



LA ROUILLE COMMUNE DU CAFÉIER (*COFFEA* SP.):  
ÉTUDE DU CHAMPIGNON *HEMILEIA VASTATRIX*  
BERK. ET BR. DANS LES TISSUS FOLIAIRES

RENÉE BENAC

Institut de Biologie Végétale U.E.R. 59, Lab. de Histopathologie Végétale, Université Pierre et Marie Curie, 75230 Paris Cédex 05, France; Services scientifiques centraux de l'O.R.S.T.O.M., 70-74 route d'Aulnay, 93140 Bondy, France

**SUMMARY** — *Common rust of the coffee-shrub (Coffea sp.): study of the fungus « Hemileia vastatrix » Berk. et Br. in leaf-tissues.* — After the germ filaments of uredospores of *Hemileia vastatrix* penetrated by way of stomata, we have studied the development of the intercellular mycelium of this fungus, its localization in the mesophyll, its branches and its walled and dicaryotic structure. We have described the relations between hyphae and leaf-cells of the coffee-shrub such as rounding and close contact between the walls of both organisms which is sometimes maintained over long distances, emission of short and pointed branches which go through the wall and formation of « internal appressorium ». We have studied the first developmental stages of a haustorium, while stressing the modifications suffered by the walls of both organisms and we have observed the differentiation of the protective coverings of the maturing haustorium such as the collar, the encapsulation, the extra-haustorial membrane and the sheath. We have studied the distribution of the haustoria in the mesophyll, their localization in relation to the host cell and their mother cell. We have observed the differentiation of intercellular hyphae into fruiting hyphae producing uredospores and their clustered discharge through stomata.

INTRODUCTION

A partir de feuilles de Cafés malades, récoltés à Ceylan, les mycologues anglais BERKELEY et BROOME identifièrent, en 1868, un Champignon parasite nouveau qu'ils appelèrent *Hemileia vastatrix*; *Hemileia*, en grec demi-lisse, à cause de ses urédospores dont une partie est ornée de protubérances contrairement à l'autre qui en est dépourvue; *vastatrix* à cause des ravages spectaculaires qu'il fit dans cette île.

Dès 1882, les travaux complets de WARD le faisaient classer définitivement dans l'ordre des Urédinales, famille des Pucciniacées, premier exemplaire de la tribu des Hémilésiées (ROGER 1951).

Le parasite est identifié au début du siècle dans les régions de culture de *Coffea arabica* L. aux Indes, en Indonésie, et dans les hauts plateaux de

l'Afrique de l'Est. Il s'étend ensuite, peu à peu, à d'autres contrées, et autour des années 1950, seuls le continent américain, l'Afrique occidentale et la Chine tropicale en sont indemnes. Au cours des deux dernières décennies, la maladie a gagné le reste de l'Afrique et les espèces *Coffea canephora* L. et *Coffea excelsa* L. sont elles aussi infectées; en 1970 le Brésil l'est atteint et par la suite les autres régions de l'Amérique du Sud le sont aussi.

L'*Hemileia vastatrix* Berb. et Br., répandu à l'heure actuelle dans toutes les régions caféicoles du monde, est plus ou moins inféodé aux espèces cultivées du Caféier, suivant les caractères de résistance de celles-ci et les conditions environnantes.

## HISTORIQUE

De nombreuses études sont entreprises, dès la découverte de l'*H. vastatrix* Berb. et Br., à Ceylan, aux Indes, en Indonésie et en Afrique de l'Ouest. Le traité de DELACROIX et MAUBLANC (1911) « Maladies des plantes cultivées dans les pays chauds » fait le point des connaissances acquises sur les symptômes de la maladie, les conditions de son développement, sa répartition, les dégâts causés, les traitements curatifs et les mesures préventives. En ce qui concerne le Champignon lui-même, cet ouvrage précise les étapes de son développement, ses formations, son cycle de reproduction et les conditions de germination de ses spores.

Dans une perspective de lutte contre la maladie, les études épidémiologiques se sont multipliées dans tous les pays où l'*H. vastatrix* s'est répandu. Elles montrent que le développement et la propagation de cette rouille ne sont pas sous la dépendance principale de la pluviométrie et de la température, comme on l'avait d'abord pensé, mais aussi de facteurs autres, tels que l'altitude, la topographie et les techniques culturales qui modifient de façon complexe les éléments climatiques.

Dans une même perspective, les recherches biologiques portent presque exclusivement sur la germination des urédospores, leur propagation, leur dispersion, leur durée de conservation, en fonction de la température, de la lumière, du taux d'humidité etc...

A partir de 1950, s'ouvre un champ nouveau de recherches concernant la résistance et la sélection des Caféiers, dues surtout à D'OLIVEIRA et à ses collaborateurs du centre d'Oeiras au Portugal (GOUJON 1971). En éprouvant le comportement de milliers de races de Caféiers par des souches d'*H. vastatrix* provenant du monde entier — une trentaine de souches du parasite ont été jusqu'ici différenciées (LOPES 1976) — ils déterminent les gènes de résistance de l'hôte et de virulence du parasite.

L'*H. vastatrix* est donc étudié depuis quatre vingt dix ans. Cependant, sur le nombre considérable de travaux qui lui sont consacrés, il est surprenant de n'en trouver qu'un petit nombre concernant la morphologie et la structure de son thalle.

Sans doute, les travaux de WARD (1882), qui le premier entreprit l'étude de ce nouveau parasite, firent-ils juger inutile, pendant longtemps, de reprendre le sujet à cause de leur qualité remarquable. La formation d'urédospores, leurs ma-

turation et germination, les différents stades de l'infection, la présence d'un mycélium intercellulaire et de suçoirs produits à l'intérieur des cellules-hôtes, de même que la formation et l'évolution des urédospores et des téléospores, sont décrits avec précision. Le texte est accompagné de dessins minutieux d'urédospores en germination, de tubes germinatifs entrant par un stomate, de feuilles envahies par le parasite. On y observe aussi un mycélium ramifié dans les espaces intercellulaires, donnant des suçoirs globuleux au col grêle; celui-ci traverse la paroi cellulaire et maintient sa liaison avec la partie distale, ou médiane, d'un article mycélien qui a donné le suçoir. Les dessins de WARD illustrent aussi la morphologie des urédospores sortant par un stomate, ainsi que celle des téléospores. L'auteur indique que le mycélium est cloisonné, surtout dans ses parties terminales et que son cytoplasme contient des vacuoles, des granules dont l'identité n'est pas précisée et des gouttelettes lipidiques.

Dans son traité, MAUBLANC (1911), reprend les descriptions de WARD et y ajoute des observations personnelles concernant la dégénérescence du contenu des cellules hébergeant un suçoir, en particulier celle des plastes.

Cependant, des études ultérieures effectuées par ROGER (1951) en Asie et en Afrique, sur les *C. arabica* et *C. canephora*, montrent que la taille des urédospores, de même que la localisation et l'expansion du mycélium dans les tissus de l'hôte, varient beaucoup en fonction du milieu ambiant et de l'espèce de l'hôte. En ce qui concerne les recherches cytologiques sur l'*H. vastatrix*, il faut citer d'abord celles de CHINNAPPA (1968) effectuées aux Indes; elles sont illustrées par de nombreuses photographies et sont centrées sur les phénomènes nucléaires qui se produisent dans les urédospores et les téléospores.

Mais, les deux gros mémoires que publient ensuite SACCAS (1971) et RAYNER (1972), n'apportent aucun élément nouveau à la connaissance de la biologie du Champignon. D'autre part, les dessins de touffes d'urédospores sortant par un stomate, de feuilles parasitées avec hyphes et suçoirs régulièrement dispersés à l'intérieur, sont plus schématiques et donc moins détaillés que ceux de WARD.

Entre temps, des études sur l'ultrastructure de Champignons parasites, faisant appel aux techniques de la microscopie électronique, se développent à partir de 1960.

CHINNAPPA (1973) aux Indes est le premier à publier des photographies d'urédospores d'*H. vastatrix* vues au microscope électronique à balayage, tandis que en Suisse, HARR et GUGGENHEIM (1978a et 1978b), en étudient, par la même technique, la germination à la surface des feuilles de l'hôte. Mais c'est au Brésil, qui vient d'être atteint en 1970 par l'*H. vastatrix*, que KITAJIMA (1972) le premier, en examine le mycélium au microscope électronique. Ainsi, quelques détails de l'ultrastructure des hyphes intercellulaires et des suçoirs, ou des hyphes qui pénètrent dans les cellules-hôtes, sont mis en évidence. Peu après, en Afrique du Sud, RIJKENBERG et TRUTTER (1973) effectuent une étude ultrastructurale comparée de suçoirs d'Urédinales qui comprend aussi ceux de l'*H. vastatrix*; dans ce dernier cas, les auteurs décrivent l'aspect et l'ultrastructure d'une « cellule mère de suçoir » et d'un suçoir bien développé. Des études ultérieures, concernant uniquement l'*H. vastatrix* sont effectuées par RIJO et SARGENT (1974), qui examinent l'ultrastructure d'un suçoir jeune et celle d'un suçoir complètement formé. De leur côté,

SILVA et NOGUEIRA (1977) décrivent la pénétration des suçoirs de ce Champignon dans les cellules du Caféier, de même que l'ultrastructure de suçoirs jeunes. Cependant, aucune étude détaillée n'a été consacrée au mycélium parasite lui-même, que l'*H. vastatrix* édifie dans les feuilles du Caféier. Il en résulte que le comportement de cette espèce dans l'intérieur des tissus de son hôte, de même que la morphologie et la structure de son thalle ne sont pas bien connus.

Ainsi, seules les anciennes études de WARD (1882) ont eu pour objet les diverses phases du développement du parasite, tandis que celles des autres auteurs concernent surtout les urédospores et leur germination, ou bien la pénétration du Champignon dans les cellules hôtes et la structure de ses suçoirs. Il n'existe donc aucune recherche récente et complète portant sur le développement du parasite dans les tissus de son hôte.

Nous avons donc essayé de combler ces lacunes. Pour cela, nous avons étudié, à l'aide de microphotographies prises au microscope optique, les productions fongiques (hyphes intercellulaires et suçoirs) mises en place dans les divers tissus d'une feuille, utilisant de faibles grossissements ( $\times 220$  à  $\times 880$ ). Ceci nous a permis de saisir, en vue générale, la répartition réelle et la densité de ces productions dans le cas d'une infection bien développée. Des grossissements plus forts ( $\times 2.200$ ) nous ont aidée à préciser des détails de structure de ces productions fongiques, ainsi que les stades préliminaires à la formation des urédospores.

D'autre part, la microscopie électronique nous a permis d'étudier l'ultrastructure des parois et celle des cloisons du Champignon, de même que les formations mises en place lors de la pénétration.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons utilisé des feuilles de *Coffea arabica* L. prélevées sur des plantes très sensibles (clone E), infectées un mois auparavant par la race II de l'*H. vastatrix*. Nous y avons prélevé des fragments sur lesquels commençaient à se former déjà les premiers urédospores, macroscopiquement visibles sous forme de petits points orangés. A leur niveau, le Champignon avait déjà atteint la phase de reproduction. Mais nous avons prélevé aussi des zones environnantes où aucun sore n'était encore reconnaissable, le mycélium y atteignant vraisemblablement la phase d'expansion et de développement végétatif (CAPORALI 1979). Ceci nous a permis d'étudier le Champignon au cours des deux phases essentielles de l'infection (CAPORALI 1979).

Ces fragments ont été fixés, puis inclus dans de la paraffine pour en obtenir des coupes sériées et colorées, destinées à être étudiées au microscope optique, suivant les méthodes classiques décrites par CAPORALI (1964). Nous avons employé, d'une part le fixateur de Nawashin qui procure des images nucléaires très belles, tout en conservant bien les plastes, mais en détruisant le vacuome et le chondriome. D'autre part, nous avons fait usage du fixateur de Regaud qui rend visibles les vacuoles et les chondriosomes, mais qui donne des images nucléaires moins belles, la chromatine en étant dégradée.

Après inclusion dans de la paraffine fondant à 60-62° C, ce matériel a été sectionné en coupes sériées de 7  $\mu\text{m}$  d'épaisseur, qui, après étalage sur lames porte-objet, ont été colorées à l'hématoxyline de Regaud, puis après différenciation à l'alun de fer et d'ammonium à 2%, elles ont subi une coloration supplémentaire au rouge de ruthénium (CAPORALI 1964, 1976a et 1976b).

Pour nos observations effectuées au microscope électronique (M.E. Philips 300 S), le matériel végétal, décrit plus haut, a été fixé par la glutaraldéhyde à 5%, dans du tampon phosphate à pH 7,2-7,4, puis au tétroxyde d'osmium à 2% et enfin contrasté « en bloc » à l'acétate d'uranyle à 2%, suivant la méthode de Carley-Smith décrite par CUREY (1979).

## EXPOSÉ DES RÉSULTATS

### A - Aspect et structure, respectivement de feuilles saines et de feuilles infectées.

#### 1. Aspect extérieur.

L'infection se manifeste par des taches translucides, puis jaunes, qui apparaissent sur la face inférieure de la feuille du Caféier, sur laquelle le Champignon sporule ensuite: ce processus donne naissance aux urédospores jaune-orangé précédemment mentionnés. Les taches se nécrosent plus tard et lorsqu'elles sont nombreuses, elles hâtent l'abscission de la feuille, d'où le nom de « rouille défoliante » souvent donné à la maladie.

#### 2. Structures communes aux feuilles saines et aux feuilles infectées.

Dans l'organisation générale d'une feuille de *Coffea arabica* L., on reconnaît les tissus que voici (Fig. 1 et 1 bis, et 2 et 2 bis):

— épiderme supérieur, *ES*, renforcé d'une cuticule, *c*, dépourvu de stomates, composé de cellules à section ovale ou rectangulaire, souvent isodiamétriques (35 à 40  $\mu\text{m}$ ), de taille assez régulière.

— parenchyme palissadique, *PP*, constituée d'une seule assise de cellules allongées, légèrement piriformes, plus hautes que larges (30-40  $\mu\text{m}$   $\times$  15-20  $\mu\text{m}$ ), aux méats très réduits, riches en chloroplastes, *chl*, aux vacuoles pourvues d'abondants précipités, *pl*, de teinte jaune, vraisemblablement riches en polyphénols.

— parenchyme lacuneux (Fig. 1 et 1 bis, *PL*, Fig. 3 et 3 bis), d'une centaine de  $\mu\text{m}$  d'épaisseur, comportant plusieurs assises de cellules arrondies de taille variable, isodiamétriques (20 à 30  $\mu\text{m}$ ) ou allongées (20-30  $\mu\text{m}$   $\times$  35-60  $\mu\text{m}$ ), séparées par des méats de grande taille (Fig. 1 et 1 bis, et 3 et 3 bis, *me*). Cependant les lacunes sont presque inexistantes chez *Coffea ca-*

*nephora* L. (CHEVAUGEON 1956). CHEVALLIER (1947) précise d'ailleurs que la taille des méats varie suivant l'espèce et, chez une même espèce, suivant le lieu d'origine des plantes.

— épiderme inférieur (Fig. 1 et 1 bis, *EI*) dépourvu de cuticule, composé d'une assise de cellules de faible hauteur (15 à 20  $\mu\text{m}$ ), à section ovale, isodiamétrique, ou très allongées (30 à 50  $\mu\text{m}$ ), avec des stomates, (Fig. 1 et 1 bis, *st*), dont la densité moyenne est de 200 par  $\text{mm}^2$ . La Fig. 1 bis montre aussi une touffe d'urédospores, *sp*, sortant d'un stomate. Chez le Caféier, les stomates sont pourvus de cellules parallèles, réalisant le type structural appelé « paracytique » (Fig. 8).

### 3. Différences de structure entre feuilles saines et feuilles parasitées.

Les modifications histologiques que l'*H. vastatrix* provoque chez les feuilles du *C. arabica* sont très légères. Elles ne concernent que des écarts de cellules, dont la forme et la taille peuvent être altérées, par suite du développement du Champignon.

Par contre, plusieurs altérations se manifestent au niveau cytologique. Voici les principales modifications de structure observées chez les feuilles parasitées:

— les chloroplastes nombreux et de forte taille dans le mésophylle de feuilles saines, sont plus rares et plus petits dans celui des feuilles parasitées (comparer Fig. 2 avec Fig. 2 bis, et Fig. 3 avec Fig. 3 bis).

— les précipités vacuolaires, de teinte jaune vif, de nature vraisemblablement polyphénolique, surtout présents dans le parenchyme palissadique,

Fig. 1 à 3 bis. - Nawashin - hématoxyline - rouge de rubénium.

Fig. 1. — Section transversale d'une feuille saine de *Coffea arabica* L. *ES*, épiderme supérieur, recouvert de cuticule; *PP*, parenchyme palissadique dont les cellules renferment des chloroplastes volumineux, et des précipités intravacuolaires, teintés en jaune, vraisemblablement de nature polyphénolique; *PL*, parenchyme lacuneux, aux cellules séparées par de vastes méats, *me*; *EI*, épiderme inférieur pourvu de stomates, *st*.  $\times 220$ .

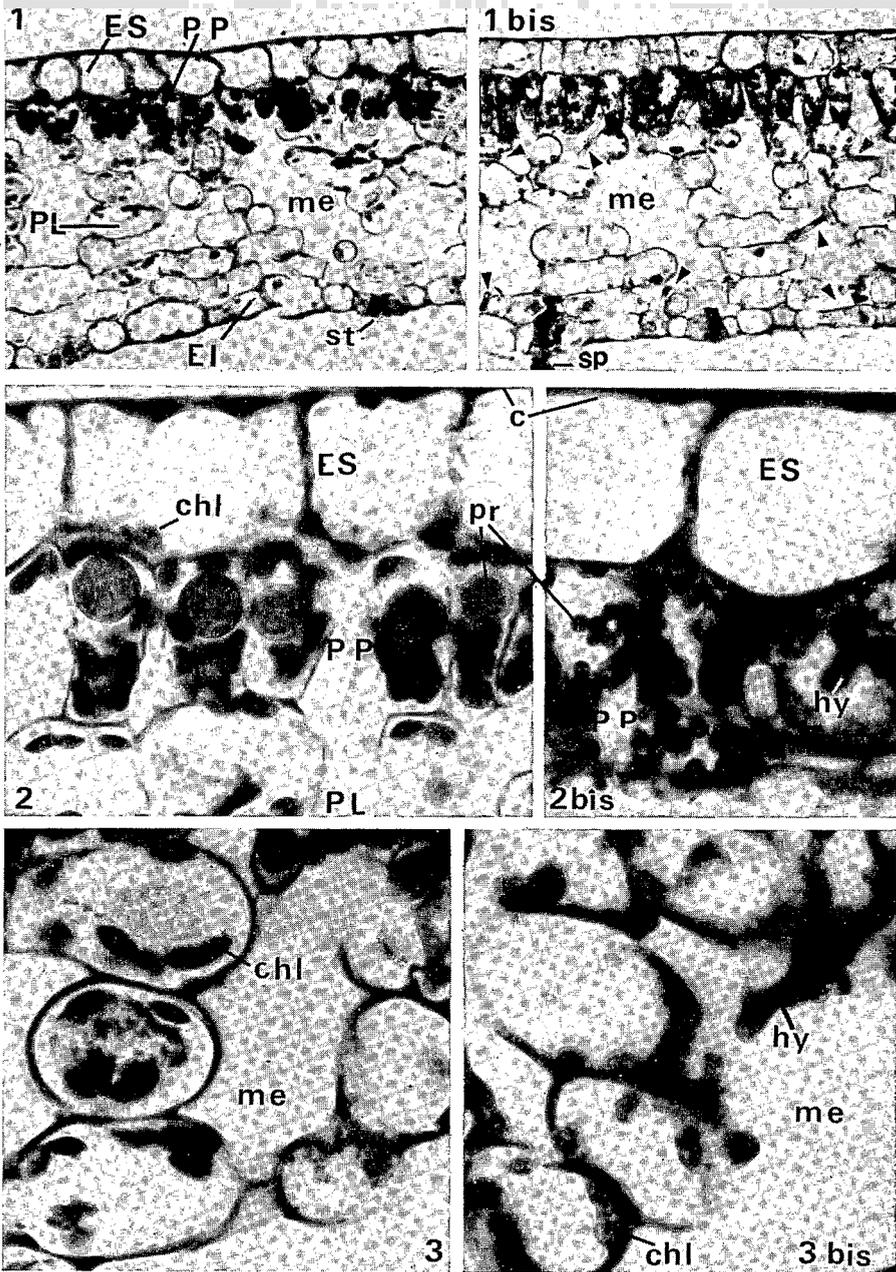
Fig. 1 bis. — Section transversale d'une feuille parasitée. Mêmes légendes que Fig. 1. Mycélium de *Hemileia vastatrix* Berk et Br., (flèches), développé entre les cellules du mésophylle, en particulier dans les méats du parenchyme lacuneux. Des urédospores, *sp*, sortent par un stomate.  $\times 220$ .

Fig. 2. — Détails de structure d'une feuille saine, montrant l'épiderme supérieur, *ES*, le parenchyme palissadique, *PP*, et quelques cellules du parenchyme lacuneux, *PL*. Section transversale; *pr*, précipités vacuolaires de grande taille, *chl*, chloroplastes.  $\times 880$ .

Fig. 2 bis. — Détails de structure d'une feuille infectée montrant l'épiderme supérieur, *ES*, et le parenchyme palissadique, *PP*. Section transversale; *pr*, précipités vacuolaires de petite taille, *hy*, mycélium.  $\times 880$ .

Fig. 3. — Détail d'une feuille saine montrant la structure de cellules du parenchyme lacuneux; chloroplastes abondants, *chl*; *me*, méats.  $\times 880$ .

Fig. 3 bis. — Détail d'une feuille parasitée montrant la structure de cellules du parenchyme lacuneux; chloroplastes rares, *chl*, hyphes intercellulaires, *hy*; *me*, méats.  $\times 880$ .



sont plus abondant dans celui des feuilles infectées que dans celui des feuilles saines, mais, surtout, leur taille est différente: de gros volume dans la feuille saine, en petites gouttelettes sphériques dans la feuille infectée (comparer Fig. 2 avec Fig. 2 bis, *pr*).

## B - *Le Champignon parasite.*

### 1. Phase intercellulaire.

a. *Pénétration et expansion.* - Les tubes germinatifs des urédospores pénètrent toujours par les stomates, présents uniquement sur la face inférieure des feuilles de *Coffea*; ils donnent naissance à un mycélium intercellulaire (Fig. 5 et 6, *hy*), qui s'étend et se ramifie, dans le parenchyme lacuneux d'abord. Mais, une vue d'ensemble des tissus foliaires montre qu'à un stade plus avancé de l'infection, les hyphes d'*H. vastatrix* sont présents au niveau de toutes les assises cellulaires (Fig. 4, *flèches*). Ils sont très abondants sous l'épiderme inférieur (Fig. 4 et Fig. 5, *EI*), très répandus dans le parenchyme lacuneux (Fig. 4, 5 et 6, *PL*), même au voisinage des faisceaux libéro-ligneux (Fig. 4, *F*); ils atteignent aussi le parenchyme palissadique dont ils écartent les cellules (Fig. 6 et Fig. 16, *PP*). Nos observations effectuées au microscope optique nous ont permis de suivre leur parcours à partir des chambres sous-stomatiques, où ils s'installent aussitôt après pénétration (Fig. 8, *hy*), puis entre les cellules du mésophylle (Fig. 5 et 6, *hy*). Parfois, on en trouve aussi dans la lumière des vaisseaux (Fig. 7, *hy*).

b. *Étude des hyphes.* - Nos examens, effectués au microscope optique, permettent d'observer l'allure générale du parasite, qui, comme l'ont décrit DELACROIX et MAUBLANC (1911), se présente sous forme d'un « mycélium

Fig. 4 à 9: Nawashin - hématoxyline - rouge de ruthénium.

Fig. 4. — Section transversale d'une feuille infectée. Hyphes du champignon, (*flèches*), développés au niveau de toutes les assises cellulaires de l'hôte. Suçoirs, *su*, produits dans les cellules des deux épidermes, *ES* et *EI*, et dans celles des deux parenchymes, *PP* et *PL*, même au voisinage de faisceaux libéro-ligneux, *F*.  $\times 220$ .

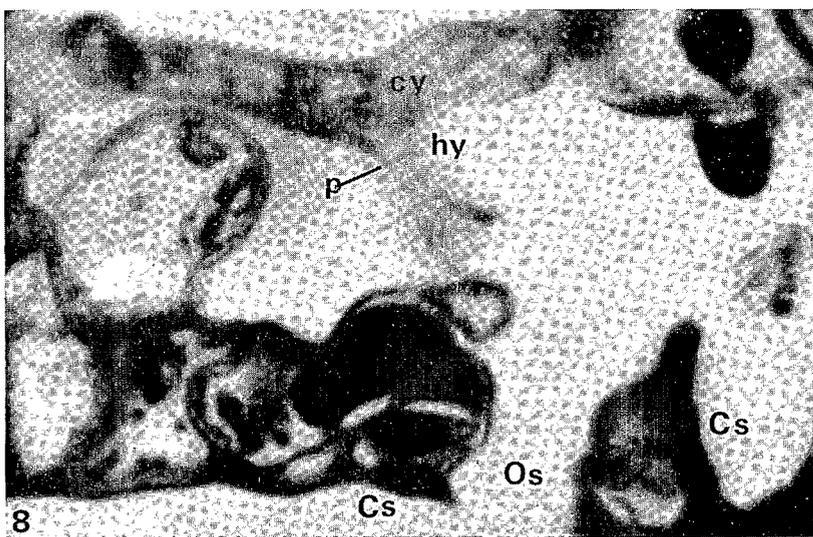
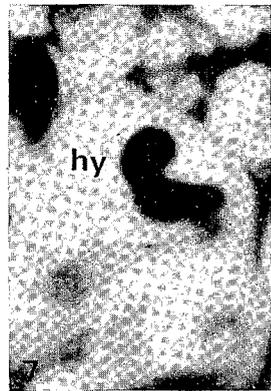
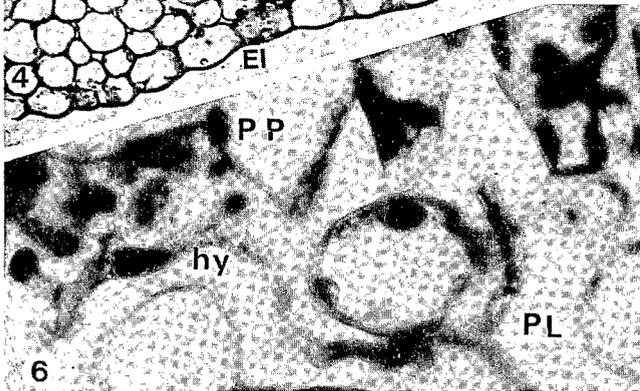
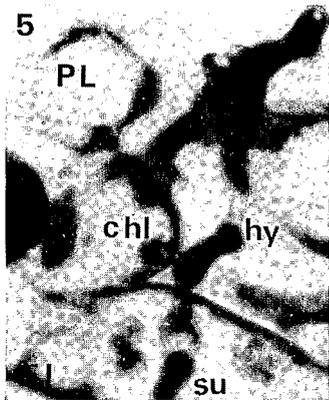
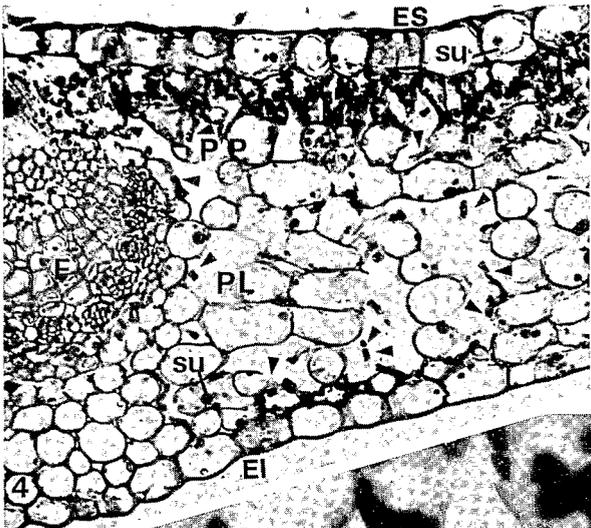
Fig. 5. — Hyphe, *hy* ramifié dans le parenchyme lacuneux, *PL*. Suçoir, *su*, développé dans une cellule de l'épiderme inférieur, *EI*; *chl*, chloroplastes.  $\times 880$ .

Fig. 6. — Hyphe intercellulaire, *hy*, bien développé dans le parenchyme lacuneux, *PL*, dont certaines ramifications s'allongent entre les cellules du parenchyme palissadique, *PP*.  $\times 880$ .

Fig. 7. — Hyphe, *hy*, développé à l'intérieur d'un vaisseau du xylème.  $\times 2.200$ .

Fig. 8. — Hyphe, *hy* ramifié dans une chambre sous-stomatique; *p*, paroi fongique où deux couches de différente réfringence sont reconnaissables (voir texte); cytoplasme dense, *cy*; *Cs*, cellules stomatiques, *Os*, ostiole.  $\times 2.200$ .

Fig. 9. — Article mycélien contenant deux noyaux en voie de division; chromosomes, (*flèches*); *cl*, cloison.  $\times 2.200$ .



grêle formé de filaments hyalins souvent remplis d'un cytoplasme granuleux ». Ces hyphes sont divisés en articles binucléés, séparés par des cloisons (Fig. 9 et Fig. 10, *cl*); deux noyaux, souvent proches l'un de l'autre, réalisent une « structure dicaryotique typique » (Fig. 10, 11 et 12, *n*).

Ce mycélium se ramifie abondamment, les diverses branches formant très souvent entre elles des angles voisins de 90° (Fig. 6).

Au microscope optique, à l'aide de l'objectif à l'immersion, nous avons observé quelques détails de structure. Les hyphes sont bordés d'une paroi qui ne fixe pas l'hématoxyline ni le rouge de ruthénium et qui demeure donc incolore; cependant elle est formée d'une couche extérieure plus réfringente, et de ce fait apparaissant plus sombre, doublée d'une couche interne moins réfringente et donc plus claire (Fig. 8 et Fig. 10, *p*).

Les noyaux sont bien visibles à l'intérieur des hyphes, soit à l'état quiescent, limités alors par la membrane nucléaire (Fig. 10, 11 et 12, *n*), pourvus de nucléole et de réseau de chromatine (Fig. 10, 12, *nu*, *chr*), soit en division (Fig. 12, *nd*). Des chromosomes sont identifiables au cours des mitoses (Fig. 9, flèche).

Observée au microscope électronique, la paroi de chaque hyphe, grossie  $\times 15.000$  et  $\times 90.000$ , offre une épaisseur allant de 1.700 à 1.900 Å; elle est formée de trois zones au lieu des deux vues au grossissement du microscope optique: la plus externe fine et sombre, d'environ 300 Å d'épais-

Fig. 10 à 12: Nawashin - hématoxyline - rouge de ruthénium.  $\times 2.200$ .

Fig. 13 à 15. — Fixation à la glutaraléhyde postossimée - contraste à l'acétate d'uranyle (microscopie électronique).

Fig. 10. — Hyphe sinueux, bordé d'une paroi, *p*, subdivisée en deux couches (voir texte). Article contenant deux noyaux quiescents, *n*, chacun étant pourvu d'un nucléole, *nu*, de réseau de chromatine, *chr*, et de membrane nucléaire, *mn*; *cl*, cloison.

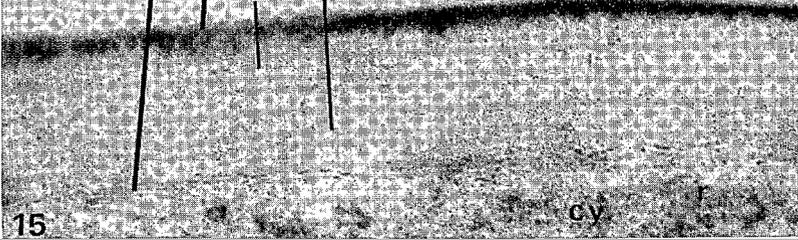
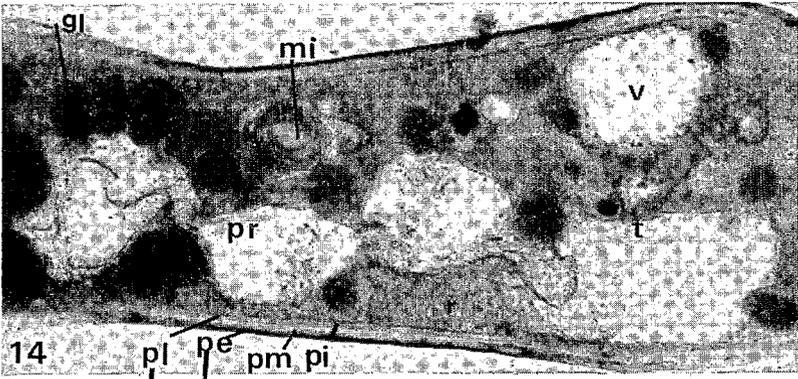
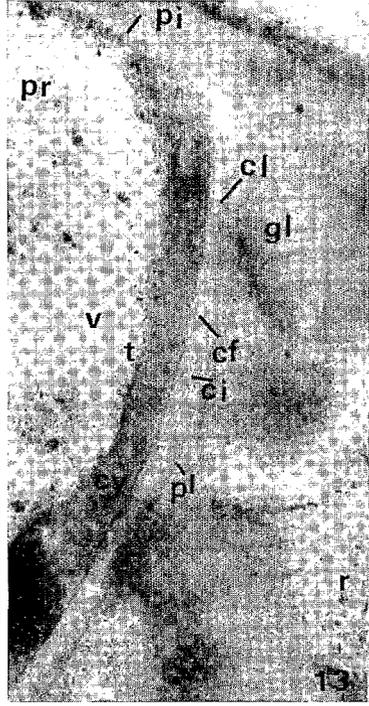
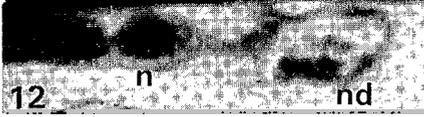
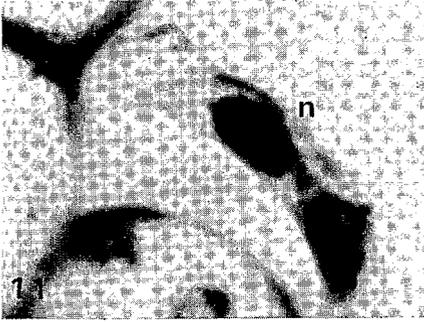
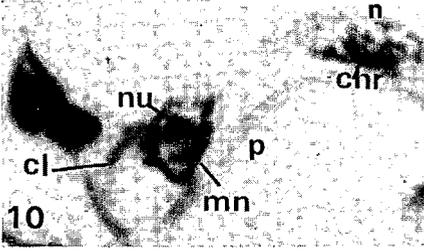
Fig. 11. — Extrémité d'hyphe développé dans un méat du parenchyme lacuneux, contenant deux noyaux, *n*.

Fig. 12. — Article terminal et dilaté d'un hyphe intercellulaire, dans lequel est visible un noyau en cours de division, *nd*; article voisin contenant deux noyaux quiescents, *n*.

Fig. 13. — Ultrastructure d'un hyphe intercellulaire; *cl*, cloison formée d'une couche centrale claire, *ci*, et de deux couches lamellaires externes, *cf*, reliées à la couche interne de la paroi de l'hyphe, *pi*; *pl*, plasmalemme, *t*, tonoplasme, limitant une grande vacuole, *v*, contenant des précipités, *pr*; cytoplasme fongique, *cy*, repoussé contre la cloison; *gl*, globules lipidiques, *r*, ribosomes.  $\times 32.000$ .

Fig. 14. — Hyphe développé dans un méat du parenchyme lacuneux, bordé d'une paroi subdivisée en trois couches distinctes, *pe*, couche externe, *pm*, couche médiane, *pi*, couche interne; *pl*, plasmalemme, *v*, vacuoles de différentes tailles, *mi*, mitochondries, *gl*, globules lipidiques, *pr*, précipités vacuolaires, *t*, tonoplasme, *r*, ribosomes.  $\times 15.000$ .

Fig. 15. — Ultrastructure de la paroi d'un jeune hyphe intercellulaire; trois couches de différente densité aux électrons, respectivement couche sombre et de faible épaisseur (300 Å), *pe*, la plus externe; couche claire, de forte épaisseur (900 à 1.000 Å), *pm*, celle du milieu; couche légèrement plus sombre, épaisse (500 à 600 Å), *pi*, la plus interne; *pl*, plasmalemme ou pellicule ectoplasmique, fournie par deux membranes sombres, séparées par un espace clair; *cy*, cytoplasme riche en ribosomes, *r*.  $\times 90.000$ .



seur (Fig. 14 et 15, *pe*), la zone médiane, plus épaisse, claire et amorphe, de 900 à 1.000 Å (Fig. 14 et 15, *pm*), l'interne de 500 à 600 Å, un peu plus sombre, formée de couches fibrillaires parallèles entre elles (Fig. 14 et 15, *pi*).

La cloison qui sépare deux articles voisins, de 800 Å d'épaisseur environ, est formée de deux couches fibrillaires externes (Fig. 13, *cf*) semblables à la couche interne de la paroi de l'hyphe dont elles sont le prolongement et d'une fine couche claire située entre elles (Fig. 13, *ci*), et épaissie sur les bords.

Le plasmalemme, au grossissement  $\times 90.000$  (Fig. 15, *pl*) apparaît toujours formé par deux feuillettes sombres séparés par un espace clair, l'ensemble mesurant une dizaine d'Å. Au sein du cytoplasme, nous avons reconnu des ribosomes abondants, (Fig. 13, 14 et 15, *r*), du réticulum endoplasmique, des chondriosomes courts (Fig. 14, *mi*) ou allongés, des globules lipidiques (Fig. 13 et 14, *gl*) et des vacuoles bordées par leur tonoplasme (Fig. 14, *v*, *t*).

## 2. Contacts hôte-parasite.

a. *Position des hyphes par rapport aux cellules de l'hôte.* - Aussitôt après pénétration, les hyphes se propagent dans le parenchyme lacuneux, à partir des chambres sous-stomatiques où ils se sont introduits en s'insinuant dans les ostioles. Ils y sont facilement discernables: ils sont souvent accolés à la paroi de cellules hôtes, dont ils épousent le contour (Fig. 16, 17 et 20). Dans plusieurs cas, un hyphe se ramifie en deux branches plus ou moins

Fig. 16 à 21: Nawashin - hématoxyline - rouge de ruthénium.  $\times 2.200$ .

Fig. 16. — Hyphe donnant trois ramifications, *r1*, *r2*, *r3*, développées entre des cellules du parenchyme palissadique, *PP*; *cl*, cloisons édifiées à la base de chaque ramification, les séparant de l'hyphe principal; ramification du milieu, *r2*; pourvue de deux noyaux, *n*; ramification de droite, *r3*, ayant émis un suçoir, *su*, dans une cellule de parenchyme palissadique.

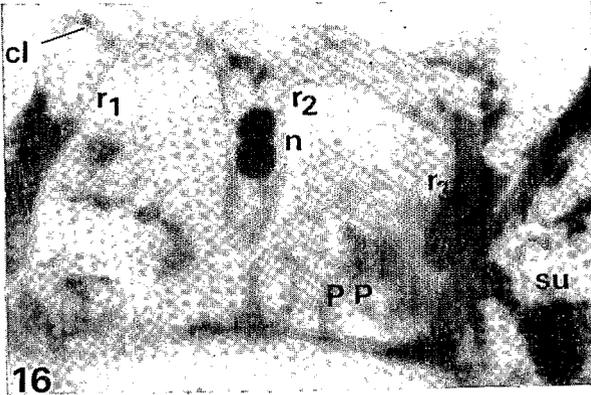
Fig. 17. — Hyphe donnant deux ramifications appliquées contre une cellule de parenchyme lacuneux. Article fongique contenant deux noyaux, *n*, situés côte à côte.

Fig. 18. — Hyphe donnant deux ramifications qui parviennent au contact de cellules du parenchyme lacuneux, dont l'article visible dans la figure est binucléé; *n*, noyaux. Ramification de gauche non dilatée, (flèche); ramification de droite, dilatée au contact de la cellule hôte, donnant une sorte d'« appressorium interne », *a*, pouvant devenir la cellule mère d'un suçoir; *cl*, cloison.

Fig. 19. — Extrémité d'hyphe intercellulaire dilatée au contact d'une cellule du parenchyme palissadique, *PP*, formant une sorte d'« appressorium interne », *a*, dans lequel sont reconnaissables deux noyaux, *n*. Autre extrémité de l'hyphe appuyée contre la paroi de la cellule voisine, légèrement déformée à son contact (flèche); dans la cellule de parenchyme palissadique, précipités globulaires de petite taille, *pr*.

Fig. 20. — Hyphe, *hy*, donnant deux ramifications, *r1* et *r2*, qui s'appliquent contre la paroi d'une cellule du parenchyme lacuneux.

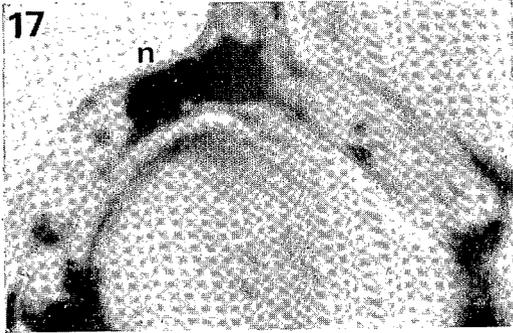
Fig. 21. — Hyphe intercellulaire parvenu au contact d'une cellule du parenchyme lacuneux à l'intérieur de laquelle il a produit un suçoir, *su*, dont le col et la tête sont entourés d'une gaine, *g*. Extrémité de l'hyphe dilatée en « appressorium interne », jouant le rôle de cellule mère du suçoir, *cm*. Article intermédiaire de l'hyphe pourvu de deux noyaux, *n*. Courte ramification, entrée en contact avec la paroi de la cellule hôte, légèrement déformée (flèche).



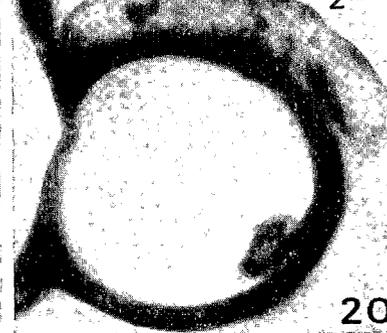
16



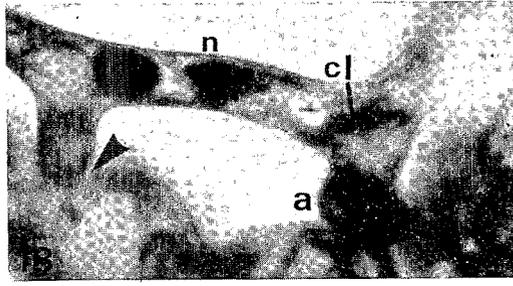
17



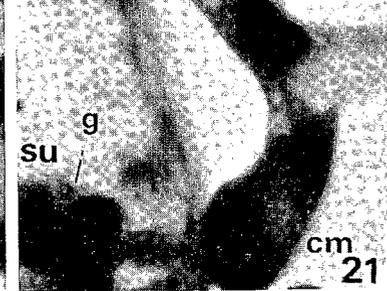
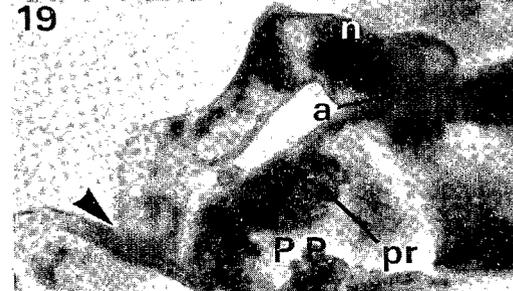
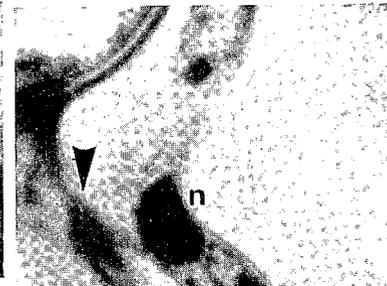
18



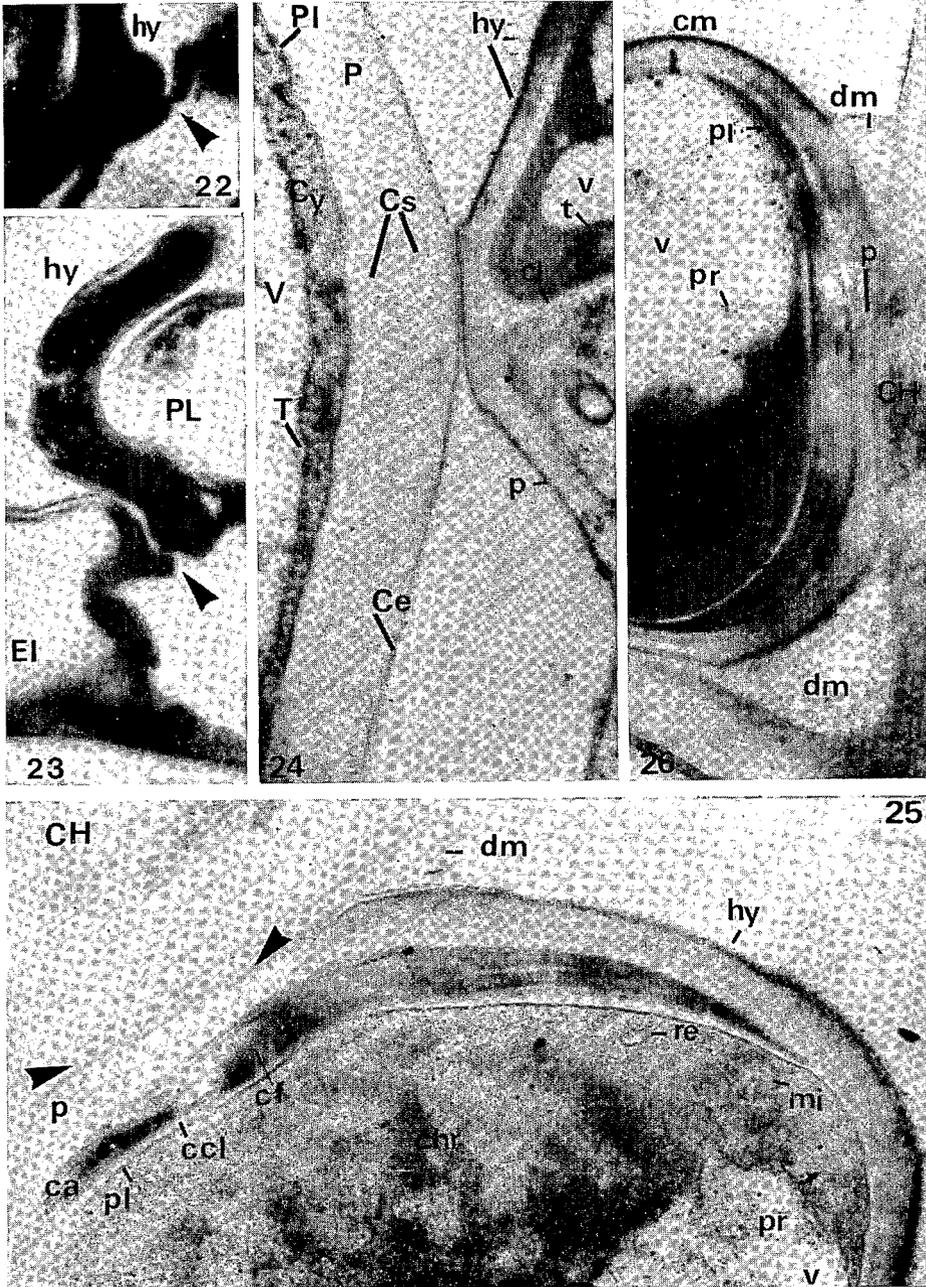
20



19



21



ryotique, correspondant à celui qu' ALLEN (1923, 1925, 1927) a appelé « haustorial mother cell », c'est-à-dire « cellule-mère d'un suçoir ». Plusieurs types de contact hôte-parasite peuvent être réalisés par le même hyphe fongique, même sur une partie restreinte de son parcours (Fig. 18, 19 et 21, *a* et flèches).

*b. Premières modifications de structure observées chez les cellules de l'hôte et celles du Champignon.* - Au niveau des zones de contact entre le champignon et les cellules hôtes, la paroi de celles-ci est fréquemment déformée et même brisée (Fig. 22 et 23, flèches).

Mais, dans certains cas, le contact entre les deux organismes, même lorsqu'il s'est établi sur une zone plus ou moins étendue, ne donne lieu à aucune modification de structure, ni chez l'hôte, ni chez le parasite (Fig. 24).

Cependant, nous avons quelquefois observé un dépôt fait de couches sombres parallèles, bordées d'une mince couche claire (Fig. 25, *ca*, *pl*, *p*). celle-ci étant située entre le plasmalemme et la paroi fongique (Fig. 25, *pl*, *p*). Nous avons observé ce dépôt dans tous les cas où le contact entre les deux organismes a donné lieu à la formation d'un suçoir. Il s'agit donc d'une structure qui caractérise chaque « cellule mère de suçoir ».

On observe parfois, dans les espaces qui séparent l'hyphe de la paroi de cellules foliaires, un dépôt de matériel clair aux électrons (Fig. 25 et 26, *dm*).

*c. Premiers stades de la pénétration du Champignon parasite dans les cellules de la plante hôte.* - Nous avons observé, au microscope optique d'abord, le percement de la paroi de la cellule hôte (Fig. 27), suivi de la pénétration du Champignon dans celle-ci. L'article mycélien, devenu « cellule

Fig. 27 et 28: Nawashin - hématoxyline - rouge de ruthénium.  $\times$  2.200.

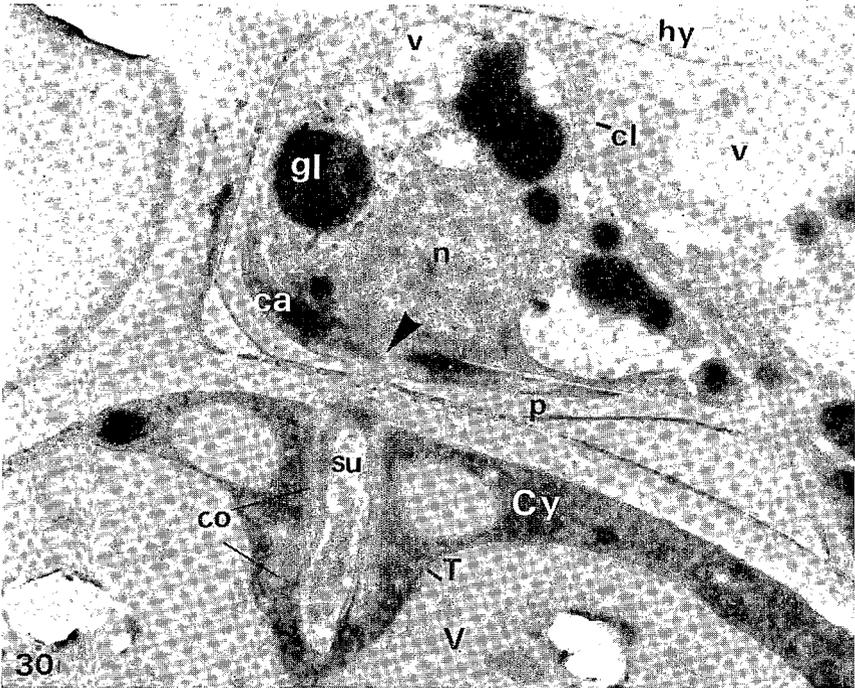
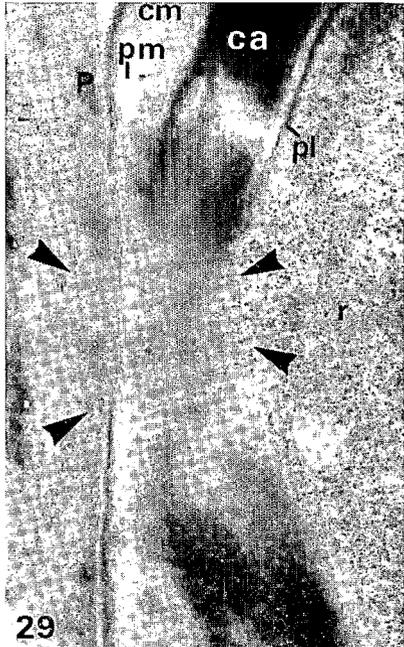
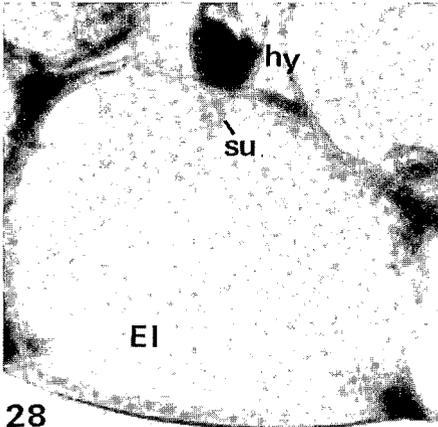
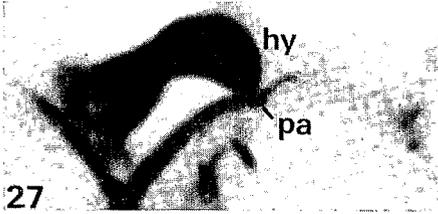
Fig. 29 et 30: Fixation glutaraldéhyde postsmiée - contraste à l'acétate d'uranyle.

Fig. 27. — Début de percement de la paroi d'une cellule du parenchyme lacuneux, sous la poussée de l'extrémité pointue d'un hyphe, *hy*; *pa*, papille.

Fig. 28. — Hyphe intercellulaire, *hy*, au contact d'une cellule de l'épiderme inférieur, *EI*, petit suçoir, *su*, s'accroissant à l'intérieur de la cellule hôte.

Fig. 29. — Détail de la zone de contact entre la paroi d'une cellule hôte, *P*, et celle d'une cellule mère de suçoir, *cm*; aplatissement et considérable amincissement de la couche claire de la paroi de l'hyphe, *pm*, couches d'apposition, *ca*; début de dissolution de *ca* et *pm*, indiquant la formation d'un orifice, (flèches, voir texte); plasmalemme fongique, *pl*, interrompu au niveau de cette zone; cytoplasme fongique riche en ribosomes, *r*. Même modification sur la paroi de la cellule hôte, (flèches), où l'ultrastructure fibrillaire de celle-ci n'est plus reconnaissable au contact de l'orifice qui s'ouvre sur la paroi fongique.  $\times$  42.000.

Fig. 30. — Article terminal d'un hyphe intercellulaire, *hy*, ayant produit un suçoir, *su*, dans une cellule du parenchyme lacuneux, au cytoplasme pourvu de vacuoles, *v*, globules lipidiques, *gl*, limité par une cloison, *cl*; au voisinage du point de pénétration, qui n'est pas dans le plan de la section, noyau, *n*; *p*, paroi fongique, aplatie et très amincie au contact des cellules hôtes; couches d'apposition, *ca*, présentes dans la zone de pénétration, (flèche). Jeune suçoir, *su*, en forme de pointe, entouré d'un collier, *co*, et d'un revêtement de cytoplasme hôte, *Cy*, qui s'enfoncé dans la grande vacuole, *V*, bordée de son tonoplasme, *T*.  $\times$  12.000.



mère d'un suçoir », émet une papille à l'intérieur de la paroi de la cellule hôte au contact de laquelle il est déjà parvenu (Fig. 27, *pa*). Il traverse celle-ci et s'introduit dans la cellule (Fig. 28, *su*).

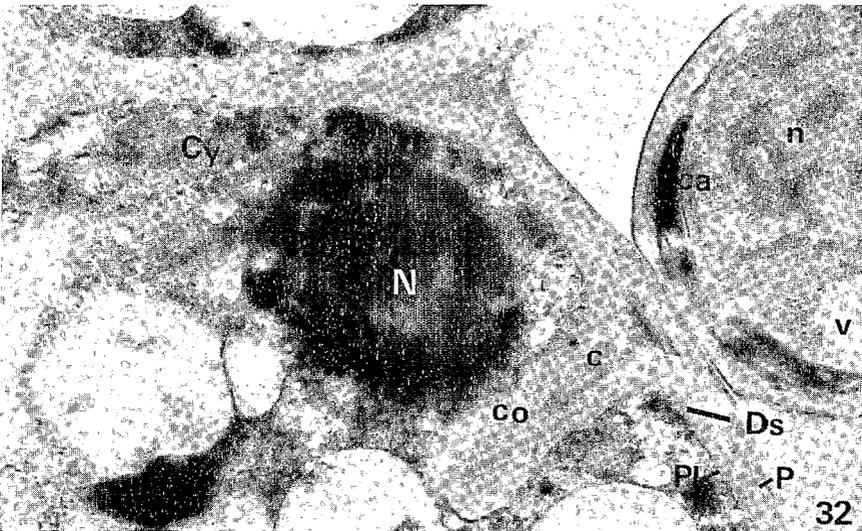
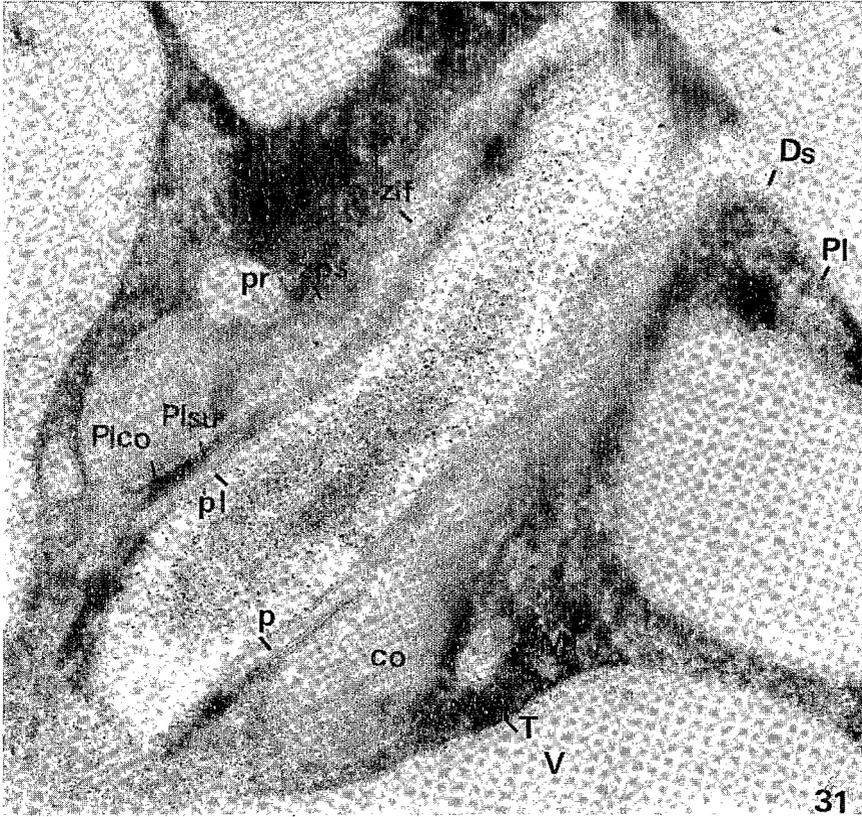
En utilisant la microscopie électronique, nous avons pu saisir un stade précoce de la pénétration. L'hyphe qui est parvenu au contact d'une cellule du parenchyme lacuneux, présente des modifications notables de la structure de sa paroi: la couche moyenne (Fig. 29, *pm*) en est très amincie et aplatie, tandis que les couches d'apposition caractéristiques sont bien développées (Fig. 29, *ca*). Dans la partie centrale de la zone de contact entre les deux organismes, ces deux formations se désorganisent, semblent être dissoutes; en même temps, le plasmalemme fongique n'est plus visible à ce niveau (Fig. 29, flèches): un orifice est en train de se former et sera le point de pénétration de l'hyphe dans la cellule hôte. La paroi de celle-ci subit aussi un début de dissolution et la structure fibrillaire de sa couche interne n'est plus reconnaissable (Fig. 29, flèche). Son épaisseur, néanmoins, n'en est pas modifiée.

Quand le cytoplasme fongique a pénétré dans la cellule hôte, il repousse vers l'intérieur le cytoplasme pariétal de celle-ci (Fig. 30, *su*, *V*, *Cy*, et Fig. 32, *c*) et il s'interpose entre le cytoplasme de l'hôte et le col du suçoir en formation, un matériel nouveau, clair aux électrons, le « collier » (Fig. 30 et Fig. 32, *co*). Ce collier est en continuité avec une couche claire (Fig. 31 et 32, *Ds*) interposée entre la paroi de la cellule-hôte et son plasmalemme (Fig. 32, *P*, *Pl*) et qui provient de l'évolution de la « papilla ».

Il se forme ainsi, autour du point de pénétration, deux formations symétriques, disposées en calotte, l'une dans la cellule hôte, l'autre dans la cellule mère du suçoir: la première, claire aux électrons entre paroi et plasmalemme de la cellule hôte (Fig. 32, *Ds*), la seconde, sombre aux électrons entre paroi et plasmalemme de la cellule mère du suçoir (Fig. 32, *ca*).

Fig. 31. — Détail de la Fig. 30 montrant les structures qui enveloppent le jeune suçoir; *pl*, plasmalemme du suçoir, *p*, paroi propre au suçoir; *co*, collier dont la section montre deux lobes, de part et d'autre, qui coiffent le suçoir et qui sont en continuité avec un épaissement supplémentaire interne de la paroi de l'hôte, *Ds*; *zps*, zone périphérique sombre du collier, *zif*, zone interne claire à ultrastructure fibrillaire; *Pl*, plasmalemme de la cellule-hôte, doublement invaginé, respectivement autour du suçoir, *Plsu*, et autour du collier, *Plco*; *Mi*, mitochondrie de la cellule-hôte, située au contact du plasmalemme qui entoure le collier, *Plco*; petite vacuole avec précipité, *pr*; *V*, grande vacuole bordée du tonoplasme, *T*.  $\times 42.000$ .

Fig. 32. — Col de suçoir, *c*, développé dans une cellule de parenchyme lacuneux au cytoplasme pourvu de ribosomes (mêmes légendes que pour figures précédents); noyau, *N*, au voisinage du suçoir; autour du col du suçoir, collier très épais, *co*, en continuité avec un épaissement supplémentaire interne de la paroi de l'hôte, *Ds*, situé entre la paroi, *P* et le plasmalemme de la cellule hôte, *Pl*, présent seulement dans la zone de contact avec l'hyphe mère. Cellule mère du suçoir avec couches d'apposition, *ca*; *v*, vacuole, *n*, noyau, au voisinage du point de pénétration.  $\times 15.000$ .



Le « cellule mère du suçoir » renferme le plus souvent un noyau (Fig. 30 et Fig. 32, *n*) au voisinage du point de pénétration; son cytoplasme est riche en ribosomes et pourvu de chondriosomes.

Dès les premiers stades de sa formation, ce jeune suçoir est recouvert par la paroi fongique (Fig. 31, *p*) bordée à l'intérieur par le plasmalemme du Champignon (Fig. 31, *pl*) et à l'extérieur par celui de l'hôte (Fig. 31, *Pl*) qui s'est invaginé autour du suçoir. A la base du suçoir se caractérise un « collier » (Fig. 31, *co*) qui forme une sorte de manchon autour du col du suçoir. Le plasmalemme de l'hôte est doublement invaginé, et de ce fait il enveloppe soit le suçoir, soit le collier (Fig. 31, *Plsu*, *Plco*).

Ce dernier est formé d'une zone périphérique sombre peu développée à la base du col et qui s'épanouit autour de celui-ci vers le haut (Fig. 31, *xps*), et d'une zone interne, fibrillaire, claire aux électrons (Fig. 31, *zif*) étant en continuité avec la couche claire interposée entre la paroi et le plasmalemme de la cellule hôte (Fig. 32, *Ds*, *P*, *Pl*). Cette zone claire du collier peut être particulièrement épaisse à la base du col (Fig. 33, *co*); on y distingue plusieurs zones, dont une interne plus sombre, située contre le col lui-même, une zone moyenne claire, à texture vésiculaire, et une externe claire et homogène (Fig. 33, *zs*, *zv*, *ze*), en relation avec la couche claire interposée entre la paroi et le plasmalemme de la cellule hôte (Fig. 33, *Ds*).

### 3. Phase intracellulaire: suçoirs.

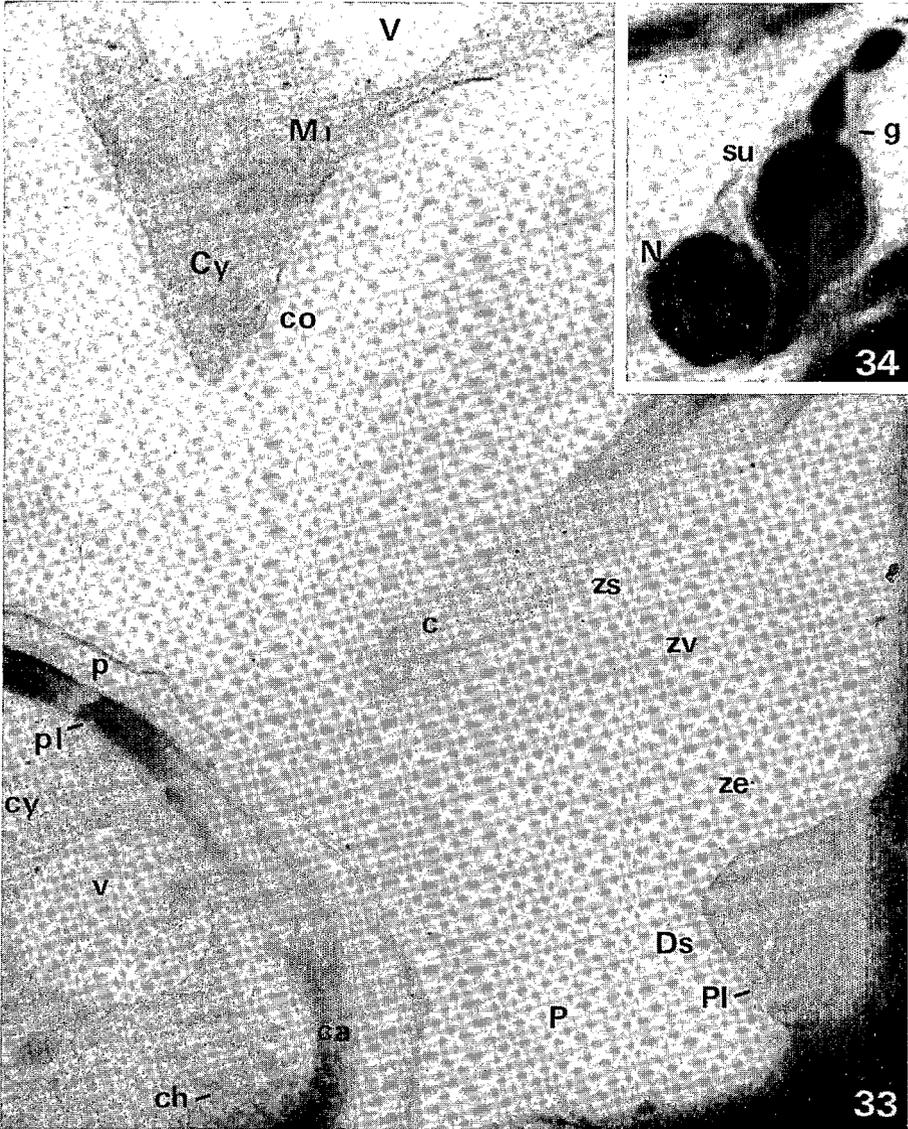
Nous venons d'exposer que la pénétration du Champignon dans les cellules de son hôte donne lieu à la formation de suçoirs, qui constituent la phase intracellulaire du développement du parasite.

a. *Morphologie et structure.* - Au microscope optique, à l'aide du grossissement  $\times 2.200$ , on saisit l'ensemble du suçoir et de la partie de l'hyphe qui lui a donné naissance, la « cellule mère » ou « haustorial mother cell » (Fig. 35 à 37, 39 et 40, *su*, *cm*).

Un suçoir au terme de son développement est constitué d'une masse glo-

Fig. 33. — Base du col d'un jeune suçoir, *c*, entouré d'un revêtement épais, formé de trois zones, la plus interne sombre, *zs*, une autre vésiculaire, *zv*, la plus externe claire et amorphe, *ze*, en continuité avec un dépôt clair, *Ds*, situé entre la paroi de la cellule hôte, *P*, et son plasmalemme, *Pl*, qui est invaginé tout autour du collier. *V*, vacuole, *Mi*, mitochondrie, *Cy*, cytoplasme riche en ribosomes. Couches d'apposition, *ca*, au niveau de la zone de pénétration situées entre le plasmalemme de la cellule mère du suçoir, *pl*, et sa paroi, *p*, dont les trois zones décrites Fig. 15 sont très nettement visibles; *cy*, cytoplasme riche en ribosomes; *v*, vacuole aux précipités abondants; *cb*, chondriosome. Fixation à la glutaraldéhyde postostomiée - contraste à l'acétate d'uranyle.  $\times 19.000$ .

Fig. 34. — Gros suçoir lobé, *su*, entouré d'une gaine épaisse, *g*, développé dans une cellule de parenchyme inférieure tout près du noyau, *N*, de cette dernière. Nawashin - hématoxyline - rouge de ruthénium.  $\times 2.200$ .



buleuse, la tête (« body » des auteurs anglophones) rattachée à une partie grêle, le col, (« neck ») qui rejoint la cellule-mère (Fig. 35 à 37, 39 et 40, *t*, *c*). Le col fait suite au point de pénétration du Champignon qui a traversé la paroi cellulaire de l'hôte (Fig. 37 et 39 flèche). La tête du suçoir est le plus souvent d'une taille voisine ou légèrement inférieure à celle du noyau de la cellule hôte (Fig. 36 et Fig. 34, *su*, *N*).

Le col du suçoir est souvent entouré d'un collier plus ou moins épais coloré en rose par le rouge de ruthénium (Fig. 37, 39, 40, *co*). Autour de la tête se développe souvent une « gaine » d'épaisseur variable, colorée elle aussi en rose par le rouge de ruthénium (Fig. 39 et 40, *g*) et qui, vue en microscopie optique, semble prolonger le collier.

Le hasard des plans de coupe révèle des formes de suçoirs plus ou moins lobés, parfois à trois lobes (Fig. 42), ou en forme d'haltères (Fig. 43), ou en éventail; dans la plupart des cas, ils ont des formes simples, arrondies ou ovoïdes (Fig. 36, 37, 39, 41). Leur structure, visible en microscopie optique, est très semblable à celle des hyphes intercellulaires: paroi fongique formée de deux zones de différente réfringence (Fig. 38 et Fig. 41, *p*), noyaux, quiescent ou en division (Fig. 38, *n*, *nd*).

En microscopie électronique, le suçoir apparaît entouré d'une membrane double crénelée, à cause de ses nombreuses invaginations, qui est la « membrane extrahaustoriale » (Fig. 44, *me*); elle est en continuité avec le plasmalemme de la cellule hôte. Cette membrane recouvre directement l'« encapsulation », revêtement mince de 50 à 80 Å d'épaisseur, formé de matériel clair aux électrons (Fig. 44, *en*). L'« encapsulation » appelée aussi « matrix

Fig. 35 à 40: Nawashin - hématoxyline - rouge de ruthénium. Fig. 35,  $\times 880$ ; Fig. 36 à 40,  $\times 2.200$ .

Fig. 35. — Hyphe intercellulaire, *hy*, subdivisé en articles, développé entre deux cellules de parenchyme palissadique, *PP*; jeune suçoir, *su*, avec une tête en massue, dans une cellule de l'épiderme supérieur, *ES*.

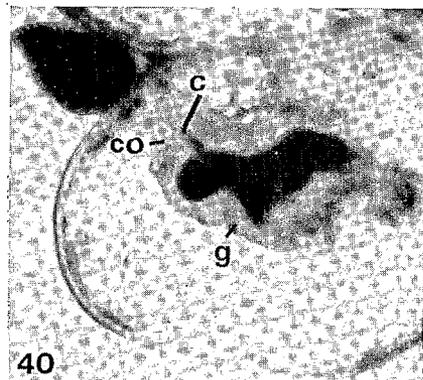
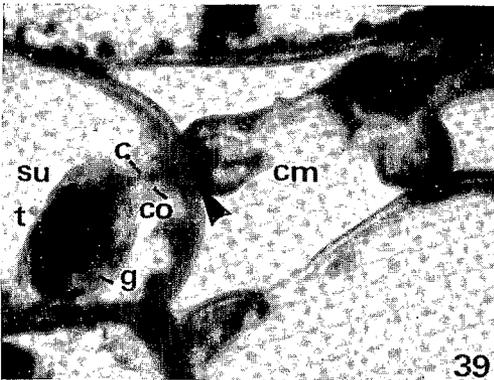
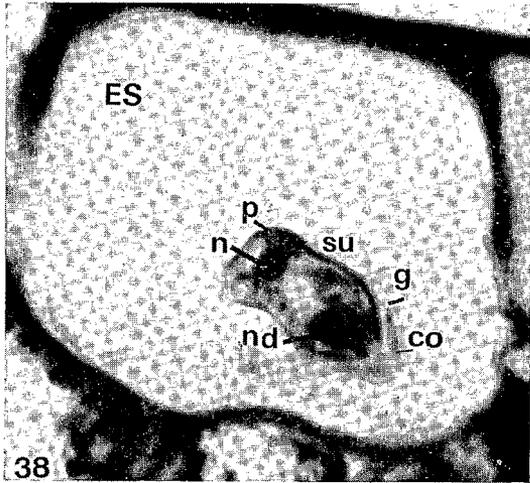
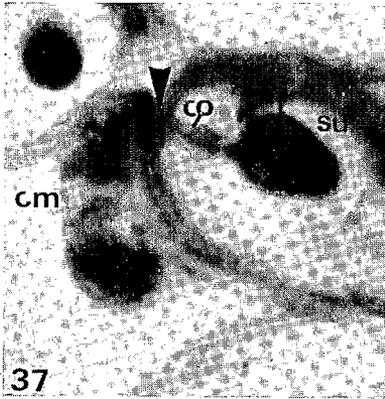
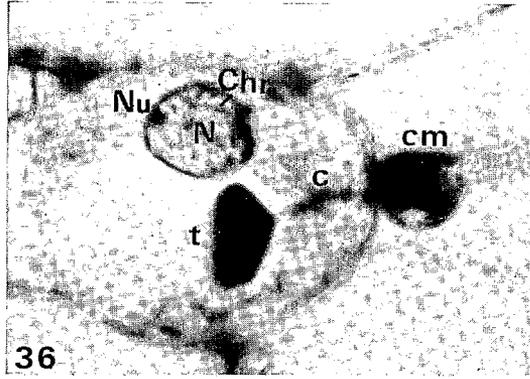
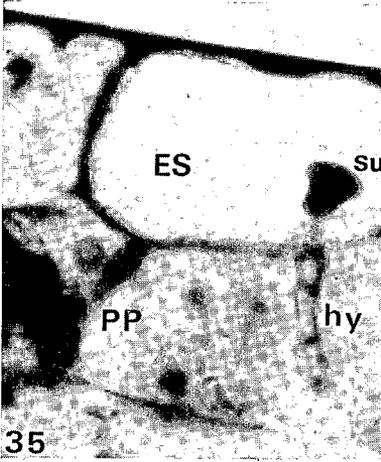
Fig. 36. — Cellule mère de suçoir, *cm*, ayant développé un suçoir dans une cellule du parenchyme lacuneux; *t*, tête du suçoir, dépourvu de revêtement; *c*, col entouré d'un collier assez mince, proche de la tête du suçoir; noyau, *N*, de la cellule hôte, avec nucléole, *Nu*, et chromatine, *Cbr*.

Fig. 37. — Suçoir, *su*, émis latéralement par un hyphe intercellulaire, *cm*, dans une cellule du parenchyme lacuneux, point de pénétration (flèche); col du suçoir revêtu par un collier, *co*, coloré en rose par le rouge de ruthénium; *t*, tête du suçoir, dépourvue de revêtement.

Fig. 38. — Suçoir légèrement lobé, *su*, dans une cellule d'épiderme supérieur, *ES*; *p*, paroi fongique, *n*, noyau quiescent, *nd*, noyau en division; à la base de la tête du suçoir (la coupe ne passant pas par le col, celui-ci est invisible), trace de collier, *co*, se prolongeant en une gaine, *g*, qui coiffe la base de la tête.

Fig. 39. — Hyphe intercellulaire ramifié dont l'extrémité, cellule mère, *cm*, a émis un suçoir, *su*, dans une cellule du parenchyme lacuneux; point de pénétration (flèche), *c*, col du suçoir entouré d'un collier, *co*; *t*, tête entourée d'une gaine, *g*.

Fig. 40. — Autre suçoir, lobé, développé dans une cellule du parenchyme lacuneux, entouré d'une gaine épaisse, *g*; *c*, col avec collier, *co*.



extrahaustorial » entoure complètement la tête du suçoir, extérieurement à la paroi fongique ou paroi propre au suçoir (Fig. 44, *p*), contre laquelle s'applique le plasmalemme de ce dernier (Fig. 44, *pl*) et dans laquelle on peut distinguer deux zones sombres (Fig. 44, *p1* et *p2*).

Le cytoplasme du suçoir apparaît riche en ribosomes et en réticulum endoplasmique (Fig. 44, *r*, *re*); on y distingue des globules lipidiques, des mitochondries (Fig. 44, *gl*, *mi*), une vacuole limitée par son tonoplasme et pourvue de précipités (Fig. 44, *v*, *t*, *pr*). Le noyau est de grande taille; il est entouré d'une membrane nucléaire double, et renferme un réseau de chromatine toujours dense aux électrons (Fig. 44, *n*, *mn*, *chr*).

b. *Localisation des suçoirs*. 1. *Dans les tissus*. - Nous avons déjà indiqué que les hyphes de l'*H. vastatrix* sont répandus dans toutes les parties du mésophylle. Par conséquent, on y trouve aussi des suçoirs (Fig. 4, *su*). Ces derniers sont d'abord nombreux au voisinage des stomates, même dans les cellules stomatiques elles-mêmes, aussi bien que dans les autres cellules de l'épiderme inférieur (Fig. 5, *su*), et dans celles du parenchyme sous-jacent (Fig. 8). Mais les suçoirs sont produits aussi loin des stomates, en grand nombre dans le parenchyme lacuneux (Fig. 36, 37, 39 et 40), et aussi dans le parenchyme palissadique (Fig. 16 et 43). Ils sont moins nombreux dans les cellules de l'épiderme supérieur (Fig. 35 et 38). Nous en avons observé même, exceptionnellement, dans des éléments du tissu vasculaire.

2. *Par rapport à la cellule mère*. - Le suçoir se trouve très souvent placé en prolongement de l'extrémité de l'hyphe intercellulaire qui lui a donné naissance (Fig. 5, 32, 35, 36, 39 et 40) ou forme avec l'axe longitudinal de celui-ci un angle de 90° (Fig. 21, 30 et 37). Les deux dispositions sont aussi fréquentes l'une que l'autre.

Fig. 41 à 43: Nawashin - hématoxyline - rouge de ruthénium.  $\times 2.200$ .

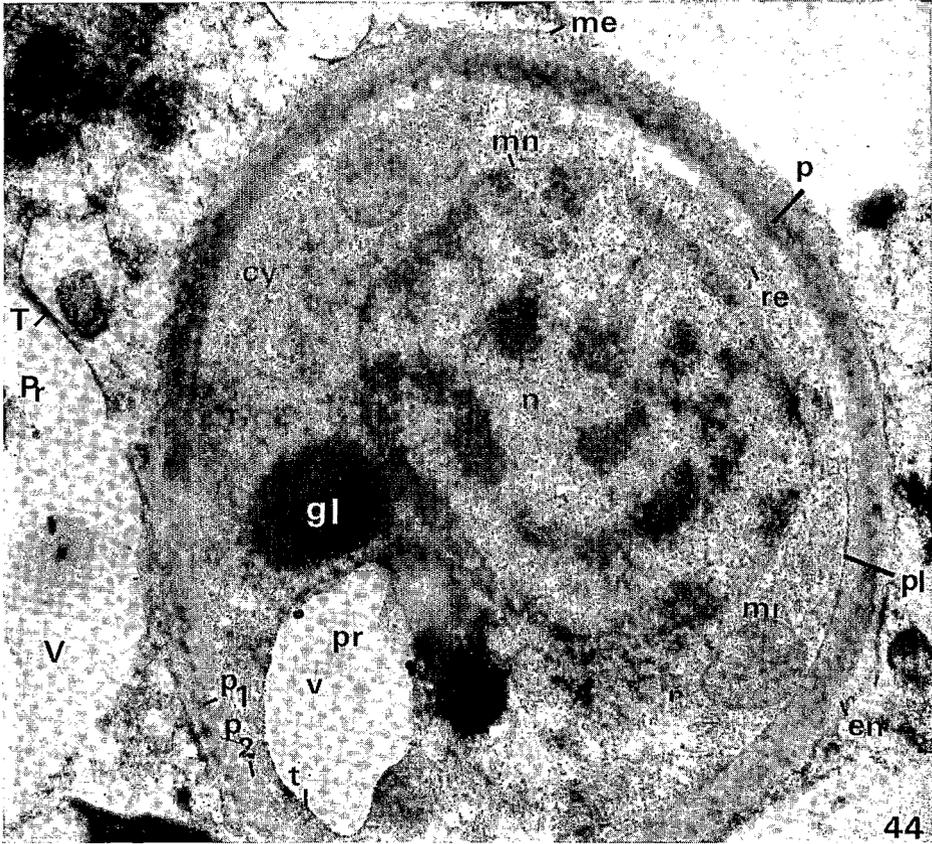
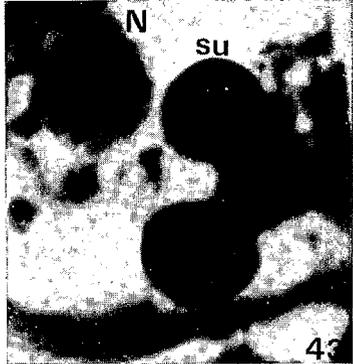
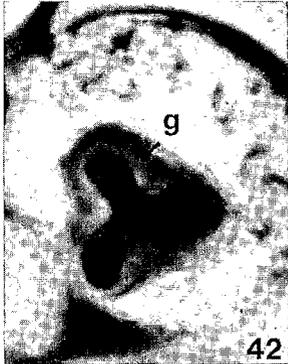
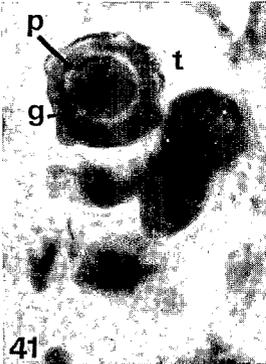
Fig. 41. — Tête de suçoir, *t*, arrondie dans une cellule du parenchyme lacuneux, entourée d'une gaine, *g*, épaisse et à bord crénelé; *p*, paroi fongique.

Fig. 42. — Suçoir trilobé développé dans une cellule du parenchyme lacuneux, entouré d'une gaine épaisse, *g*.

Fig. 43. — Suçoir, *su*, développé en forme d'haltères dans une cellule du parenchyme palissadique, dépourvu de gaine, se situant à côté du noyau, *N*, de la cellule hôte.

Fig. 44. — Tête arrondie d'un suçoir développé dans une cellule du parenchyme lacuneux; *me*, « membrane extrahaustoriale » double, invaginée autour du suçoir; *en*, « encapsulation », formée de matériel clair aux électrons; *p*, paroi fongique propre au suçoir, dense aux électrons, où on peut distinguer deux zones, *p1* et *p2*; *pl*, plasmalemme du Champignon; *cy*, cytoplasme fongique parsemé de ribosomes, *r*; *re*, réticulum endoplasmique; *mi*, mitochondrie; *gl*, globules lipidiques, *v*, vacuole bordée par le tonoplasme, *t*, et contenant quelques précipités, *pr*; *n*, noyau du suçoir, bordé d'une membrane nucléaire double, *mn*, et contenant un réseau de chromatine dense, *chr*. *V*, vacuole de la cellule hôte, dont certaines contiennent des précipités denses, *Pr*; *T*, topoplasme.

Fixation à la glutaraldéhyde postosmiée - contraste à l'acétate d'uranyle.  $\times 25.000$ .



3. *Dans la cellule hôte.* - Comme nous l'avons déjà indiqué, il y a parfois concentration de cytoplasme de la cellule hôte près du point de pénétration du suçoir. Souvent, le noyau de la cellule hôte lui-même s'en trouve tout proche (Fig. 32). Il est fréquent de voir suçoir et noyau de l'hôte, situés côte à côte (Fig. 34, 36, 43, 45 et 46).

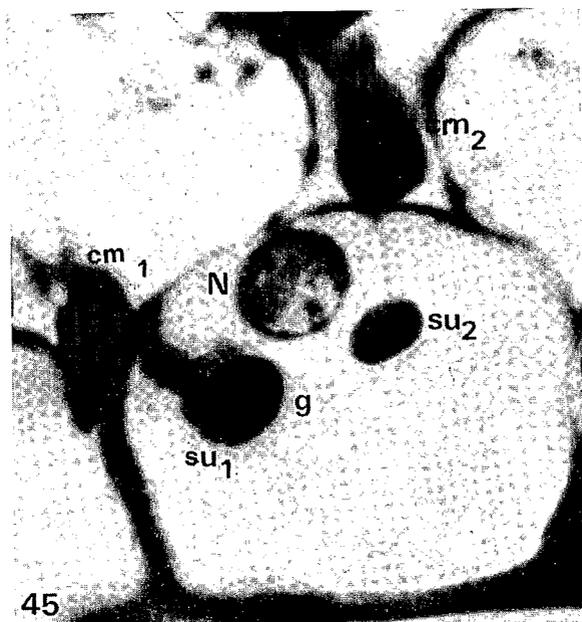
Nous n'avons jamais observé d'augmentation de taille du noyau dans les cellules qui hébergent des suçoirs.

Il est admis que l'*H. vastatrix* ne forme qu'un suçoir par cellule (ROGER 1951; SACCAS 1971). Ceci correspond effectivement à ce que nous avons observé le plus souvent. Cependant il n'est pas rare d'en trouver deux (Fig. 45). Exceptionnellement, nous avons compté quatre suçoirs dans une même cellule hôte (Fig. 46).

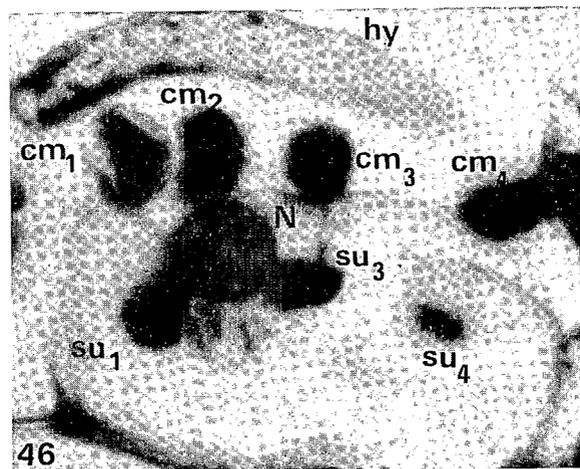
4. *Formation des urédospores.* - A un stade avancé de l'infection (un mois après l'inoculation), des hyphes intercellulaires, de diamètre constant et au contenu hyalin, tels que nous les avons observés dans les deux parenchymes, s'approchent de stomates; ils s'épaississent jusqu'à ce que leur diamètre atteigne presque une dizaine de  $\mu\text{m}$  d'épaisseur. En même temps, leur cytoplasme devient plus dense, plus riche en vacuoles très petites, tandis que leurs noyaux entrent en division. Les hyphes élargis finissent par remplir la chambre sous stomatique des stomates (Fig. 50). Ces hyphes donnent naissance à des éléments minces et allongés, eux aussi pourvus de cytoplasme dense, qui forcent l'ostiole pour produire à l'intérieur de celle-ci les pédoncules ou stérigmates des futures spores. Ces derniers sortent en touffes (Fig. 48, 49 et 50), chacun s'élargissant à son extrémité pour produire une urédospore (Fig. 47, *by, sp*). L'ensemble des filaments sortant d'un stomate et portant des urédospores à leur extrémité, constitue une sore. Les urédospores mûres se détachent de leurs stérigmates par gélification de la cloison (ROGER 1951); ce processus leur permet de se séparer des stérigmates. Elles sont alors disséminées et peuvent germer plus tard, donnant naissance à de nouvelles infections.

Chaque urédospore, de forme ovoïde ou arrondie est constituée d'une seule cellule contenant un cytoplasme dense et deux noyaux (Fig. 51, *n*). Cependant, dans certaines coupes, nous en avons observé un seul. La paroi est tantôt lisse (Fig. 51c et 51d, *ps*), tantôt épaissie et ornée sur une moitié de la surface sporale (Fig. 51a et 51b, *po*).

Cependant, les spores se trouvant encore à l'intérieur de la touffe, sont comprimées les unes contre les autres, de telle façon qu'elles gardent quelques temps une forme plus ou moins anguleuse; elles s'arrondissent plus tard, lorsqu'elles se libèrent.



45



46

Fig. 45 et 46: Nawashin - hématoxyline - rouge de ruthénium.  $\times 2.200$ .

Fig. 45. — Deux suçoirs, *su1*, et *su2*, développés dans une cellule de l'épiderme inférieur, se situant de part et d'autre du noyau, *N*; col et tête du suçoir de gauche, *su1*, recouverte d'une gaine, *g*; *cm1* et *cm2*, cellules mères.

Fig. 46. — Hyphe intercellulaire, *hy*, situé près de trois cellules mères de suçoirs, *cm1*, *cm2*, *cm3*, développées côte à côte sur la paroi d'une cellule de l'épiderme inférieur; *cm4*, quatrième cellule mère, développé plus loin. Deux suçoirs, *su1* et *su3*, issus des cellules, *cm1* et *cm3*, sont placés de part et d'autre du noyau, *N*, de la cellule hôte, au contact de celui-ci, vraisemblablement, recouvre le suçoir issu de la cellule *cm2*. A droite, trace d'un quatrième suçoir, *su4*, probablement issu de la cellule mère *cm4*.

## DISCUSSION

Nous avons tout d'abord comparé la structure d'une feuille saine et celle d'une feuille infectée. Dans ce matériel végétal très sensible à l'*H. vastatrix*, où l'infection est bien développée, nous n'avons pas observé d'altération histologique, ni hyperplasie, ni hypertrophie.

Des cas de tuméfaction du limbe dus uniquement à l'hypertrophie des cellules du parenchyme lacuneux, comportant la croissance des noyaux sans aucune hyperplasie, ont pourtant été observés lors de réactions d'« hypersensibilité », mais chez des clones résistants du *Coffea arabica* L. (RIJO 1972). De même, c'est dans le cas de clones peu sensibles à *H. vastatrix* qu'on a pu observer des tuméfactions au niveau de nervures de 3ème ordre, parfois accompagnées par la production d'un sore (RENAUD, résultats non publiés).

L'*H. vastatrix* se comporte comme un parasite parfaitement adapté à son hôte, puisque dans le cas de couple très « compatible » comme celui que nous avons étudié, les productions fongiques se développent en harmonie avec les tissus foliaires.

Au niveau cellulaire par contre, outre la diminution du nombre des chloroplastes et l'altération de leur contenu, très couramment constatées lors d'infections parasitaires et bien étudiées dans le cas du *Coffea arabica* et de l'*H. vastatrix* par MAUBLANC avant 1911, nous avons observé constamment l'altération des précipités vacuolaires, présents surtout dans le parenchyme palissadique. Ces précipités, en grosses gouttes dans les feuilles saines, sont très fragmentés en nombreuses et petites gouttelettes dans les feuilles infectées. Cette observation n'a pas été rapportée par d'autres auteurs.

En ce qui concerne l'implantation du Champignon dans les tissus foliaires, nous avons montré que le mycélium se développait dans les méats de parenchyme lacuneux suivant un trajet sinueux, sans aucune symétrie, en dis-

Fig. 47 à 49, Fig. 51: Nawashin - hématoxyline - rouge de ruthénium.

Fig. 50: Regaud - hématoxyline - rouge de ruthénium.

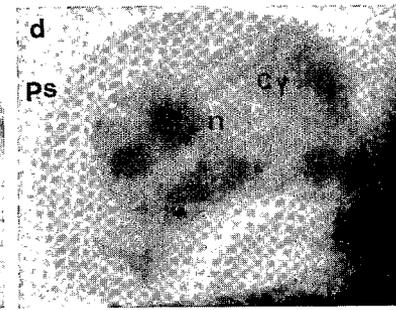
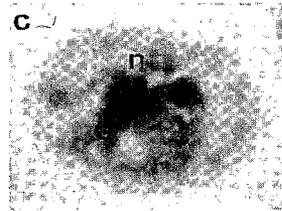
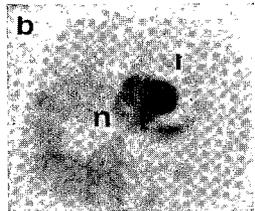
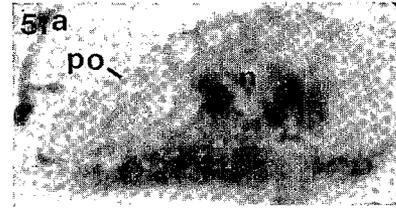
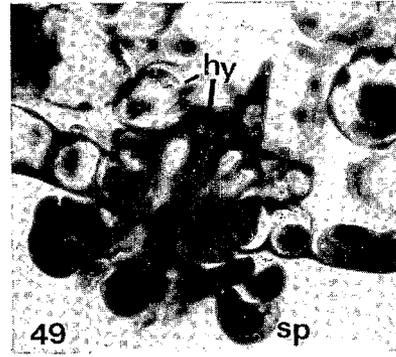
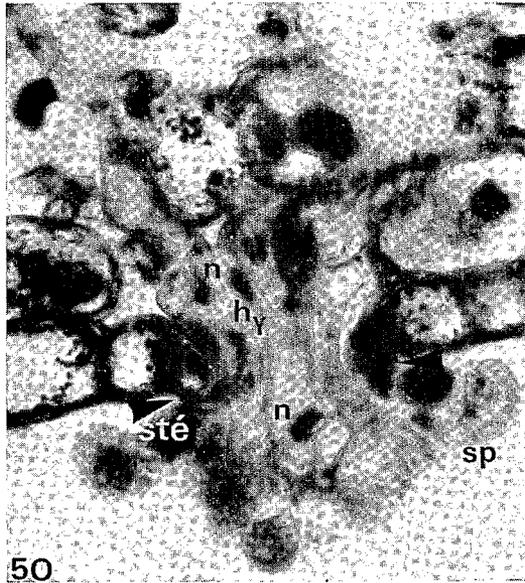
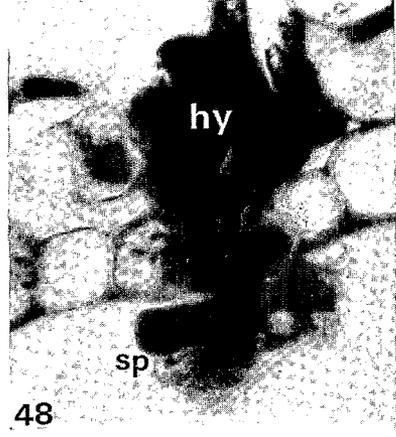
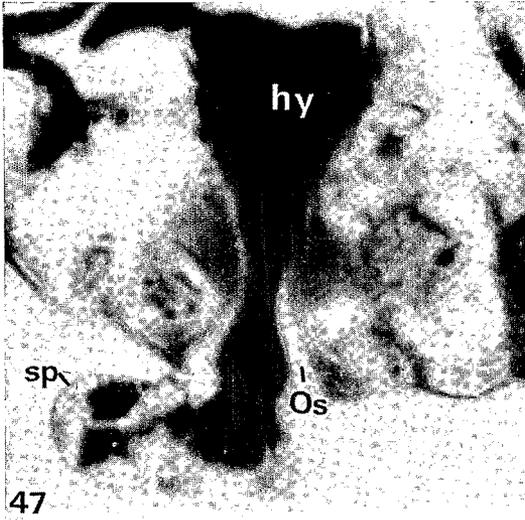
Fig. 47. — Hyphe fructifère, *hy*, sortant par l'ostiole, *Os*, d'un stomate, produisant une urédospore binucléée, *sp.* × 2.200.

Fig. 48. — Touffe d'hyphes fructifères, *hy*, sortant par un stomate, dont les extrémités renflées évoluent en urédospores, *sp.* × 880.

Fig. 49. — Touffe d'urédospores, *sp.*, produites à l'extérieur d'un stomate, à partir d'hyphes fructifères, *hy.* × 550.

Fig. 50. — Bouquet d'urédospores, *sp.*, sortant d'un stomate (flèche), issus d'hyphes renflés, *hy*, binucléés, remplissant la chambre sous-stomatique; *n*, noyau, *sté*, stérigmates portant les urédospores. × 880.

Fig. 51. — Sections d'urédospores détachées de leur support, coupées soit dans le sens de la longueur, de forme ovoïde ou allongée — *a* et *d* —, soit transversalement, de forme arrondie — *b* et *c* —, un ou deux noyaux, *n*, sont visibles à l'intérieur de chacune d'elles; *ps*, paroi lisse, *po*, paroi épaissie et ornée; *cy* cytoplasme dense. × 2.200.



tribuant « comme au hasard » de suçoirs dans des cellules, contrairement aux dessins classiques reproduits dans les articles généraux sur la rouille du Caféier.

Nous n'avons jamais observé dans les méats du parenchyme lacuneux de pelotons serrés d'hyphes, comme l'ont signalé MAUBLANC (1911) et VIENNOT-BOURGIN (1949), sauf dans le cas bien particulier de différenciation d'urédospores où des hyphes très renflés se rassemblent et remplissent les chambres sous-stomatiques.

Nous avons montré que le mycélium colonise aussi le parenchyme palissadique, écartant les unes des autres les cellules étroitement juxtaposées qui le constituent, émettant des suçoirs jusque dans l'épiderme supérieur. Il s'agit en effet d'un clone de *Coffea arabica* très sensible à l'*H. vastatrix* et beaucoup d'auteurs ont constaté que l'expansion du parasite dans l'épaisseur des tissus foliaires est nettement en rapport avec le degré de sensibilité de l'hôte. Chez des espèces de *Coffea arabica* et *Coffea robusta* peu sensibles à l'*H. vastatrix*, le mycélium se limite à quelques assises du parenchyme lacuneux, tandis que le parenchyme palissadique est atteint chez des espèces plus sensibles (ROGER 1951). SEMPIO et CAPORALI (1957) observent que la propagation de l'*Uromyces appendiculatus* (Pers.) dans le mésophylle de *Phaseolus vulgaris* L. est plus ou moins étendue suivant les caractères de résistance de l'hôte.

Etant donné que la pénétration d'*H. vastatrix* dans le limbe du Caféier se fait toujours par les stomates qui sont présents uniquement dans l'épiderme inférieur, l'observation faite par RAJENDREN (1968) est surprenante: sur le matériel qu'il a étudié aux Indes, ce sont les cellules palissadiques qui sont d'abord parasitées.

Nous avons observé rarement, mais de façon certaine, la présence du Champignon dans des tissus cribro-vasculaires: hyphe dans la lumière de vaisseau du xylème, suçoir dans une cellule libérienne. Il arrive que des parasites non vasculaires soient trouvés dans ces tissus: ROGER (1951) a observé des cas semblables avec *H. vastatrix*, tandis qu'ORCIVAL (1979) a vu des hyphes de *Puccinia lagenophorae* dans des vaisseaux de la tige de *Senecio vulgaris* L., etc...

L'*Hemileia vastatrix*, champignon à développement intercellulaire, produit des suçoirs dans les cellules de son hôte. Nous les avons décrits le plus souvent comme des organes de forme simple, arrondis et ovoïdes, avec parfois des lobes. La simplicité de leur forme, décrite aussi par d'autres auteurs (ROGER 1951; SACCAS 1971; RAYNER 1972) contraste avec la complexité parfois très grande des suçoirs d'Urédinales, et d'abord avec ceux d'*H. coffeicola* Roger et Maublanc qui sont fortement lobés, ou ceux de *Puccinia sorghi*, photographiés par HILU (1965) dans le limbe de *Zea mays*, à lobes

très nombreux et enchevêtrés; SAPPIN-TROUFFY, dès 1896, montrait dans une étude détaillée des suçoirs d'Urédinales des pays tempérés l'extraordinaire variété de leur forme, « vésiculaires, claviformes, spiralés, dichotomiques, branchus ou pelotonnés de façons diverses à l'intérieur des cellules hospitalières ». Seul RAJENDREN (1968) à côté de suçoirs simples, semblables à ceux que nous avons observés, en décrit d'extraordinaires, en tambours, en toupies très contournées.

Nous avons insisté aussi sur un certain nombre de détails absents de la bibliographie, en ce qui concerne l'*H. vastatrix*: la localisation des suçoirs à l'intérieur de la cellule-hôte et sa taille relative par rapport aux éléments cellulaires, sa position vis-à-vis de la cellule mère qui lui a donné naissance. Le suçoir d'*H. vastatrix* occupe la plupart du temps un volume peu important dans la cellule qui l'héberge; il est parfois de la même grosseur que le noyau de celle-ci, mais le plus souvent d'une taille inférieure et presque toujours situé à son voisinage.

Ceci a été observé chez des Urédinales des pays tempérés en 1896 par SAPPIN-TROUFFY, plus tard par HILU (1965) sur des feuilles de Blé parasitées par *Puccinia sorghi*.

De même, nous avons observé les positions respectives de la cellule-mère et du suçoir; le col et la tête sont soit en prolongement de l'axe longitudinal de l'hyphe ou forment avec celui-ci un angle de 90°.

LITTLEFIELD et BRACKER (1970) observent les deux dispositions sur *Linum* parasité par *Melampsora lini*, par HEATH (1972) sur *Phaseolus vulgaris* infecté par *Uromyces phaseoli*, par EHRLICH et EHRLICH (1963), HILU (1965) sur divers hôtes parasités par des *Puccinia*.

Nous avons insisté sur les modes de contact réalisés entre hyphes et cellules hôtes: encerclement plus ou moins complet de la cellule, au contact de la paroi de l'hôte, formant un « appressorium interne ». Nous avons montré qu'au contact d'une hyphe, il se produisait des déformations de la paroi des cellules hôtes et même des fractures. Il y aurait alors pénétration mécanique du Champignon dans les cellules foliaires, celui-ci exerçant une certaine pression sur la paroi.

Percement et fracture ne sont observés que dans le cas de contact « simple », c'est-à-dire lorsque l'extrémité ou la ramification de l'hyphe ne sont pas dilatés, jamais lorsqu'il y a formation d'un « appressorium interne ».

Cette formation assure en effet entre le champignon et la paroi hôte une surface de contact plus grande; on peut penser que cela facilite l'action enzymatique qui serait alors la principale responsable de la pénétration de l'hyphe à travers la paroi-hôte.

Nos observations en microscopie électronique s'ajoutent à un nombre

encore restreint d'études du même genre portant sur l'ultrastructure des productions de l'*H. vastatrix*.

D'après nos clichés, l'ultrastructure de la paroi d'un hyphe intercellulaire révèle l'existence de trois zones: la plus externe sombre et fine, la médiane plus claire et homogène, la plus interne un peu plus sombre et fibrillaire.

KITAJIMA (1972), y distingue seulement deux couches, une externe sombre et fine, une interne claire et épaisse, tandis que RIJO et SARGENT (1974) voient eux aussi une troisième zone, plus interne et fibrillaire.

Sur d'autres espèces fongiques, les auteurs décrivent soit deux, soit trois couches constitutives de la paroi d'un hyphe. Pour se limiter à deux publications récentes, citons ORCIVAL (1979) qui en décrit deux chez des Urédinales telles que l'*Endophyllum euphorbiae sylvaticae*, le *Puccinia poarum* et le *Puccinia lagenophorae*, et CUREY (1979) qui en distingue trois dans la paroi d'un hyphe endophyte du *Sphaerotheca pannosa*, tout à fait semblables à celles de l'*H. vastatrix*.

Il est très difficile de dire si ces différences d'observation sont réellement dues à des ultrastructures différentes des parois ou bien à la préparation des échantillons étudiés. Il faut pourtant remarquer que la méthode de fixation utilisée par les différents auteurs cités est toujours la même: glutaraldéhyde postosmiée; la seule différence est dans l'obtention du contraste: certains ajoutent à l'acétate d'uranyle le citrate de plomb.

Nous avons décrit aussi l'ultrastructure de cloison séparant deux articles d'un hyphe intercellulaire: le prolongement de la couche fibrillaire interne de la paroi fongique en forme les feuillets externes, enserrant entre eux une couche claire de faible épaisseur. Une cloison d'hyphe intercellulaire d'*H. vastatrix* est visible sur un cliché de KITAJIMA (1972) où se reconnaissent les mêmes couches constitutives que celles que nous avons décrites.

Nous avons insisté sur le fait que dans tous les cas où le contact entre hyphe et cellule de l'hôte précède la formation d'un suçoir, il y avait entre la paroi de l'hyphe et son plasmalemme, apposition de matériel sombre formé de couches parallèles, bordé par une fine zone claire appliquée au plasmalemme. Cette formation a été observée aussi chez l'*H. vastatrix* par RIJKENBERG et TRUTTER (1973), RIJO et SARGENT (1974), SILVA et NOGUEIRA (1977). Elle a été décrite chez d'autres Urédinales telles que l'*Uromycès phaseoli* par HEATH (1971-1972), le *Puccinia graminis tritici* par EHRLICH et EHRLICH (1963), et le *Melampsora lini* par LITTLEFIELD et BRACKER (1970).

Il s'agit là d'une formation spécifique qui précède et annonce la pénétration; elle caractérise chez les Urédinales la différenciation de l'« haustorial mother cell », première et indispensable étape de la formation d'un suçoir.

Nous avons mis en évidence aussi des modifications de la paroi extérieure de cellules hôtes dans leur zone de contact avec une cellule mère de

suçoir; entre la paroi et le plasmalemme s'interpose une couche claire aux électrons.

Les auteurs brésiliens KITAJIMA (1972), SILVA et NOGUEIRA (1977) décrivent la formation d'une « papille », « dépôt de matériel amorphe contenant des petites vésicules avec double membrane, suggérant une réaction de la cellule-hôte qui excrète des substances en réponse à l'agent envahisseur ». Cette papille, localisée sous la paroi de la cellule hôte, face à l'hyphe qui l'a contactée, RIJO et SARGENT (1974) ne l'ont pas observée et supposent qu'elle doit se produire à un stade très précoce. C'est justement à un stade précoce de la formation d'un suçoir que nous avons observé, entre le cytoplasme et la paroi de la cellule hôte, ce dépôt de matériel amorphe avec ou sans vésicules, tout à fait comparable à celui qui est décrit par SILVA et NOGUEIRA (1977). C'est à partir de cette « papille » que va se développer le revêtement du suçoir au cours de la croissance de celui-ci, c'est-à-dire le collier autour du col et éventuellement ensuite la gaine autour de la tête.

Cette « papille » ou « wall apposition » des auteurs anglophones, est décrite entre autres par BRACKER et LITTLEFIELD (1973) chez *Melampsora lini* attaqué par *Erisyphae graminis tritici*.

L'ultrastructure d'un suçoir donne lieu aussi à quelques controverses. Nous avons observé qu'un suçoir d'*H. vastatrix* bien développé dans une cellule foliaire était limité à l'extérieur par la membrane extrahaustoriale, dense aux électrons, issue du plasmalemme de la cellule hôte et fortement invaginée; elle est doublée de l'« encapsulation », formation plus ou moins épaisse, claire aux électrons. L'ensemble donne au suçoir un pourtour crénelé. Entre l'« encapsulation » et le plasmalemme du suçoir se trouve la paroi fongique, sombre aux électrons et dans laquelle on peut distinguer deux zones.

KITAJIMA (1972), RIJKENBERG et TRUTER (1973), RIJO et SARGENT (1974) observent les mêmes éléments constitutifs de la paroi d'un suçoir chez l'*H. vastatrix*. Des descriptions semblables sont faites chez des Urédinales ainsi que chez d'autres espèces, *Erisyphae*, *Rhizoctonia* (BRACKER et LITTLEFIELD 1973). Mais l'interprétation qu'en donnent les divers auteurs est variable.

Pour KITAJIMA (1972) la zone sombre comprise entre le plasmalemme du suçoir et la zone claire plus extérieure constitue la paroi fongique, par endroits très épaisse, tandis que la zone claire, seule, constitue le revêtement du suçoir. De même, LITTLEFIELD et BRACKER (1972) en travaillant sur *Melampsora lini*, HEATH et HEATH (1971) sur *Uromyces phaseoli*, SHAW et MANOCHA (1965), HARDER (1968) sur *Puccinia graminis*, ZIMMER (1970) sur *Puccinia carthami*, observent autour du suçoir une partie claire, externe, qu'ils interprètent comme le revêtement et une partie sombre, interne, dont ils font la paroi fongique.

RIJKENBERG et TRUTTER (1973), considèrent, eux, que la paroi fongique est limitée, dans un suçoir d'*H. vastatrix*, à une zone mince, sombre, appliquée contre le plasmalemme fongique et que la formation sombre et épaisse, plus externe, fait partie des enveloppes du suçoir. Ils font toutefois remarquer que la distinction entre les deux couches sombres est parfois difficile. Ils suivent en cela l'opinion de EHRLICH et EHRLICH (1963) qui décrivent autour du suçoir de *Puccinia graminis* une zone sombre dans laquelle ils distinguent deux parties distinctes; la plus interne, amorphe, constitue la paroi fongique, la plus externe, plus fibrillaire, faisant partie de l'« encapsulation », qui se trouve donc composée de deux zones, l'une sombre, interne, l'autre claire, externe. Pourtant, dans l'article de fond qu'ils écrivent plus tard (1971) sur les divers types de suçoir, ils désignent la partie sombre entourant le suçoir comme paroi fongique, la partie claire seule comme « encapsulation ».

Nous ferons seulement remarquer dans le cas de l'*H. vastatrix* que la paroi d'un hyphes intercellulaire est faite de trois zones: sous la plus externe, mince et sombre, se trouvent deux zones plus épaisses un peu plus claires; il n'est donc pas surprenant que la paroi propre au suçoir soit elle aussi formée de manière comparable: sous les enveloppes qui l'isolent du cytoplasme de la cellule hôte, la paroi fongique est formée de deux zones d'épaisseur voisine, différant peu entre elles, par leur densité aux électrons et une texture plus ou moins fibrillaire.

Ce terme d'« encapsulation » tend à remplacer tous les autres, « matrix extrahaustorial », parfois aussi « gaine », à la suite de EHRLICH et EHRLICH (1971), pour désigner le revêtement continu qui se trouve autour de la paroi du suçoir au contact du plasmalemme invaginé de l'hôte qui a donné naissance à la membrane extrahaustoriale. On réserve maintenant le nom de « gaine » aux revêtements supplémentaires qui peuvent se trouver autour de la tête du suçoir, et qui font suite au « collier » qui entoure le col du suçoir.

Nous avons observé la formation du collier aux premiers stades de la pénétration et la présence fréquente d'une gaine autour de la tête d'un suçoir bien développé.

HEATH (1971-1972) observe la formation d'une gaine (sheat), quand des suçoirs d'*Uromyces phaseoli* réussissent à se former dans des hôtes non compatibles après inoculation en laboratoire. Cet auteur, ainsi que LITTLEFIELD et BRACKER (1972), travaillant sur des couples hôte parasite « compatibles » et « incompatibles », voient une gaine importante se développer dans les cas d'incompatibilité et ils interprètent la formation d'une gaine comme réaction de défense à l'attaque d'un pathogène.

MARTE et CAPORALI (1976) travaillant sur *Helianthus annuus* L. parasité par *Plasmopara helianthi* Novot f. sp. *helianthi* Novot, c'est-à-dire sur un couple « compatible », observent aussi la formation d'une gaine et un épais-

sissement notable de la paroi cellulaire hôte. Ils considèrent que ces formations ne peuvent être interprétées comme spécifiquement défensives, puisqu'elles ne troublent pas le développement du parasite.

La formation d'une « gaine » autour des suçoirs d'Urédinales a souvent été mise en évidence et EHRlich et EHRlich (1971), dans leur article de fond sur les suçoirs, où ils prennent celui de *Puccinia graminis* comme exemple du type I, classent la « gaine » (« sheat »), dans les productions de la zone A, c'est-à-dire de la paroi hôte.

Pour BRACKER et LITTLEFIELD (1973) le collier, aussi bien que la gaine et la papille sont des structures de même nature qu'ils regroupent sous le terme général de « wall apposition ».

Chez l'*H. vastatrix*, comme chez les autres Urédinales, la formation d'un suçoir est un phénomène complexe qui met en jeu des productions diverses, isolant le cytoplasme fongique de celui de la cellule hôte.

On ne connaît de façon certaine, ni l'origine exacte, ni le rôle de ces formations spécifiques, « encapsulation », entourant tout le suçoir et persistant pendant toute la durée de celui-ci; « collier », restant localisé autour du col ou qui se prolonge en « gaine » autour de la tête.

On est conduit à s'interroger sur le rôle du suçoir lui-même. On lui attribue traditionnellement, parce que cela semble logique, un rôle de nutrition par détournement trophique. En fait plusieurs observations (ROGER 1951, ..., EHRlich et EHRlich 1971, ...) suggèrent que les suçoirs ne sont nullement nécessaires au développement d'un parasite, même si celui-ci appartient à une espèce ayant coutume d'en produire. On n'en trouve pas chez des Champignons parasites inférieurs, tels que *Plasmodiophora*, *Synchytrium*, qui ont un développement intracellulaire, ni chez les Taphrinales, à mycélium intercellulaire, qui établissent un contact étroit entre les parois hyphales et celles de leur hôte. Nous avons montré, dans cette étude, que les hyphes intercellulaires, sur une partie souvent importante de leur trajet, s'accolaient à la paroi d'une cellule sans nécessairement différencier des suçoirs. Rien ne permet d'écarter l'hypothèse d'échanges ou de détournements trophiques par cette voie.

## CONCLUSION

Nous pouvons conclure de ces observations qu'il s'agit dans le cas d'*Hemileia vastatrix* d'un parasite endophyte à développement intercellulaire, sous forme de mycélium de longueur souvent importante, ramifié et cloisonné, dont la phase intracellulaire est uniquement représentée par des suçoirs, formations intracellulaires qui ne sont jamais cloisonnées. On ne trouve jamais d'hyphes intracellulaires. Sa parfaite adaptation à son hôte, son développe-

ment qui ne trouble pas l'ordonnance des tissus de celui-ci, en font pourtant un parasite redoutable, puisque sa présence, en occasionnant la chute des feuilles, entraîne une baisse de production de l'arbuste et un affaiblissement qui amène souvent la mort de la plante.

*Remerciements.* — Ce travail a pu être fait grâce à Monsieur le Professeur L. CAPORALI qui a mis à ma disposition sans la moindre restriction les équipements du laboratoire d'Histopathologie végétale de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI UER 59) qu'il dirige. Je le remercie profondément de son accueil, de ses conseils, de ses encouragements et aussi des facilités matérielles dont il m'a fait bénéficier. Je remercie également le personnel de ce laboratoire, chercheur et technicien, pour sa aide bienveillante.

Les techniciens S. ALLETTO et R. PELLETIER ont eu la charge du matériel végétal, Caféiers et rouilles, élevés dans les serres des S.S.S. de l'O.R.S.T.O.M. à Bondy. Sans leur compétence, ce travail n'aurait pu être fait.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN M. F., 1923. — *A cytological study of infection of Baark and Kaured wheats by Puccinia graminis tritici*. J. Afr. Res., 23: 131-152.
- BRACKER C. E. and LITTLEFIELD L. J., 1973. — *Structural concepts of host pathogen interfaces*. Pp. 159-313, in BYRDE R. J. W. and CUTTING C. V., *Fungal pathogenicity and the plant's response*. Acad. Press édit., London and New York.
- CAPORALI L., 1964. — *Nouvelles observations sur la biologie du Taphrina deformans (Berk.) Tul.* Ann. de l'I.N.A., (II) 35-245.
- , 1976. — *Étude cytologique du mycélium de l'Urophlyctis leproides (Trot.) Magn.* Rev. Cyt. Biol. Végét., 39: 261-320.
- , 1979. — *Pathologie végétale. Les champignons parasites des végétaux supérieurs*. Ed. Lechevalier Paris, 92 p., 105 pl. h.t. (sous presse).
- CHEVALIER A., 1947. — *Les Caféiers du globe*. Fasc. III, Ed. Lechevalier, Paris.
- CHEVAUGEON J., 1951. — *Enquête phytopathologique dans le bassin du Cavally (Côte d'Ivoire)*. Rev. Mycol., 21, 2 (suppl. col.): 57-81.
- CHINNAPPA C. C. and SREENIVASSAN M. S., 1968. — *Cytology of Hemileia vastatrix*. Caryologia, 21: 75-85.
- CHINNAPPA C. C., 1973. — *Uredospores of Coffea leaf rust under scanning electron microscope*. Indian Coffea, 37: 147-148.
- CUREY M. N., 1979. — *Étude cytologique des relations hôte-parasite de types compatible et incompatible dans des maladies fongiques de végétaux supérieurs*. Thèse de 3ème cycle, Paris VI, ronéot.
- DELACROIX C. et MAUBLANC A., 1911. — *Maladies des plantes cultivées dans les pays chauds*. Ed. A. Challamel, Paris.
- EHRLICH H. G. and EHRLICH M. A., 1963. — *Electron microscopy of the host-parasite relationships in stem rust of wheat*. Amer. J. Bot. 50: 123-130.
- EHRLICH M. A. and EHRLICH H. G., 1971. — *Fine structure of the host-parasite interfaces in mycoparasitism*. Ann. Rev. Phytopathol., 9: 155-184.
- GOUJON M., 1971. — *Considérations à propos de la résistance des plantes; le cas particulier des caféiers attaqués par les rouilles orangé et farineuse*. Café, Cacao, Thé, 15: 308-327.
- GUGGENHEIM R. and HARR J., 1978. — *Contributions to the biology of Hemileia vastatrix. II. SEM-investigations on sporulation of Hemileia vastatrix on leaf surfaces of Coffea arabica*. Phytopath. Z., 92: 97-101.
- HARR J. and GUGGENHEIM R., 1978. — *Contribution to the biology of Hemileia vastatrix. I. SEM-investigations on germination and infection of Hemileia vastatrix on leaf surfaces of Coffea arabica*. Phytopath. Z., 92: 70-75.

- HARDER D. E., ROHRINGER R., SAMBORSKY D. J., KIM W. K. and CHONG J. 1978. — *Electron microscopy of susceptible and resistant near isogenic (sr6/Sr6) lines of wheat infected by Puccinia graminis tritici*. I. The host-pathogen interface in the compatible (sr6/P6) interaction. *Can. J. Bot.*, 56: 2955-1966.
- HEATH M. C., 1972. — *Ultrastructure of host and nonhost reactions to cowpea rust*. *Phytopathol.*, 62: 27-38.
- HEATH M. C. and HEATH J. B., 1971. — *Ultrastructure of an immune and a susceptible reaction of cowpea leaves to rust infection*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 1: 277-287.
- HILU H. M., 1965. — *Host pathogen relationships of Puccinia sorghi in nearly isogenic resistant and susceptible seedling corn*. *Phytopathol.*, 55: 563-569.
- KITAJIMA E. W., 1972. — *Ultraestrutura do fungo causador da ferrugem do cafeeiro nos tecidos da hospedeira*. *Ciencia Cultura Sao Paulo*, 24 (3), III: 267-272.
- LITTLEFIELD L. J. and BRACKER C. E., 1970. — *Continuity of host plasma membrane around haustoria of Melampsora lini*. *Mycologia*, 62: 609-614.
- , 1972. — *Ultrastructural specialization at the host-pathogen interface in rust-infected Flax*. *Protoplasma*, 74: 271-305.
- LOPES J., 1976. — *Physiologic specialization of Hemileia vastatrix Berk. et Br.* Garcia de Orta, ser. Est. Agron., Lisboa, 3: 13-16.
- MARTE M. et CAPORALI L., 1976. — *Ultrastruttura e citochimica dell'apparato austoriale della Plasmopara helianthi Novot.* *Caryologia*, 29: 405-434.
- ORCIVAL J., 1979. — *Étude des rapports entre végétaux supérieurs et champignons parasites obligatoires. Aspects ultrastructuraux*. Thèse doctorat d'Etat Paris-Sud, Orsay, ronéot.
- RAJENDREN M. B., 1968. — *Pathologic-histology and morphology of haustoria in Hemileia vastatrix*. *Mycopath. Mycol. Applicata*, 36: 107-112.
- RAYNER R. W., 1972. — *Micologia, historia y biologica de la roya del Cafeto*. I.I.C.A. Turrialba, n° 94, 68 p.
- RIJKENBERG F. H. J. and TRUTTER S. J., 1973. — *H Haustoria and intracellular hyphae in the Ruts*. *Phytopathol.*, 63: 281-286.
- RIJO L., 1972. — *Histopathology of the hypersensitive reaction t (tumefaction) induced on Coffea sp. by Hemileia vastatrix Berk. and Br.* *Agronomia Lusit.*, 33: 427-431.
- RIJO L. and SARGENT J. A., 1974. — *The fine structure of the coffee leaf rust, Hemileia vastatrix*. *Can. J. Bot.*, 52: 1363-1367.
- ROGER L., 1951. — *Phytopathologie des pays chauds*. Vol. 1, P. Lechevalier édit. Paris.
- SACCAS A., 1971. — *La rouille des Caféiers due à Hemileia vastatrix Berk. et Br.* I.F.C.C. *Bul.* n° 10, 123 p.
- SAPPIN-THOUFFY M., 1896-1897. — *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées*. *Le Botanique*, 5: 59-244.
- SEMPIO C. et CAPORALI L., 1957. — *Sur la pénétration et la diffusion de l'Uromyces appendiculatus dans le Haricot et dans d'autres espèces ayant différentes affinités systématiques avec l'hôte spécifique*. C. R. IV Congrès Intern. de lutte contre les ennemis des plantes, Hambourg, 1: 117-120.
- SHAW M. and MANOCHA M. S., 1965. — *The physiology of host-parasite relation. XV. Fine structure in rust infected wheat leaves*. *Can. J. Bot.*, 43: 1285-1292.
- SILVA D. M. e NOGUEIRA N. L., 1977. — *Observações ao microscópio eletrônico do processo de infecção do cafeeiro pela Hemileia vastatrix Berk. and Br.* *Summa Phytopath.*, 3: 89-92.
- VIENNOT-BOURGIN G., 1949. — *Les champignons parasites des plantes cultivées*. Vol. 2, Masson édit., Paris.
- WARD M. and MARSHALL, 1882. — *On the morphology of Hemileia vastatrix Berk. et Br. the fungus of the coffee disease of Ceylan*. *Quarterly Journ. Mieru. Sc. Nouv. Sér.*, 22: 1-11; pl. I-III.
- ZIMMER D. E., 1970. — *Fine structure of Puccinia carthami and the ultrastructural nature of exclusionary seedling-rust resistance of Safflower*. *Phytopathol.*, 60: 1157-1163.