présence de spécialistes de l'Hévéa et du Poivrier, à titre d'exemples non limitatifs, serait, à mon avis personnel, précieuse pour les réunions à venir.

Au-delà de la constatation de la variabilité du parasite, nous avons abordé le problème de l'origine de ses variations. Des communications et de nos discussions, il ressort que plus d'une cause peut leur être assignée et que, par conséquent, leurs mécanismes sont probablement multiples.

Dans les régions cacaoyères où vit une population de *P. palmivora* constituée essentiellement de souches neutres, sexuellement stériles, ou bien dans les régions où un seul des deux types de compatibilité sexuelle a été décelé, il est bien évident que la recombinaison méiotique ne doit pas jouer de rôle ou ne jouer qu'un rôle tout à fait mineur. Certains d'entre nous, et je me souviens particulièrement des interventions du Dr SHAW, ont insisté sur les fonctions que pourrait alors remplir l'hétérocaryose.

De telles associations de types nucléaires différents ont été mises en évidence chez le *Phytophthora infestans* ; elles peuvent réunir dans un mycélium commun des génomes de races virulentes complémentaires. Chez le *P. palmivora*, plusieurs participants à ce Colloque ont observé des zoospores qui portaient simultanément les deux signes de compatibilité sexuelle. Nous ne pouvons, par conséquent exclure l'intervention de recombinaisons mitotiques à la suite de la formation des hétérocaryons.

Un autre mécanisme a été évoqué, également extra-sexuel mais fondé sur des déterminants de la pathogénie localisés dans le cytoplasme ou dans le noyau mais, dans ce cas, extra-chromosomiques. Cette

explication de la variabilité n'a été émise qu'à titre d'hypothèse, pour l'instant sans autre base que l'exemple du *P. infestans*. Mais l'important est que ces questions ont été soulevées. Elles posent des problèmes qui demandent à être résolus.

Enfin, et surtout, il a été fait état des possibilités de recombinaison méiotique. La coexistence de souches des deux signes de compatibilité sexuelle a été constatée chez le Cacaoyer dans plusieurs pays participants à ce Colloque, parfois dans une même plantation, voire sur le même arbre. Riche de conséquences aussi est la mention faite au cours de ces journées de l'aisance des croisements *in vitro* entre des souches du *P. palmivora* provenant du Cacaoyer pour l'un des parents et provenant d'autres plantes cultivées, appartenant à d'autres familles botaniques, pour le second parent de chaque couple. Et si nous n'en connaissons pas encore la fréquence dans les conditions naturelles, nous avons appris que des hybrides interspécifiques pouvaient être produits au laboratoire et que certains d'entre eux cumulaient les aptitudes parasitaires de leurs parents.

Ces progrès dans la connaissance de la biologie des *Phytophthora* nous ont conduit à aborder le problème du déterminisme du pouvoir pathogène du *P. palmivora* vis-à-vis du Cacaoyer.

Ce qui ressort de cette réunion, c'est que, très certainement, ce pouvoir pathogène est toujours contrôlé à plus d'un locus. Personne, ici, n'a fait mention de ségrégations de type monogénique qui pourraient suggérer l'existence d'interactions gène pour gène entre l'hôte et le parasite.

Personne n'a signalé que le *P. palmivora* pourrait être doué de virulence, au sens de VAN DER PLANK, vis-à-vis du Cacaoyer. A l'égard de cette plante, ce parasite n'utiliserait donc qu'une seule des deux armes génétiques, l'agressivité au sens de VAN DER PLANK. Il semble aussi que le système polygénique de contrôle de l'agressivité soit fait de groupes ou de sous-groupes de gènes dont certains contrôlèrent plus spécialement son comportement à l'égard de telle ou telle espèce-hôte. Cette conclusion est une extrapolation bâtie à partir des informations ponctuelles qui nous ont été données. Elle n'est en contradiction flagrante avec aucune des observations qui nous ont été fournies. Elle tient compte de tout ce qui a été dit. Ce n'est qu'un modèle explicatif provisoire mais que sa validité soit vérifiée et nous saurons mieux quelle stratégie suivre pour créer des variétés de Cacaoyer qui résisteront plus efficacement aux attaques du *Phytophthora*.

J'en viens au Cacaoyer, le second partenaire. Là encore, nous avons constaté, de tous les horizons, que le niveau de la résistance est extrêmement variable. Il a été précisé que les différences de résistance ou de sensibilité présentent un caractère progressif et quantitatif. Certains cultivars sont plus sensibles que d'autres mais personne n'a annoncé ici qu'il en existait de totalement résistants dans les conditions de la cacaoyère africaine. Personne non plus n'a signalé qu'il disposait d'un cultivar parfaitement immun vis-à-vis d'une souche du *P. palmivora* et sensible vis-à-vis d'une autre souche. Autrement dit, personne n'a reconnu d'interactions qualitatives entre l'hôte et le

parasite. Tout paraît donc se passer comme si nous étions en présence, chez l'hôte comme chez le parasite, de deux systèmes polygéniques, comme si nous avions à renforcer chez le Cacaoyer une résistance de type horizontal contre un *P. palmivora* seulement agressif.

Cette interprétation est proposée à titre d'hypothèse. Mais elle s'appuie sur les faits qui nous ont été apportés par nos collègues nigériens, ghanéens et camerounais. Lorsqu'ils croisent, dans l'un ou l'autre de ces pays, deux cultivars, l'un résistant et l'autre sensible, ils obtiennent, en F1, une descendance extrêmement hétérogène, avec des différences entre individus qui vont, par tous les degrés intermédiaires mesurables, de la très forte sensibilité à une résistance acceptable. Par croisements entre parents résistants, ils obtiennent également une descendance hétérogène. Un résultat intéressant pour l'avenir de la culture cacaoyère est que certains géniteurs résistants transmettent au moins partiellement cette qualité à leurs descendances. Un autre point à retenir est que quelques produits d'un croisement entre deux parents résistants ont un comportement encore amélioré vis-à-vis du *P. palmivora*. Il semble donc possible de cumuler par voie génétique une résistance chez le Cacaoyer qui serait supérieure à celle que nous connaissons actuellement.

La parfaite concordance de ces observations faites à la suite d'inoculations expérimentales réalisées avec des techniques et dans des écologies différentes me fait croire, personnellement, à l'avenir des recherches menées pour l'amélioration de la résistance du Cacaoyer par les voies génétiques. Cet optimisme n'est pas exempt de prudence. De ce Colloque se dégage l'idée que nous avons affaire à deux systèmes polygéniques, l'un gouvernant l'agressivité du parasite, l'autre des formes de résistance de type horizontal chez l'hôte, réputés plus stables que les systèmes d'interactions gène pour gène. C'est une information nouvelle et encourageante. Mais il nous faut vérifier la validité de ces vues. Certains d'entre nous ont formulé des réserves quant à la durée d'une résistance de type polygénique. Je me souviens de l'intervention du Dr BRASIER sur la possibilité d'un accroissement de l'agressivité du *Phytophthora* face à un Cacaoyer que nous aurions rendu plus résistant. Une autre information qui me paraît encourageante est l'obligation faite au *Phytophthora palmivora*, dans beaucoup de régions cacaoyères d'Afrique, de mener une vie saprophytique active dans le sol ou dans les débris de son hôte entre la fin d'une période de maturation des cabosses et le début de la campagne suivante. En règle générale, l'existence d'une phase saprophytique obligatoire dans le cycle d'une maladie garantit la pérennité de la résistance de l'hôte. Ici, encore, des vérifications sont nécessaires. Les techniques de marquage par fluorescence du mycélium et des chlamydozoaires peuvent nous aider à mieux connaître la biologie du *P. palmivora* hors de ses hôtes vivants.

Cette analyse des relations entre le Cacaoyer et le *P. palmivora* repose sur un faisceau d'informations convergentes, mais ponctuelles, partielles, locales. Elle conduit à formuler le problème de l'amélioration du comportement du Cacaoyer vis-à-vis du *Phytophthora* dans des termes clairs et simples. Mais cette formulation

est-elle valide ? Il me semble qu'il faudrait peu d'expériences pour l'adopter définitivement.

Ces contrôles effectués, nous pourrions progresser avec plus d'assurance que par le passé dans la voie génétique. Mais il nous faudrait aussi progresser très rapidement et pour satisfaire cette obligation, nous éprouvons tous très clairement le besoin d'une méthode d'appréciation très précoce de la qualité des produits hybrides.

Ni les résultats à attendre de l'emploi de nouveaux fongicides ni les aménagements des pratiques culturales ne paraissent susceptibles de résoudre à une échéance prévisible le problème économique posé par la pourriture des cabosses. Et nous ne pouvons pas non plus, pour nos travaux de sélection génétique, nous satisfaire indéfiniment du long et coûteux processus actuel, attendre plusieurs années que les produits d'une hybridation soient entrés en production pour mesurer la résistance de leurs cabosses à la pourriture brune et exercer nos choix pour la génération suivante.

Nos collègues ghanéens et nigériens ont ouvert la voie. Ils nous ont montré qu'il est parfaitement possible d'inoculer avec succès le *P. palmivora* soit à des semences, soit à des plantules et de distinguer rapidement plusieurs types de réponses chez le Cacaoyer. Ce qu'il nous faut maintenant, c'est la preuve définitive qu'il y a bien une relation entre la qualité des réponses du Cacaoyer à ces stades juvéniles et le comportement de la cabosse, une fois l'arbre en production. Dans tous les pays producteurs, il existe des cultivars dont la résistance en champ, au stade adulte, est maintenant bien connue. Toutes les conditions techniques sont donc réunies pour que soit mis au point un test précoce.

D'autres critères peuvent très certainement être retenus pour accélérer les travaux de sélection. Je pense en particulier aux études biochimiques. Dans ce domaine, il est très remarquable que personne n'ait prononcé le mot polyphénol. Personne n'a parlé non plus de substances induites par l'entrée du parasite et déclanchant la résistance chez son hôte. En revanche, nous avons entendu une communication dont le contenu m'a paru très original. Chez les cacaoyers sensibles à l'infection, il existe une ou plusieurs substances qui semblent responsables de leur sensibilité et ce ou ces composés sont d'autant plus abondants que la sensibilité des cabosses à la pourriture brune est plus élevée. Si ce fait peut être confirmé et étendu, nous avons peut-être là un critère très précoce pour apprécier le comportement du Cacaoyer vis-à-vis du *Phytophthora*. Il est évidemment peu probable que les systèmes génétiques qui gouvernent ce comportement et dont nous avons appris qu'ils sont multiples, interviennent uniquement par cette voie. Mais éliminer des sélections, dès le stade plantule, les individus certainement sensibles parce que producteurs de cette substance inductrice, serait déjà un progrès appréciable.

Pour accélérer l'avancement de nos travaux de sélection, peut-être pourrions-nous tirer le meilleur parti de nos moyens en évitant des répétitions. Dans chacun des pays participants à ce Colloque, de très nombreuses inoculations sont pratiquées pour apprécier le niveau de résistance des cacaoyers et dans un

même pays, les mêmes inoculations sont parfois répétées sur les mêmes clones dans des écologies différentes et en faisant appel à chaque fois aux populations parasites locales. L'emploi d'une telle méthode serait justifié si nous possédions le plus petit indice de l'intervention de réactions différentielles entre les races du parasite et les variétés de l'hôte. Encore faudrait-il alors en tenir compte et opérer avec des souches de *P. palmivora* de virulence connue. Mais, d'une part, personne n'a nulle part recueilli la moindre indication en ce sens et, d'autre part rien ne permet de croire qu'un système de résistance verticale pourrait combattre de manière suffisamment durable les attaques du *P. palmivora* contre un arbre d'aussi longue vie que le Cacaoyer. En revanche, si nous sommes bien en présence d'un parasite agressif et d'un hôte résistant horizontalement et si nous voulons accroître une résistance de type polygénique, nous pouvons semble-t-il prévoir, sur la base de tout ce qui est connu actuellement, chez le Cacaoyer et chez toutes les autres plantes cultivées, que le clone le moins atteint par la pourriture brune dans une région se classera également en tête dans les autres régions. Sans aucun doute, les dommages n'atteignent pas la même gravité chez un même clone dans des écologies éloignées, mais l'important pour la sélection est d'établir un classement et de ne retenir que les meilleurs clones. S'il se confirmait qu'une résistance de type horizontal peut être mise en place et s'il se révélait exact qu'elle demeure efficace dans des milieux différents, la souche de *P. palmivora* la plus agressive reconnue en Afrique pourrait être adoptée pour effectuer les essais les plus sévères et ces essais n'auraient plus à être menés qu'en une seule localité. La coopération internationale deviendrait possible et elle accélérerait au profit de tous la création de clones résistants.

Je crois qu'il est capital de savoir le plus rapidement possible si le classement d'une gamme de cacaoyers, allant du plus sensible au plus résistant, établi dans une localité déterminée, est effectivement identique lorsque ces mêmes clones sont testés vis-à-vis des populations parasites locales des autres régions cacaoyères. C'est une opération simple à deux conditions. Il faut constituer et échanger les éléments de cette gamme d'hôtes. Il faut aussi, c'est, je crois ce qui ressort des discussions de cette dernière matinée, mettre au point une méthode standard d'inoculation. Malheureusement, le cadre de ces réunions beaucoup trop courtes et perturbées par les difficultés de transport éprouvées par certains d'entre nous, ne nous permettront pas d'aller jusqu'au bout. Nous devrions inscrire à l'ordre du jour des prochaines réunions inter-africaines l'adoption d'une méthode commune d'inoculation soit de la cabosse soit, mieux encore, des semences ou des plantules afin de mieux confronter les travaux de toutes les équipes de recherche.

Pour conclure, je répéterai que je retire de ces trois jours une impression de confiance, prudente mais optimiste tout de même quant à l'avenir de la culture cacaoyère.

La connaissance pratique de la maladie acquise sur le terrain et au laboratoire confirme la sélection de clones résistants comme la voie de recherche

actuellement la plus sûre. Les connaissances fondamentales nécessaires pour s'engager sans risque d'erreurs dans cette voie sont encore fragmentaires. Leur insuffisance a été maintes fois soulignée ici, mais elles sont assez cohérentes pour qu'un modèle des relations entre le Cacaoyer et le *Phytophthora palmivora* puisse être esquissé et la validité de ce modèle a des chances raisonnables d'être bientôt vérifiée.

Il est par conséquent très probable que nous pourrons prochainement créer des cacaoyers qui auront une bonne tenue face à la pourriture brune, cette bonne tenue sera tout à fait durable et elle se manifestera dans la plupart des écologies. Mais j'insiste, pour aboutir rapidement, il faut très vite mettre au point une méthode précoce de sélection des individus résistants.