

Analyse des composantes de l'interaction hôte-parasite chez la rouille de l'arachide.

I. Définition et mesure des composantes de résistance

S. SAVARY (1) et J. C. ZADOKS (2)

Résumé. — Un système de caractéristiques épidémiologiques couvrant l'ensemble du cycle de *Puccinia arachidis* est proposé, afin d'étudier les composantes de résistance de l'arachide à la rouille. Des définitions opérationnelles permettant la mesure de l'efficacité des infections (EI), de la durée de la période de latence (LP), et de l'intensité de la sporulation (SP) sont proposées et appliquées à une série de 12 cultivars d'arachide. Les différentes résistances relatives (RR_i) sont calculées à partir de ces caractéristiques épidémiologiques, ainsi qu'une résistance combinée, RR_c , selon la formule :

$$RR_c = [1 / (2^p - 1)] \cdot \left[\prod_{i=1}^p (RR_i + 1) - 1 \right],$$

où p représente le nombre de caractéristiques épidémiologiques considérées. Les résistances relatives obtenues sont comparées aux intensités de rouille observées au champ. Des trois composantes de résistance considérées, c'est la résistance relative pour la durée de la période de latence qui présente la valeur prédictive la plus élevée de l'intensité de rouille observée au champ ; cette valeur est équivalente à celle de RR_c . La précision avec laquelle la durée de la période de latence est mesurée, ainsi que sa corrélation avec les autres caractéristiques épidémiologiques la désignent comme un critère de sélection vraisemblablement puissant et fiable.

INTRODUCTION

La rouille de l'arachide, causée par *Puccinia arachidis* Speg., constitue, dans de nombreuses régions de culture du monde, et spécialement en Afrique de l'Ouest, un facteur important de réduction de la productivité (Porter *et al.*, 1984 ; Subrahmanyam *et al.*, 1985). En Côte d'Ivoire, où cette maladie est établie depuis 1971 seulement, la rouille constitue une contrainte de première importance, tant pour la production actuelle d'arachide que pour ses perspectives futures d'intensification [Busnardo, 1985 ; Savary, 1987a ; 1987b]. Les méthodes disponibles pour le contrôle de cette maladie sont multiples [Porter *et al.*, 1984 ; Subrahmanyam *et al.*, 1985] ; cependant, s'agissant d'une culture pour laquelle le niveau d'investissement est généralement modeste, c'est vers l'amélioration de la résistance variétale que beaucoup d'espéros et d'efforts sont actuellement dirigés.

Les données concernant la résistance de l'arachide à la rouille indiquent qu'il n'existe pas de résistance complète à cette maladie [Subrahmanyam *et al.*, 1980 ; Zhou *et al.*, 1980 ; Subrahmanyam *et al.*, 1983a] ; par contre, la littérature met en évidence une très forte variabilité dans la résistance des variétés cultivées, représentée par une large gamme de niveaux de résistance [McVey, 1965 ; Cook, 1972 ; Cook, 1980b ; Subrahmanyam *et al.*, 1980 ; 1983a]. Cette gamme a été décrite à l'aide d'une terminologie variable

selon les auteurs : depuis une résistance marquée [Cook, 1972] ou forte [Subrahmanyam *et al.*, 1980], jusqu'à des cultivars très sensibles. Ces différents niveaux de résistance peuvent être également décrits sous le terme général de résistance intermédiaire [Zadoks et Schein, 1979 ; ou résistance incomplète, *sensu* Parlevliet, 1979], avantageux parce qu'il n'induit pas d'hypothèses particulières sur la structure génétique de la résistance. L'étude de cette résistance intermédiaire fait appel à des méthodes quantitatives telles que l'analyse des composantes de résistance [Zadoks, 1972b].

1. — Principes de l'étude des composantes de résistance.

L'étude des composantes de résistance est fondée sur une description détaillée du cycle du parasite, que l'on décompose en étapes [Zadoks et Schein, 1983], ou séquences épidémiologiques successives [Rapilly, 1979]. A chaque étape du cycle, la résistance globale de la plante peut s'exprimer par un freinage plus ou moins important exercé sur le développement ou la multiplication du parasite. Ce freinage affectant une étape déterminée du cycle peut être mesuré, sous réserve d'une définition opérationnelle convenable [Zadoks, 1972a ; Parlevliet, 1979 ; Butt et Royle, 1980].

Chaque étape étant prise successivement en considération, on obtient, idéalement, un ensemble de mesures décrivant un système fermé de variables représentant l'ensemble du processus monocyclique. Ce système de variables peut, ensuite, être condensé en une variable unique qui représente la performance, en termes de multiplication du parasite, du

(1) Laboratoire de Phytopathologie, ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Centre d'Adiopodoumé, B.P. V51, Abidjan, Côte d'Ivoire.

(2) Department of Phytopathology, Wageningen Agricultural University, P.O. Box 8025, 6700 EE Wageningen, Pays-Bas.

processus monocyclique dans le cas du couple isolat/cultivar [Bompeix et Coléno, 1984] considéré [Zadoks, 1972b ; 1977].

Cette dernière variable peut, enfin, être confrontée à une mesure de l'efficacité de la résistance intermédiaire, telle que l'intensité de maladie observée au champ. Il est alors utile, pour une comparaison pertinente, de tenir compte de la succession et de la superposition des processus monocycliques au cours d'une épidémie [Van der Plank, 1963 ; Zadoks et Schein, 1979], et de transformer en conséquence la variable représentant la résistance du cultivar considéré.

2. — Le cycle de la rouille de l'arachide.

Le cycle de *P. arachidis* comporte les étapes suivantes : libération des spores, dépôt, germination, infection, établissement d'une colonie, et, enfin, sporulation (Fig. 1) [McVey, 1965 ; Cook, 1980a ; Savary, 1985a]. Ce cycle est similaire à celui décrit pour de nombreux agents de rouille dans leur forme urédienne, notamment sur les céréales tempérées [Teng et Close, 1978 ; Zadoks et Schein, 1979 ; Rapiilly, 1979]. La forme télienne de *P. arachidis*, au demeurant très rare [Porter *et al.*, 1984 ; Subrahmanyam, 1985], n'a pas, à notre connaissance, été décrite encore en Afrique, et ne peut, éventuellement, jouer qu'un rôle minime dans le développement des épidémies de rouille de l'arachide.

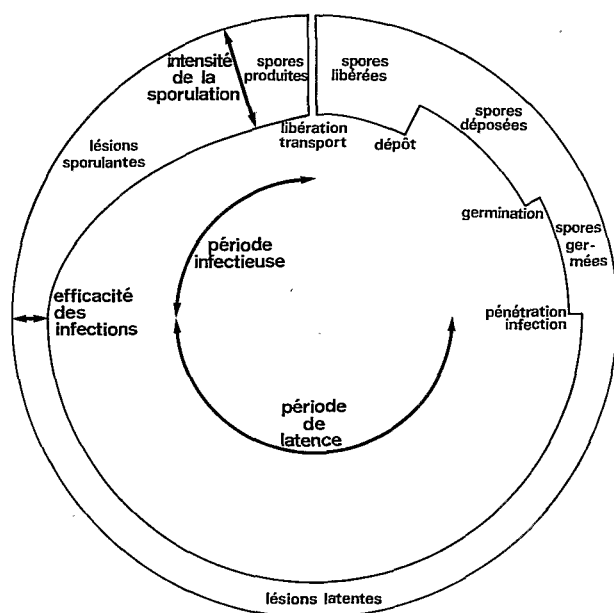


FIG. 1. — Représentation schématique du cycle de *Puccinia arachidis* sur un cultivar sensible d'arachide.

La largeur de la couronne représente la taille de la population du parasite (pustules ou spores). Chaque étape du cycle correspond à un ralentissement dans le développement et/ou à une mortalité dans la population du parasite, qui sont fonctions de la résistance de l'hôte. Chez certains cultivars résistants, il existe vraisemblablement plusieurs étapes (non représentées) entre la pénétration et la rupture des pustules au cours desquelles des mécanismes de résistance peuvent se manifester. L'efficacité des infections (EI) englobe l'ensemble de ces étapes.

The monocyclic process of Puccinia arachidis on a susceptible cultivar.

The width of the crown represents the size of the population of the parasite, be it spores or pustules. Each phase in the cycle corresponds to a delay in the development and/or to a mortality in the population which depend on the resistance of the cultivar. For some resistant cultivars, several sub-phases may be distinguished between infection and pustule rupture (not shown), but these are incorporated in the measurement of infection efficiency (EI).

3. — Objectifs de l'étude.

Plusieurs étapes du cycle de *P. arachidis* ont fait l'objet

d'études détaillées, parmi lesquelles la sporulation et la germination des spores, d'une part [Subrahmanyam *et al.*, 1983b], l'infection et la période de latence [Cook, 1980b ; Subrahmanyam *et al.*, 1983a], d'autre part. Cette étude est destinée à compléter ces données, avec pour objectifs : (1) de proposer un système fermé de variables permettant de décrire l'efficacité du processus monocyclique chez *P. arachidis*, (2) de proposer des définitions opérationnelles permettant de mesurer ces variables sur une gamme de cultivars, et (3) de proposer une formule pour le calcul d'une variable représentant la combinaison des composantes de résistance, c'est-à-dire, un estimateur de la résistance intermédiaire.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — Matériel végétal.

Au cours de cette étude, 12 cultivars d'arachide représentant une gamme de niveaux de résistance ont été utilisés : NCAc 17127 ; NCAc 17132 ; CN 4523 ; PI 259747 ; PI 350680 ; DHT 200 ; PI 393527B ; PI 393643 ; PI 407454 ; RMP 12 ; RMP 91 ; Local. Ce dernier cultivar a un port érigé, un cycle court, et est utilisé comme référence de sensibilité. Les plantes de chaque cultivar sont cultivées en pots de plastique de 14 centimètres de diamètre, avec des semis décalés afin de tenir compte des différences de longueur de cycles. Les dernières feuilles émises et complètement étalées sont prélevées sur les plantes lorsqu'elles sont toutes parvenues au stade floraison.

Au cours de l'expérimentation, chaque variété est représentée par 8 folioles détachées et maintenues en survie en boîtes de Petri [Cook, 1980a ; Savary, 1985a].

2. — Inoculum.

Les spores de *P. arachidis* utilisés pour les infections artificielles proviennent d'un isolat récolté à Adiopodoumé (Sud de la Côte d'Ivoire), et multiplié à partir d'une pustule depuis 1982. Cet isolat est entretenu par infections successives sur des folioles détachées du cultivar local, et maintenu dans des conditions constantes de température ($27 \pm 1^\circ\text{C}$), d'humidité (100 % H.R.) et d'éclairement ($400 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$; photopériode de 12 h ; Savary, 1985a). Les spores utilisées proviennent de lésions âgées de 12 jours, c'est-à-dire qu'elles représentent la production de deux journées de sporulation.

3. — Infections artificielles.

La technique employée pour la réalisation des infections est identique à celle précédemment décrite [Savary, 1985a]. Les contaminations sont effectuées avec une dose de 200 mg d'un mélange de spores et de kaolin (260 spores par mg de mélange) pulvérisée au-dessus de chaque boîte de Petri, ce qui correspond à un dépôt de 15 spores $\cdot \text{cm}^{-2}$ environ. Après 12 heures d'obscurité, les boîtes sont exposées à un éclairage standard de $400 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, avec une photopériode de 12 h. Au cours de l'ensemble de l'expérience, la température est maintenue à $27 \pm 1^\circ\text{C}$.

4. — Observations.

Les observations suivantes sont effectuées :

— longueur et largeur des folioles afin d'estimer leurs surfaces (par le calcul de : $\pi \cdot L \cdot l / 4$, où L et l représentent respectivement la longueur et la largeur de la foliole) ;

— décompte des spores déposées par cm^2 de surface de lame vaselinées et déposées dans les boîtes de Petri avant la pulvérisation de l'inoculum (1 lame exposée par variété), afin d'estimer le dépôt de spores et d'en contrôler l'homogénéité [Savary, 1985a];

— à partir du 8^e jour après la contamination, décompte quotidien, sur chaque foliole :

- du nombre de lésions visibles total,
- du nombre de pustules sporulantes,
- du nombre de lésions nécrotiques et non sporulantes.

Au second jour suivant la fin de la période de latence (estimée approximativement par l'observation d'au moins 50 % de pustules sporulantes ; Parlevliet, 1975), trois folioles sont prélevées au hasard dans chaque lot de 8 folioles. Elles sont découpées individuellement dans 5 ml d'une solution de triton X-100 dans l'eau (0,1 %, v/v), et agitées pendant une demi-heure ; les concentrations des suspensions de spores ainsi obtenues sont alors estimées par 5 comptages successifs à l'hématimètre [Savary, 1985b].

5. — Calcul des caractéristiques épidémiologiques (EI, PL et SP).

L'efficacité des infections (EI) est calculée comme la proportion de spores déposées produisant une pustule sporulante (Fig. 1). De par sa définition opérationnelle, cette variable rend donc compte de l'ensemble des facteurs de mortalité intervenant entre le dépôt des spores et la rupture de l'épiderme recouvrant l'urédosore. EI est estimé pour chacune des 8 folioles représentant un cultivar par :

$$EI = d_p/d_s, \quad (1)$$

où d_p représente la densité finale de pustules sporulantes et d_s , la densité moyenne de spores déposées.

La durée de la période de latence (PL) est calculée comme le délai moyen séparant le dépôt des spores de la rupture des pustules [Zadoks et Schein, 1979]. Elle est estimée pour chaque population de lésions présentes sur chacune des cinq folioles représentant un cultivar par [Savary, 1987c] :

$$PL = \frac{\sum_{t=0}^T (t \cdot n_t)}{\sum_{t=0}^T n_t}, \quad (2)$$

où n_t est le nombre de pustules s'ouvrant à la date t , et T , la date d'ouverture de la dernière pustule.

L'intensité de la sporulation (SP) est calculée comme la quantité de spores produite par une pustule après les deux premiers jours de sporulation. SP est estimé par :

$$SP = sp/n, \quad (3)$$

où sp représente l'estimation du nombre moyen de spores produites par foliole (cinq comptages à l'hématimètre) et n , le nombre de pustules sporulantes décomptées sur cette foliole. Trois répétitions sont effectuées pour chaque cultivar.

6. — Calcul des composantes de résistance.

Les composantes de résistance sont représentées par des valeurs relatives, comprises entre 0 (résistance minimale), et 1 (résistance maximale), qui fournissent une mesure du freinage exercé par la plante sur la progression du parasite au cours d'une étape donnée du cycle parasitaire [Zadoks, 1972b]. Ces valeurs relatives sont fondées sur une comparaison du cultivar considéré avec la référence de sensibilité maximale pour chacune des caractéristiques épidémiologiques prises en compte.

Les résistances relatives pour l'infection (RR_{EI}), pour la période de latence (RR_{PL}), pour la sporulation (RR_{SP}) et pour la durée de la période infectieuse (RR_{PI}) constituent un système fermé de quatre composantes de résistance pour la rouille de l'arachide : elles couvrent l'ensemble du cycle parasitaire (Fig. 1).

Les valeurs de RR_{EI} , RR_{SP} et RR_{PI} , décroissantes avec la résistance, peuvent être calculées comme [Zadoks, 1972b] :

$$RR = 1 - X_x/X_T, \quad (4)$$

où X_x est la performance (EI, SP ou PI) du cultivar considéré, et X_T , performance la plus élevée enregistrée au cours de l'expérience (référence de sensibilité maximale). Les valeurs de RR_{PL} , croissantes avec la résistance, peuvent être, de même, calculées comme :

$$RR = 1 - Y_T/Y_x, \quad (5)$$

où Y_x est la performance (PL) du cultivar considéré, et Y_T , la plus faible enregistrée (référence de sensibilité maximale).

Il est, ensuite, possible de calculer une résistance relative combinée (RR_c), qui incorpore l'ensemble des variations des composantes de résistance (RR_i) considérées. Les propriétés que doit présenter RR_c sont les suivantes :

- a) $0 \leq RR_c \leq 1$,
- b) si, pour toute valeur de i , $RR_i = 0$, alors : $RR_c = 0$,
- c) si, pour toute valeur de i , $RR_i = 1$, alors : $RR_c = 1$,
- d) s'il existe une seule valeur de i telle que $RR_i \neq 0$; alors $RR_c \neq 0$.

Ces propriétés sont satisfaites par l'équation :

$$RR_c = [1/(2^p - 1)] \cdot \left[\prod_{i=1}^p (RR_i + 1) - 1 \right]. \quad (6)$$

Dans le cas de la rouille de l'arachide, on a :

$$RR_c = (1/15) \cdot [(RR_{EI} + 1) \cdot (RR_{PL} + 1) \cdot (RR_{SP} + 1) \cdot (RR_{PI} + 1) - 1] \quad (7)$$

En pratique, la durée de la période infectieuse n'ayant pas été mesurée au cours de cette expérimentation, on peut estimer, par défaut, RR_c par la formule suivante :

$$RR_c = (1/15) \cdot [(RR_{EI} + 1) \cdot (RR_{PL} + 1) \cdot (RR_{SP} + 1) - 1], \quad (8)$$

dans laquelle la valeur 0 a été arbitrairement donnée à RR_{PI} .

7. — Essai variétal en plein champ.

Les cultivars testés font partie d'une collection mise en place chaque année sur les périmètres expérimentaux du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé. Chaque cultivar y est représenté, dans chacune des deux répétitions mises en place, par deux lignes de 5 m de longueur (34 plantes par cultivar et par répétition), encadrées par deux lignes de cultivar local sensible, qui sont semées avec 15 jours d'avance, afin de jouer le rôle de bande infestante. La position des cultivars est randomisée dans chacune des deux répétitions.

Les données utilisées ici proviennent de l'expérimentation de 1985, qui présentait des niveaux de rouille normalement élevés. Des observations sont effectuées à 75 jours après semis sur 3 plantes par cultivar et par répétition selon le système établi à cet effet [Savary, 1987a], et permettent d'estimer l'intensité de rouille (I) pour chaque cultivar.

8. — Méthodes d'analyse des résultats.

Les résultats concernant l'effet des cultivars sur EI, PL et SP ont été soumis à une analyse de variance à une dimen-

TABLEAU I. — Valeurs moyennes et analyses de variance de l'efficacité des infections (EI), de la durée de la période de latence (PL) et de l'intensité de sporulation (SDP) en fonction des cultivars

(Mean values and analysis of variance of infection efficiency (EI), latency period duration (PL), and sporulation intensity (SP) for 12 groundnut cultivars)

VARIABLE	EI (1)				PL				SP			
Source de variation	ddl	SCE	CM	F (2)	ddl	SCE	CM	F	ddl	SCE	CM	F
cultivar	11	4,70	0,43	33*	11	304	27,6	117*	11	20,3 · 10 ⁶	1,85 · 10 ⁶	5,9*
erreur	84	1,09	0,01		48	11	0,2		24	7,5 · 10 ⁶	0,31 · 10 ⁶	
totale	95	5,78			59	315			35	27,8 · 10 ⁶		
Cultivar												
DHT 200		0,06 (3)	e			16,0 (4)	g			1 360 (5)	ef	
PI 393527B		0,06	e			13,9	e			910	f	
PI 393643		0,12	cd			16,6	h			900	f	
PI 407454		0,05	e			15,1	f			1 620	def	
CN 4523		0,10	de			10,5	ab			1 250	f	
PI 350680		0,09	d			12,4	d			2 240	cde	
PI 259747		0,21	b			11,1	bc			1 591	def	
NCAc 17127		0,22	b			11,5	e			1 660	def	
NCAc 17132		0,14	c			10,5	a			2 740	abc	
RMP 12		0,20	b			10,6	ab			2 375	bcd	
RMP 91		0,21	b			10,5	ab			2 998	ab	
Local		0,29	a			10,3	a			3 530	a	
PPDS ($p < 0,05$)		0,030				0,62				941		
CV moyen		28,7 %				3,0 %				27,4 %		

(1) Préalablement à l'analyse de variance, les données ont été transformées en : $2 \text{ Arc sin } \sqrt{x}$ (Dagnélie, 1975) (Data were transformed into : $2 \text{ Arc sin } \sqrt{x}$ before one-way analysis of variance).

(2) Les valeurs suivies de : * sont significatives au seuil : $p < 0,001$ (F-values followed by : * are significant at $p < 0,001$).

(3) En nombres de lésions sporulantes par spore déposée. Chaque valeur de la colonne représente la moyenne de 8 répétitions par cultivar. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil : $p < 0,05$ (In sporulating pustule per deposited spore. Figures in the column are the means of 8 replicates per cultivar. Figures followed by different letters are significantly different at $p < 0,05$).

(4) En jours. Chaque valeur de la colonne représente la moyenne de 5 répétitions par cultivar. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil : $p < 0,05$ (In days. Figures in the column are the means of 5 replicates per cultivar. Figures followed by different letters are significantly different at $p < 0,05$).

(5) En nombre de spores produites par lésion après deux jours de sporulation. Chaque valeur de la colonne représente la moyenne de 3 répétitions (5 comptages chacune) par cultivar. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil : $p < 0,05$ (In number of spores produced per pustule after two days of sporulation. Figures in the column are the mean of 3 replicates (5 counts each) per cultivar. Figures followed by different letters are significantly different at $p < 0,05$).

sion, avec 8, 5 et 3 répétitions par traitement (cultivar), respectivement. Ceux concernant l'effet des cultivars sur I ont, par contre, été soumis à une analyse de variance à deux dimensions (2 répétitions et 12 cultivars).

L'analyse de la relation entre les composantes de résistance (RR_{EI} , RR_{PL} , RR_{SP} et RR_c) et l'intensité moyenne de rouille observée (I) a été effectuée par des calculs de régression. Plutôt qu'une relation linéaire, c'est une relation curvilinéaire, du type :

$$I = a \cdot \exp(-b \cdot RR_i) \quad (9)$$

qui a été choisie, afin de mieux rendre compte de l'accumulation et de la superposition des cycles parasites au cours des épidémies.

II. — RÉSULTATS

1. — Effet des cultivars sur l'efficacité des infections (EI).

Avec des variations de 0,049 (PI 407454) à 0,290 (cultivar local) pustule sporulante par spore déposée (Tabl. I), les variations de EI sont considérables et significatives

($p < 0,001$). Le classement des variétés entre elles (PPDS à $p < 0,05$) suggère quatre groupes de cultivars correspondant à des valeurs de EI de l'ordre de : 0,30 (a, cultivar local), 0,20 (b), 0,10 (c et d), et 0,05 (e).

2. — Effet des cultivars sur la durée de la période de latence (PL).

L'effet des cultivars sur PL (Tabl. I) est également significatif ($p < 0,001$), avec des valeurs qui s'échelonnent entre 10,27 jours (cultivar local) et 16,59 jours (PI 393643); pour cette variable, les classes ont tendance à se chevaucher, avec deux groupes très distincts : $PL < 12$ jours et $PL > 12$ jours.

La gamme des variations de PL est donc, comparative-ment à celles des deux autres caractéristiques épidémiologiques, modérée; cependant il demeure que, mesurée avec une très forte précision (le coefficient de variation de PL est de l'ordre de 3 %, contre 28,7 et 27,4 % pour EI et SP, respectivement), de faibles différences sont significatives ($F = 112$).

3. — Effet des cultivars sur l'intensité de sporulation (SP).

L'effet des cultivars sur SP est, lui aussi, significatif ($p < 0,001$), Tabl. I). Le classement des cultivars entre eux pour SP suggère trois groupes distincts : 3 000 (a), 2 200 (b et c), et 1 200 spores par lésion (d et e) environ. Pour cette variable comme pour les précédentes, c'est le cultivar local qui présente le niveau le plus élevé de sensibilité vis-à-vis de *P. arachidis*.

4. — Relations entre composantes de résistance.

Le calcul des corrélations linéaires entre les caractéristiques épidémiologiques mesurées sur l'ensemble des 12 cultivars (Tabl. II) montre que toutes trois sont significativement liées entre elles. Les coefficients obtenus sont de valeurs analogues, et indiquent des liens équivalents entre les variables.

TABLEAU II. — Matrice des corrélations entre l'efficacité des infections (EI), la durée de la période de latence (PL) et l'intensité de sporulation (SP)

(Correlation matrix between infection efficiency (EI), latency period duration (PL), and sporulation intensity (SP)).

	SP	PL	EI
EI	0,68*	0,69*	1
PL	0,66*	1	
SP	1		

Les coefficients suivis de : * sont significatifs au seuil $p < 0,05$. Coefficients followed by : * are significant at $p < 0,05$.

5. — Effet des cultivars sur l'intensité de rouille (I) en parcelles adjacentes.

L'analyse de variance à deux dimensions indique un effet significatif ($F = 11,9$; $p < 0,001$) des variétés sur les intensités de rouille observées (Tabl. III). L'effet des blocs, avec un rapport de Fisher de : $F = 0,01$, n'est pas significatif, et indique une pression d'inoculum homogène sur l'essai. Les intensités de rouille s'échelonnent entre 0,8 % et 21,8 % et suggèrent trois groupes de cultivars : 15 à 20 % (a et b, dont le cultivar local), 5 à 10 % (c, d et e) et environ 1 % (f et g).

6. — Valeur prédictive des composantes de résistance sur l'intensité de rouille observée.

Le calcul des différentes composantes de résistance reprend les classements obtenus pour les caractéristiques épidémiologiques (Tabl. III), et permet d'analyser les relations entre ces composantes et l'intensité de rouille. Dans le tableau IV sont indiqués les paramètres (a et b), ainsi que les coefficients de détermination (R^2) et les seuils d'acceptation (p) des régressions obtenues entre RR_{EI} , RR_{PL} , RR_{SP} et RR_C , d'une part, et I , de l'autre. Toutes les composantes considérées sont significativement corrélées ($p < 0,01$) avec l'intensité observée de rouille. Des trois composantes de résistance élémentaire (RR_{EI} , RR_{PL} et RR_{SP}), c'est RR_{PL} qui a la valeur prédictive la plus élevée ($R^2 = 0,88$). La composante combinée, RR_C , a également une valeur prédictive très élevée, quoique ne surpassant pas celle de RR_{PL} .

TABLEAU III. — Calcul des composantes de résistance et intensités moyennes de rouille observées sur un essai en parcelles adjacentes séparées par des bandes infestantes (Components of resistance (relative resistance values) and mean rust intensity in adjacent plots separated by spreader rows)

Cultivars	RR_{EI} (1)	RR_{PL} (2)	RR_{SP} (3)	RR_C (4)	I (5)
DHT 200	0,803	0,356	0,615	0,197	2,0 fg
PI 393527B	0,793	0,258	0,742	0,195	0,9 fg
PI 393643	0,597	0,381	0,745	0,190	0,8 g
PI 407454	0,831	0,321	0,541	0,182	1,0 fg
CN 4523	0,672	0,024	0,646	0,121	9,1 cd
PI 350680	0,676	0,170	0,365	0,112	2,8 efg
PI 259747	0,279	0,075	0,549	0,075	6,6 defg
NCAc 17127	0,234	0,108	0,530	0,073	9,0 cde
NCAc 17132	0,514	0,018	0,300	0,067	7,1 def
RMP 12	0,296	0,029	0,327	0,051	14,2 bc
RMP 91	0,272	0,022	0,151	0,033	16,1 ab
Local	0	0	0	0	21,8 a

(1) Résistance relative pour l'infection, voir matériel et méthodes (Relative resistance for infection, see materials and methods).

(2) Résistance relative pour la période de latence, voir matériel et méthodes (Relative resistance for latency period duration, see materials and methods).

(3) Résistance relative pour la sporulation, voir matériel et méthodes (Relative resistance for sporulation, see materials and methods).

(4) Résistance relative combinée, voir matériel et méthodes (Combined relative resistance, see materials and methods).

(5) Intensité moyenne de rouille en parcelles adjacentes séparées par une bande infestante. Chaque valeur est la moyenne de deux estimations indépendantes effectuées 75 jours après semis (2 blocs, avec 3 observations par cultivar dans chaque bloc). L'effet des variétés est significatif au seuil $p < 0,001$: $F = 11,9$. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil $p < 0,05$ (PPDS = 6,2) (Intensity of rust in adjacent plots separated by an spreader row. Each figure is the mean of two assessments in separate blocks (3 disease scoring per cultivar in each block). The cultivar main effect is significant at $p < 0,001$: $F = 11,9$. Figures followed by different letters are significantly different at $p < 0,05$ (LSD = 6,2).

DISCUSSION — CONCLUSION

1. — Résistance de l'arachide à la rouille.

L'ensemble des données actuellement disponibles [Subrahmanyam *et al.*, 1980 ; Zhou *et al.*, 1980 ; Subrahmanyam *et al.*, 1983a ; 1985] ne fournit aucune indication sur l'existence éventuelle d'une résistance absolue [Rapilly *et al.*, 1981], ou complète [Zadoks et Schein, 1979 ; Parlevliet, 1979], chez les variétés cultivées d'arachide vis-à-vis de la rouille. Par contre, ces informations montrent qu'il existe une large gamme de niveaux de résistance, ce qu'illustrent également les tableaux I et III. Le tableau I montre, de plus, qu'une telle gradation existe pour chacune des caractéristiques épidémiologiques considérées.

D'une manière générale, le classement des cultivars pour une caractéristique épidémiologique quelconque se retrouve pour les autres caractéristiques (Tabl. I) cependant, il convient de noter qu'il existe des irrégularités, certaines variétés pouvant être relativement bien classées pour certaines caractéristiques (CN 4523, pour PL, ou PI 259747, pour EI et PL), et très mal pour d'autres (CN 4523, pour EI et SP, PI 259747, pour SP). Selon Neervoort et Parlevliet (1978), ce type de résultat suggère un déterminisme polygénique de la résistance.

La structure génétique de la résistance à la rouille n'est pas, actuellement, complètement élucidée ; cependant, des

indications existent, tant pour un déterminisme polygénique [Subrahmanyam *et al.*, 1985], qu'oligogénique [Knauff et Norden, 1983]. L'existence d'une résistance partielle est fréquemment considérée comme la garantie d'une résistance polygénique ; en réalité, il s'agit là d'une vision erronée, qui n'est pas fondée sur une analyse des génotypes, mais seulement des phénotypes [Zadoks et Schein, 1979]. Dans le cas de la résistance à la rouille chez l'arachide, il est, au demeurant, fort possible que l'on soit en présence d'un déterminisme double, certaines composantes de la résistance, ou une fraction de ces composantes, étant commandées par un nombre restreint de gènes, comme c'est le cas pour la rouille de l'orge [Parlevliet et Kuiper, 1977], sur un fonds polygénique (partiellement) commun à l'ensemble des composantes.

2. — Mesure des caractéristiques épidémiologiques.

Des trois caractéristiques considérées, c'est la durée de la période de latence (PL) qui est mesurée avec la plus grande précision (Tabl. I ; Savary, 1985b). Les deux autres, l'efficacité des infections (EI) et l'intensité de sporulation (SP), ne le sont qu'avec des précisions beaucoup plus faibles. Dans le cas de SP, le résultat obtenu ($CV = 27\%$) est cependant très bon, puisqu'habituellement, cette variable est mesurée avec une imprécision beaucoup plus forte [Savary, 1985b].

Plusieurs remarques sont de nature à imposer des précautions dans l'interprétation et l'exploitation des résultats de ces mesures. En premier lieu, la résistance de l'arachide varie avec l'âge des plantes [Subrahmanyam *et al.*, 1980]. Plus précisément, on a montré que, chez une variété sensible, EI diminue avec l'âge des feuilles, et que PL augmente avec l'âge des feuilles et le développement des plantes [Savary, 1987c]. Par ailleurs, il convient de rappeler que la résistance intermédiaire des plantes aux parasites paraît souvent, et fortement, influencée par les facteurs de milieu [Zadoks et Schein, 1979], y compris ceux inhérents à l'hôte, et son état physiologique [Parlevliet, 1975 ; 1979 ; Rapilly, 1979].

Pour ces deux raisons, le choix de jeunes feuilles, excisées, et mises en survie avant l'infection, qui permet de mettre en œuvre un matériel végétal aisé à manipuler, et d'effectuer des observations précises, n'est certainement pas neutre quant à la valeur représentative des mesures obtenues. Selon toute vraisemblance, il conduit à une sous-estimation des niveaux de résistance [Zadoks, 1963]. Dans l'exploitation des résultats, l'hypothèse a donc été admise que cette sous-estimation est du même ordre pour tous les cultivars.

D'autre part, il convient également de prendre en considération une possible relation entre les estimations de EI et de PL, et, plus probable encore, une relation entre EI et SP. En effet, chez une même variété, l'augmentation de EI tend à accroître PL [Savary, 1985b], d'une part, et à réduire SP [Savary, résultats non publiés] ; il en résulte que PL et SP ont pu être, respectivement, surestimée et sous-estimée chez les variétés présentant un niveau de résistance faible (c'est-à-dire des valeurs de EI fortes). Pour être certain d'éviter ces interactions, il faudrait pouvoir, simultanément, réaliser les infections avec deux doses d'*inoculum*, la plus faible permettant d'estimer PL et SP chez les variétés présentant une résistance faible. Il convient, néanmoins, d'indiquer que la dose d'*inoculum* employée pour la réalisation des infections est modérée, ainsi que ce risque d'interactions [Savary, 1985a].

3. — Mesure des intensités de rouille en parcelles adjacentes.

Le concept d'erreur cryptique [Van der Plank, 1963] est

l'un des plus anciens en épidémiologie végétale, et a fait l'objet de très nombreuses contributions. Les données recueillies dans les essais de dessin classique, en parcelles adjacentes, représentent, en réalité, des mesures des épidémies réfléchies [Zadoks et Schein, 1979] par les cultivars placés en présence d'un bruit de fond constitué par l'épidémie se développant sur les bandes infestées de l'essai, ou sur les cultivars sensibles. Ces mesures ne rendent qu'imparfaitement compte des niveaux de résistance réels qui sont rencontrés par le parasite ; en pratique, ce type d'essai est réputé réduire les écarts entre cultivars modérément résistants et les cultivars sensibles [Parlevliet et Van Ommeren, 1975 ; Parlevliet, 1979].

Dans le cas de la sélection pour la résistance de l'arachide à la rouille, cette erreur est probablement forte, et cela pour trois raisons :

- la capacité de propagation de la rouille est très élevée, comme le montrent, par exemple, des études sur les gradients d'intensité de rouille autour de sources d'inoculum artificielles [Savary, 1987d ; Savary et Michaud, données non publiées] ;

- sa vitesse de multiplication (que l'on peut représenter par l'inverse de la durée de la période de latence, qui est de l'ordre de 12 jours sur une variété sensible dans les conditions du champ) est très rapide ;

- le type de résistance qui est recherché, une résistance intermédiaire, se trouve être fondée sur l'accumulation progressive de freinages élémentaires au cours de la superposition des cycles au cours de l'épidémie [Zadoks et Schein, 1979 ; Parlevliet, 1979].

Pour cet ensemble de raisons, c'est également avec beaucoup de prudence qu'il convient d'analyser ces données relatives à une expérimentation en parcelles adjacentes.

4. — Calcul de la résistance relative combinée, RR_c . Valeur prédictive des composantes de résistance.

Différentes méthodes ont été utilisées pour exploiter le concept de composantes de résistance, et pour en mesurer la valeur explicative, ou prédictive. La plus simple, adoptée ici, consiste à élaborer un prédicteur de l'intensité de maladie fondé sur les valeurs prises par les composantes de résistance [Zadoks, 1977, Neervoort et Parlevliet, 1978], et le test final consiste en la mesure de la proportion de variance de l'intensité dont rend compte cet estimateur (cette mesure est donnée par le coefficient de **détermination**, R^2 , qui, en réalité, est une mesure de la valeur **prédictive** de l'estimateur). Mais il convient de signaler que d'autres méthodes ont été élaborées à cette fin. Ainsi un modèle fixe complexe, fondé sur le modèle de Lewontin, a été mis en œuvre sur un large ensemble de maladies par Léonard et Mundt (1984), mettant en évidence l'importance des interactions entre la capacité du parasite à se multiplier, le délai qui lui est nécessaire pour y parvenir, et la vitesse de l'épidémie résultante.

Une autre approche consiste à incorporer les mesures des composantes de résistance dans un modèle dynamique permettant de simuler l'épidémie [Zadoks, 1971 ; 1977 ; Rapilly *et al.*, 1977]. Celle-ci permet de dépasser la dimension prédictive des composantes de résistance, et d'accéder à leur valeur explicative. Elle permet, par ailleurs, de les envisager dans leurs interactions avec d'autres aspects de la dynamique parasitaire, et avec la croissance de la culture ; c'est ainsi qu'une hiérarchie entre composantes de résistance peut être établie en relation avec la structure physique du

couvert qui intervient dans les processus d'évitement du parasite par l'hôte (dans le cas des rouilles des céréales ; Rijdsijk et Rappoldt, 1978 ; Neervoort et Parlevliet, 1978, ainsi que dans celui de la septoriose du blé, avec l'effet de l'importance du tallage, du port des feuilles, de la hauteur de l'épi par rapport au couvert ; Rapilly *et al.*, 1977). De tels processus, très probablement, affectent les épidémies de rouille exprimées par les cultivars d'arachide ; on peut, en particulier, envisager l'effet de la mouillabilité des feuilles [Cook, 1980a], ou celui du port des plantes en tant que surfaces de piégeage, ou encore l'effet d'une défoliation intense, en réponse soit à la sénescence des plantes, soit à la présence d'autres maladies foliaires, comme les cercosporioses.

Des trois composantes de résistance prises en considération, c'est la résistance relative pour la période de latence (RR_{PL} , Tabl. IV), qui présente le coefficient de détermination le plus élevé par rapport aux intensités observées au champ. La prédominance de cette composante est classiquement rencontrée dans le cas de maladies présentant un grand nombre de cycles dans le cours d'une période culturale [Zadoks, 1971 ; Parlevliet, 1979 ; Rapilly, 1979 ; Leonard et Mundt, 1984]. Au contraire, les maladies dont le nombre de cycles au cours d'une épidémie est relativement bas ne présentent pas cette prédominance [Rapilly *et al.*, 1977].

De même, RR_c présente une valeur prédictive élevée des intensités de rouille (Tabl. IV). Cependant, cette valeur n'excède pas celle de RR_{PL} . Ceci peut, éventuellement, être expliqué en partie par les corrélations qui lient entre elles les différentes caractéristiques épidémiologiques (Tabl. II). De telles corrélations sont habituelles [Parlevliet, 1979] ; elles peuvent, éventuellement, être attribuées à la dépendance des composantes à un groupe commun de gènes. Un autre élément d'explication est bien entendu constitué par l'imprécision des mesures des composantes de résistance.

TABLEAU IV. — Valeur prédictive des composantes de résistance (RR_i) sur l'intensité de rouille observée sur un essai en parcelles adjacentes (I, voir tableau III)

(Predictive values of the components of resistance (RR_i) on the intensity of rust assessed in adjacent plots (I, Table III)

RR_i	a	b	R^2 (1)	p
RR_{IE}	27,2	3,54	0,65	< 0,001
RR_{PL}	14,7	7,76	0,88	< 0,001
RR_{SP}	28,1	3,90	0,58	< 0,01
RR_c	26,1	16,11	0,88	< 0,001

Les équations testées sont de la forme : $I = a \cdot \exp(-b \cdot RR_i)$, avec $a > 0$ et $b > 0$ (voir matériel et méthodes) (Equations are of the shape : $I = a \cdot \exp(-b \cdot RR_i)$, with $a > 0$ and $b > 0$ (see materials and methods).

(1) Coefficient de détermination (Coefficient of determination).

CONCLUSION

Les résultats obtenus permettent de mettre en évidence le rôle prédominant joué par la durée de la période de latence sur le cours des épidémies de rouille de l'arachide. La valeur prédictive de la résistance relative combinée, estimée par une fonction des trois composantes de résistance qui ont été prises en compte dans cette étude s'avère également élevée ; l'évaluation de la valeur prédictive de cette résistance relative combinée à partir des données réunies s'avère cependant difficile compte tenu des difficultés d'expérimentation, et en particulier, des interactions entre les parcelles adjacentes d'une expérimentation en plein champ classique.

Au plan pratique, la durée de la période de latence apparaît être une variable dont la mesure, quoique fastidieuse, est extrêmement précise. Cette caractéristique, associée à sa corrélation avec les autres composantes envisagées, en fait un critère qui, vraisemblablement, devrait s'avérer d'une bonne efficacité au cours d'une sélection.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BOMPEIX G. et COLENO A. (1984). — Problèmes de terminologie des subdivisions intraspécifiques des plantes hôtes et des agents pathogènes. In : *Variation et variabilité des agents phytopathogènes*. 26^e Colloque SFP. INRA Publ. Ed. p. 45-52.
- [2] BUSNARDO J. P. (1986). — *Projet de recherches sur la culture de l'arachide en Côte d'Ivoire*. Institut des Savanes, filière légumineuses à graines. IRAT-CIRAD. DSP/Mai 86/N° 3, 83 p.
- [3] BUTT D. J. et ROYLE C. J. (1980). — The importance of terms for a conceptually unified epidemiology. In : *Comparative epidemiology. A tool for better disease management*. J. Palti et J. Kranz Eds., Pudoc, Wageningen, p. 29-45.
- [4] COOK M. (1972). — Screening of peanuts for resistance to peanut rust in greenhouse and field. *Pl. Dis. Rep.*, 56, p. 382-386.
- [5] COOK M. (1980a). — Peanut leaf wettability and susceptibility to infection by *Puccinia arachidis*. *Phytopathology*, 70, p. 826-830.
- [6] COOK M. (1980b). — Host-parasite relations in uredial infections of peanut by *Puccinia arachidis*. *Phytopathology*, 70, p. 822-826.
- [7] DAGNELIE P. (1973). — Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. Vol. II. Presses Agronomiques de Gembloux, 463 p.
- [8] KNAUFT D. A. et NORDEN A. J. (1983). — Inheritance of rust resistance in peanuts. *APRES Proceedings*, 15, p. 76.
- [9] LEONARD K. J. et MUNDT C. C. (1983). Methods for estimating epidemiological effects of quantitative resistance to plant diseases. *Theoret. Appl. Genet.*, 67, p. 219-230.
- [10] McVEY D. V. (1965). — Inoculation and development of rust on peanuts grown in the greenhouse. *Pl. Dis. Rep.*, 49, p. 191-192.
- [11] NEERVOORT W. J. et PARLEVLIET J. E. (1978). — Partial resistance of barley to leaf rust, *Puccinia hordei*. V. Analysis of the components of partial resistance in eight barley cultivars. *Euphytica*, 27, p. 33-39.
- [12] PARLEVLIET J. E. (1975). — Partial resistance of barley to leaf rust, *Puccinia hordei*. I. Effect of cultivar and development stage on latent period. *Euphytica*, 24, p. 21-27.
- [13] PARLEVLIET J. E. (1979). — Components of resistance that reduce the rate of epidemic development. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 17, p. 203-232.
- [14] PARLEVLIET J. E. et KUIPER H. J. (1977). — Resistance of some barley cultivars to leaf rust, *Puccinia hordei* ; polygenic partial resistance hidden by monogenic hypersensitivity. *Neth. J. Pl. Path.*, 83, p. 85-89.
- [15] PORTER D. H., SMITH D. H. et RODRIGUEZ-KABANA R. (1984). — *Compendium of peanut diseases*. The American Phytopathological Society, Ed. St Paul, 73 p.
- [16] RAPILLY F. (1979). — Yellow rust epidemiology. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 17, p. 59-73.
- [17] RAPILLY F. (1983). — Effets de quelques facteurs physiques du climat sur diverses séquences épidémiques. *EPPO Bulletin*, 13, p. 63-68.
- [18] RAPILLY F., SKAJENNIKOFF M., FOUCAULT B. et ESCHENBRENNER P. (1977). — Recherche des facteurs de résistance à la septoriose du blé (*Septoria nodorum* Berk.). Résultats obtenus par la simulation. *Ann. Phytopathol.*, 9, p. 1-19.
- [19] RAPILLY F., LABORIE Y., DEPARTUREAUX C. et SKAJENNIKOFF M. (1981). — Résistance partielle du blé, *Triticum aestivum* L. à *Septoria nodorum* Berk. Etude du temps d'incubation. *Agronomie*, 1, p. 771-781.
- [20] RIJSDIJK F. H. et RAPPOLDT K. (1978). — A model of spore dispersal inside and above canopies. *Proceed. 1st Environmental Conf. on Aerobiology*. E. Schmidt Verlag Ed. Berlin, p. 407-410.
- [21] SAVARY S. (1985a). — Comparaison de différentes techniques d'infec-

- tion de folioles d'arachide par *Puccinia arachidis* Speg., *Agronomie*, 5, p. 325-329.
- [22] SAVARY S. (1985b). — Effet du niveau de contamination et de la température sur quelques étapes du cycle de *Puccinia arachidis* Speg. *Agronomie*, 5, p. 479-485.
- [23] SAVARY S. (1987a). — Enquête sur les maladies fongiques de l'arachide (*Arachis hypogaea*) en Côte d'Ivoire. I. Méthodes d'enquête et étude descriptive: les conditions culturales et les principales maladies. *Neth. J. Pl. Path.*, 93, p. 167-188.
- [24] SAVARY S. (1987b). — Enquête sur les maladies fongiques de l'arachide (*Arachis hypogaea*) en Côte d'Ivoire. II. Epidémiologie de la rouille de l'arachide (*Puccinia arachidis*). *Neth. J. Pl. Path.*, 93, p. 215-231.
- [25] SAVARY S. (1987c). — Decrease by plant development and leaf age of susceptibility of groundnut to rust (*Puccinia arachidis*) in a susceptible cultivar. *Neth. J. Pl. Path.*, 93, p. 25-31.
- [26] SAVARY S. (1987d). — The effect of age of the groundnut crop on the development of primary gradients of *Puccinia arachidis* foci. *Neth. J. Pl. Path.*, 93, p. 15-24.
- [27] SUBRAHMANYAM P., GIBBONS R. W., NIGAM S. N., RAO V. R. (1980). — Screening methods and further sources of resistance to peanut rust. *Peanut Science*, 7, p. 10-12.
- [28] SUBRAHMANYAM P., McDONALD D., GIBBONS R. W., SUBBA RAO P. V. (1983a). — Components of resistance to *Puccinia arachidis* in peanuts. *Phytopathology*, 73, p. 253-256.
- [29] SUBRAHMANYAM P., McDONALD D., SUBBA RAO P. V. (1983b). — Influence of host genotype on uredospore production and germinability in *Puccinia arachidis*. *Phytopathology*, 73, p. 726-729.
- [30] SUBRAHMANYAM P., REDDY L. J., GIBBONS R. W., McDONALD D. (1985). — Peanut rust: a major threat to peanut production in the Semi-Arid Tropics. *Plant Disease*, 69, p. 813-819.
- [31] TENG P. S., et CLOSE R. C. (1978). — Effect of temperature and uredinium density on urediniospore production, latent period and infectious period of *Puccinia hordei* Otth. *N. Z. J. Agric. Res.*, 21, p. 287-296.
- [32] VAN DER PLANK J. E. (1963). — *Plant Diseases. Epidemics and control*. Academic Press, New York, 349 p.
- [33] ZADOKS J. C. (1963). — A case of race differentiation of brown rust on mature plants of wheat. *Neth. J. Pl. Pathol.*, 69, p. 145-147.
- [34] ZADOKS J. C. (1971). — Systems analysis and the dynamic of epidemics. *Phytopathology*, 61, p. 600-610.
- [35] ZADOKS J. C. (1972a). — Methodology of epidemiological research. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 10, p. 253-276.
- [36] ZADOKS J. C. (1972b). — Modern concepts in disease resistance in cereals. In: *The way ahead in plant breeding*. Lupton, F.A.G.H., Jenkins G. et Johnson R., Eds, Eucarpia, Cambridge, p. 89-98.
- [37] ZADOKS J. C. (1977). — Simulation models of epidemics and their possible use in the study of disease resistance. In: *Induced mutations against plant diseases*, I.E.A.E., Ed., Vienna, p. 109-118.
- [38] ZADOKS J. C. et SCHEIN R. D. (1979). — *Epidemiology and plant disease management*. Oxford University Press, Oxford, New York, 427 p.
- [39] ZHOU L., HUO C., LIU J. et LIU Z. (1980). — Studies on peanut rust in Guandong Province. *Acta Phytophylactica Sinica*, 7, p. 69-74.

SUMMARY

Analysis of host-parasite interaction components in groundnut rust. I. Definition and measurement of resistance components.

S. SAVARY and J. C. ZADOKS, *Oléagineux*, 1989, 44, N° 3, p. 163-174.

A system of epidemiological variables, encompassing the complete infection cycle of *Puccinia arachidis*, is proposed for the study of components of resistance of groundnut to rust. Operational definitions for the measurement of infection efficiency, latency period duration, and sporulation efficiency are proposed, and used in a range of 12 groundnut cultivars. The corresponding components of resistance, expressed as relative resistances (RR_i) are calculated as well as a combined relative resistance (RR_c), according to the following formula:

$$RR_c = [1/(2^p - 1)] \cdot \left[\left[\prod_{i=1}^p (RR_i + 1) \right] - 1 \right],$$

where p represents the number of epidemiological variables considered. The predictive values of these relative resistances are compared to rust intensities in a field experiment with adjacent plots. Of the three considered components of resistance, the relative resistance for latency period duration was found to have the highest predictive value, which was equivalent to that of RR_c . Because of the accuracy of its measurement, and of its correlation with the other epidemiological variables considered, the latency period duration is indicated as a probably reliable and efficient criterion in groundnut breeding for resistance to rust.

RESUMEN

Análisis de los componentes de la interacción hospedero-parásito en la roya del maní. I. Definición y medición de los componentes de resistencia.

S. SAVARY y J. C. ZADOKS, *Oléagineux*, 1989, 44, N° 3, p. 163-174.

Se propone un sistema de características epidemiológicas que cubre todo el ciclo de *Puccinia arachidis*, para estudiar los componentes de resistencia del maní a la roya. Se logra medir la eficacia de las infecciones (EI), la duración del período de reposo (LP) y la intensidad de la esporulación (SP) por medio de definiciones operacionales que se proponen, aplicándolas a una serie de 12 cultivares de maní. Las diversas resistencias relativas (RR_i) se calculan a partir de estas características epidemiológicas, como también una resistencia combinada, RR_c , de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$RR_c = [1/(2^p - 1)] \cdot \left[\left[\prod_{i=1}^p (RR_i + 1) \right] - 1 \right],$$

siendo P el número de características epidemiológicas consideradas. Las resis-relativas que se logran se comparan con las intensidades de roya observadas en el campo. De las tres componentes de resistencia consideradas, la resistencia relativa por la duración del período de reposo es la que ofrece el valor más alto de predicción de la intensidad de roya observada en el campo; este valor equivale al de RR_c . La precisión con que se mide la duración del período de reposo se mide, como también su correlación con las demás características epidemiológicas que la señalan como un criterio de selección probablemente potente y fiable.

Analysis of host-parasite interaction components in groundnut rust.

I. Definition and measurement of resistance components

S. SAVARY (1) and J. C. ZADOKS (2)

INTRODUCTION

Groundnut rust, caused by *Puccinia arachidis* Speg., is an important productivity reducing factor [Porter *et al.*, 1984; Subrahmanyam *et al.*, 1985] in numerous regions of the world where groundnut is grown and especially in West Africa. In Côte d'Ivoire, where the disease has only been established since 1971, rust is a major constraint, both for current groundnut production and for future intensification prospects [Busnardo, 1985; Savary, 1987a; 1987b]. The methods available for controlling this type of disease are numerous [Porter *et al.*, 1984; Subrahmanyam *et al.*, 1985]; however, as this is a type of crop for which investment levels are usually modest, great hope is placed in improving varietal resistance and much effort is currently devoted to this aim.

Existing data relative to groundnut rust resistance indicate that there is no total resistance to this disease [Subrahmanyam *et al.*, 1980; Zhou *et al.*, 1980; Subrahmanyam *et al.*, 1983a]; however, the literature brings out very marked variability in the resistance of cultivated varieties, represented by a wide range of resistance levels [McVey, 1965; Cook, 1972; Cook 1980b; Subrahmanyam *et al.*, 1980; 1983a]. This range has been described using terminology which varies depending on the author: ranging from marked resistance [Cook; 1972] or strong resistance [Subrahmanyam *et al.*, 1980], to highly susceptible cultivars. These different resistance levels can also be described under the general term of intermediate resistance [Zadoks and Schein, 1979], or incomplete resistance [*sensu* Parlevliet, 1979], which is advantageous, since it induces no particular hypotheses as to the genetic structure of resistance. A study of this intermediate resistance calls for quantitative methods such as the analysis of resistance components [Zadoks, 1972b].

1. — Principles of the resistance components study.

The study of resistance components is based on a detailed description of the parasite's cycle, which is broken down into stages [Zadoks and Schein, 1983], or successive epidemiological sequences [Rapilly, 1979]. At each stage of the cycle, the overall resistance of the plant can be expressed as more or less effective stemming of the parasite's development or multiplication. As such stemming affects a determined stage of the cycle, it can be measured, provided an appropriate procedure is defined [Zadoks, 1972a; Parlevliet, 1979; Butt and Royle, 1980].

Ideally, since each stage is considered in turn, a set of measurements is obtained, which describes a closed system of variables representing the entire monocyclic process. This system of variables can subsequently be condensed into a single variable, which, in terms of parasite multiplication, represents the performance of the monocyclic process in the case of the isolate/cultivar pair considered [Bompeix and Coléno, 1984; Zadoks, 1972b; 1977].

Finally, this latter variable can be compared to a measurement of intermediate resistance effectiveness, such as the disease intensity observed in the field. For a relevant comparison, it is then useful to take into account the succession and overlapping of monocyclic processes during an epidemic [Van der Plank, 1963; Zadoks and Schein, 1979] and accordingly convert the variable representing the resistance of the cultivar in question.

2. — Groundnut rust cycle.

The cycle of *P. arachidis* goes through the following stages: release of spores, deposit, germination, infection, colony establish-

ment and, finally, sporulation [Fig. 1; McVey, 1965; Cook, 1980a; Savary, 1985a]. This cycle is similar to that described for numerous rust agents in their uredinial form, especially on temperate cereals [Teng and Close, 1978; Zadoks and Schein, 1979; Rapilly, 1979]. The telial form of *P. arachidis*, which remains very rare [Porter *et al.*, 1984; Subrahmanyam, 1985], has not yet been described in Africa, to our knowledge, and, were it to occur, can only play a minor role in the development of groundnut rust epidemics.

3. — Aims of the study.

Several stages of the *P. arachidis* cycle have been covered in detailed studies, including sporulation and spore germination [Subrahmanyam *et al.*, 1983b], and infection and the latency period [Cook, 1980b; Subrahmanyam *et al.*, 1983a]. This study is intended to complete these data and has the following objectives: (1) to propose a closed system of variables making it possible to describe monocyclic process effectiveness in *P. arachidis*; (2) to propose procedure definitions for measuring these variables in a range of cultivars and (3) propose a formula for calculating one variable which represents the combination of resistance components, i.e. an intermediate resistance estimator.

I. — MATERIAL AND METHODS

1. — Planting material.

Twelve groundnut cultivars representing a range of resistance levels were used during this study: NCac 17127, NCac 17132, CN 4523, PI 259747, PI 350680, DHT 200, PI 393527B, PI 393643, PI 407454, RMP 12, RMP 91, Local. This latter cultivar has an erect growth habit, a short cycle and is used as a susceptibility reference. The plants of each cultivar were grown in 14 cm diameter plastic pots, with staggered sowing dates, so as to take into account differences in cycle length. Samples of the last leaves to be emitted and completely unfurled were taken from the plants once they had all reached the flowering stage.

During the experiment, each variety was represented by 8 detached leaflets kept alive in Petri dishes [Cook, 1980a; Savary, 1985a].

2. — Inoculum.

The *P. arachidis* spores used for artificial infection came from an isolate collected at Adiopodoumé (Southern Côte d'Ivoire) and multiplied from a pustule since 1982. This isolate was maintained by the successive infection of detached leaflets from the local cultivar and stored under constant temperature ($27^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$), moisture (100 p. 100 R.H.) and lighting conditions [$400\text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$; 12 hr photoperiod; Savary, 1985a]. The spores used came from 12-day old lesions, i.e. representing the production of two days' sporulation.

3. — Artificial infection.

The infection technique used was identical to that previously described [Savary, 1985a]. Contamination was with a 200 mg dose of a spore and kaolin mixture (260 spores per mg of mixture), sprayed over the Petri dish, corresponding to a spore deposit of around 15 spores $\cdot \text{cm}^{-2}$. After 12 hours in the dark, the dishes were exposed to standard lighting of $400\text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, with a 12 hr photoperiod. The temperature was maintained at $27^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ throughout the experiment.

4. — Observations.

The following observations were made:

(1) Laboratoire de Phytopathologie, ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Centre d'Adiopodoumé, B.P. V51, Abidjan, Côte d'Ivoire.

(2) Department of Phytopathology, Wageningen Agricultural University, P.O. Box 8025, 6700 EE Wageningen, The Netherlands.

— length and width of leaflets, so as to estimate their area (by calculating: $\pi \cdot L \cdot w/4$, where L and w represent leaflet length and width respectively);

— counting of spores deposited per cm^2 of the vaseline coated lamina and placed in the Petri dishes before the inoculum is sprayed (1 lamina exposed per variety), so as to estimate the spore deposit and check homogeneity [Savary, 1985a];

— from the 8th day after contamination, daily count on each leaf of:

- the total number of visible lesions,
- the number of sporulating lesions,
- the number of necrotic, non-sporulating lesions.

The second day after the end of the latency period [approximately estimated by observing at least 50 p. 100 of the sporulating pustules: Parlevliet, 1975], three leaflets were sampled at random from each batch of 8 leaflets. They were cut up individually in 5 ml of a Triton X-100 solution in water (0.1 p. 100), V/V and stirred for half an hour; the spore suspension concentrations obtained were then estimated by making 5 successive counts on a blood-count apparatus [Savary, 1985b].

5. — Calculation of epidemiological characteristics (EI, PL, SP).

Infection efficiency (EI) was calculated as the proportion of deposited spores producing sporulating pustules (Fig. 1). Through its procedural definition, this variable indicates all the mortality factors occurring between spore depositing and rupturing of the epidermis covering the uredospore. EI was estimated for each of the 8 leaflets representing a cultivar by:

$$EI = d_p/d_s, \quad (1)$$

where d_p represents the final density of sporulating pustules and d_s , the mean density of deposited spores.

The latency period duration (PL) was calculated as the mean interval between spore deposit and rupture of the pustules [Zadoks and Schein, 1979]. It was estimated for each population of lesions existing on each of the five leaflets representing a cultivar, by [Savary, 1987c]:

$$PL = \frac{\sum_{t=0}^T (t \cdot n_t)}{\sum_{t=0}^T n_t}, \quad (2)$$

where n_t is the number of pustules opening on the date t , and T is the date on which the last pustule opens.

Sporulation intensity (SP) was calculated as the quantity of spores produced by a pustule after the first two days of sporulation. SP was estimated by:

$$SP = sp/n, \quad (3)$$

where sp represents the estimated mean number of spores produced per leaflet (5 counts on the blood-count apparatus) and n is the number of sporulating pustules counted on this leaflet. Three replications were made for each cultivar.

6. — Calculation of resistance components.

Resistance components were represented by relative values between 0 (minimum resistance) and 1 (maximum resistance), which provided an estimate of the stemming effect exerted by the plant on parasite progression during a given stage of the parasite cycle [Zadoks, 1972b]. These relative values were based on a comparison of the cultivar in question with the maximum susceptibility reference for each of the epidemiological characteristics taken into account.

The relative resistance values for infection (RR_{EI}), for the latency period (RR_{PL}), for sporulation (RR_{SP}) and for the infectious period duration (RR_{IP}) constitute a closed system of four resistance components for groundnut rust; they cover the entire parasite cycle (Fig. 1).

The values RR_{EI} , RR_{SP} and RR_{IP} , which decrease in line with resistance, can be calculated by [Zadoks, 1972b]:

$$RR = 1 - X_x/X_T, \quad (4)$$

where X_x is the performance (EI, SP or PI) of the cultivar in question and X_T , the best performance recorded during the experiment (maximum susceptibility reference). The values of RR_{PL} , which increase with resistance, can likewise be calculated by:

$$RR = 1 - Y_T/Y_x, \quad (5)$$

where Y_x is the performance (PL) of the cultivar in question and Y_T , the weakest performance recorded (maximum sensitivity reference).

It was then possible to calculate combined relative resistance (RR_c), incorporating all the variations of the resistance components (RR_i) considered. The properties of RR_c should be as follows:

- a) $0 \leq RR_c \leq 1$;
- b) if $RR_i = 0$ for all values of i , then $RR_c = 0$;
- c) if $RR_i = 1$ for all values of i , then $RR_c = 1$;
- d) if there exists a single value of i such that $RR_i = 0$, then $RR_c = 0$.

These properties are satisfied by the equation:

$$RR_c = [1/(2^p - 1)] \cdot \left[\prod_{i=1}^p (RR_i + 1) \right] - 1. \quad (6)$$

In the case of groundnut rust, this gives:

$$RR_c = (1/15) \cdot [(RR_{EI} + 1) \cdot (RR_{PL} + 1) \cdot (RR_{SP} + 1) \cdot (RR_{IP} + 1) - 1] \quad (7)$$

In practice, as the length of the infectious period was not measured during this experiment, RR_c can be estimated, by default, using the following formula:

$$RR_c = (1/15) \cdot [(RR_{EI} + 1) \cdot (RR_{PL} + 1) \cdot (RR_{SP} + 1) - 1], \quad (8)$$

where RR_{IP} was arbitrarily attributed the value 0.

7. — Variety trial in the field.

The cultivars tested were part of a collection set up each year along the experimental perimeters of the ORSTOM Centre at Adiopodoumé. In each of the two replications set up there, each cultivar was represented by two 5 m long rows (34 plants per cultivar and per repetition), with two rows of the sensitive local cultivar either side, to act as the spreader rows. The position of the cultivars was randomized in each of the two replications.

The data used here came from the 1985 experiment, which revealed normally high rust levels. Observations were carried out 75 days after sowing on 3 plants per cultivar and per replication in line with the system established for this purpose [Savary, 1987a]; these observations made it possible to estimate rust intensity (I) for each cultivar.

8. — Result analysis methods.

The results concerning the effect of the cultivars on EI, PL and SP underwent a one-way analysis of variance, with 8, 5 and 3 replications per treatment (cultivar) respectively. Those concerning the effect of the cultivars on I, however, underwent a two-way analysis of variance (2 replications and 12 cultivars).

An analysis of the relation between resistance components (RR_{EI} , RR_{PL} , RR_{SP} and RR_{IP}) and the mean rust intensity observed (I), was carried out using regression calculations. Rather than a linear relation, it was a curvilinear relation, of the type:

$$I = a \cdot \exp(-b \cdot RR_i), \quad (9)$$

which was chosen, so as to better account for the accumulation and superposition of parasite cycles during epidemics.

II. — RESULTS

1. — Effect of cultivars on infection efficiency (EI).

With variations from 0.049 (PI 407454) to 0.290 (local cultivar) sporulating pustules per spore deposited (Table I), the variations in EI were considerable and significant ($p < 0.001$). Classification of varieties between each other (LSD at $p < 0.05$) suggested there were four groups of cultivars corresponding to EI values of around 0.30 (a, local cultivar), 0.20 (b), 0.10 (c) and 0.05 (e).

2. — Effect of cultivars on the latency period duration (PL).

The effect of cultivars of PL (Table I) was also significant ($p < 0.001$), with values extending between 10.27 days (local cultivar) and 16.59 days (PI 393643); for this variable, the categories tended to overlap, with two very distinct groups: $PL < 12$ days and $PL > 12$ days.

Compared to the variations in the other two epidemiological characteristics, the range of PL variations was moderate; nonetheless, when measured with very great accuracy (the coefficient of variation of PL was around 3 p. 100, as opposed to 28.7 and 27.4 p. 100 for EI and SP respectively), small differences were significant ($F = 112$).

3. — Effect of cultivars on sporulation intensity (SP).

The effect of cultivars on SP was, itself, significant ($p < 0.001$, Table I). The classification of cultivars between each other for SP suggested 3 distinct groups: approximately 3,000 (a), 2,200 (b and c) and 1,200 spores per lesion (d and e). For this variable, as for the previous ones, it was the local cultivar that was most susceptible to *P. arachidis*.

4. — Relation between resistance components.

The calculation of linear correlations between the epidemiological characteristics measured for all 12 cultivars (Table II) showed that all three were significantly linked to each other. The coefficients obtained were analogous values and indicated equivalent links between the variables.

5. — Effect of cultivars on rust intensity (I) in adjacent plots.

A two-way analysis of variance indicated a significant effect ($F = 11.9$; $p < 0.001$) of the varieties on the rust intensities observed (Table III). The effect of the blocks, with a Fisher ratio of: $F = 0.01$, was not significant and indicated uniform inoculum pressure in the trial. Rust intensity varied between 0.8 p. 100 and 21.8 p. 100 and suggested three groups of cultivars: 15 to 20 p. 100 (a and b, including the local cultivar), 5 to 10 p. 100 (c, d and e) and around 1 p. 100 (f and g).

6. — Predictive value of resistance components on the rust intensity observed.

The calculation of the different resistance components referred again to the categories obtained for epidemiological characteristics (Table III) and made it possible to analyze the relation between these components and rust intensity. The parameters (a and b) are indicated in table IV, along with the coefficient of determination (R^2) and the acceptance thresholds (p) of the regressions obtained between RR_{EI} , RR_{PL} , RR_{SP} and RR_c , on the one hand and I on the other. All the components considered were significantly correlated ($p < 0.01$) with the observed rust intensity. Out of the three elementary rust components (RR_{EI} , RR_{PL} and RR_{SP}), it was RR_{PL} which had the highest predictive value ($R^2 = 0.88$). The combined component, RR_c , also had a very high predictive value, though it did not exceed that of RR_{PL} .

DISCUSSION — CONCLUSIONS

1. — Groundnut resistance to rust.

All the data currently available [Subrahmanyam *et al.*, 1980; Zhou *et al.*, 1980; Subrahmanyam *et al.*, 1983a; 1985] provide no information as to the possible existence of absolute [Rapilly *et al.*, 1981] or total resistance [Zadoks and Schein, 1979; Parlevliet, 1979], to rust in cultivated groundnut varieties. Nonetheless, these data show that there is a wide range of resistance levels, as also illustrated by tables I and III. In addition, table I shows that such grading exists for each of the epidemiological characteristics considered.

Generally speaking, the same classification of cultivars according to some epidemiological characteristic or other is also found for the other characteristics (Table I); it should be noted, however, that there are irregularities, since certain varieties can be relatively well classed for certain characteristics (CN 4523 for PL, or PI 259747 for EI and PL) and very badly classed for others (CN 4523 for EI and SP, PI 259747 for SP). According to Neervoort and Parlevliet (1978), this type of result suggests polygenic determinism of resistance.

The genetic structure of rust resistance has not yet been totally clarified; however, there are indications, both for polygenic determinism [Subrahmanyam *et al.*, 1985] and oligogenic determinism [Knauff and Norden, 1983]. The existence of partial resistance is frequently considered as the guarantee of polygenic resistance; in reality, this is a wrong impression, which is not based on an analysis of genotypes, but only on phenotypes [Zadoks and Schein, 1979]. In the case of groundnut resistance to rust, it is highly possible that double determinism is involved, with certain of these resistance components, or a fraction of these components being commanded by a limited number of genes, as in the case of barley rust [Parlevliet and Kuiper, 1977], from (partially) polygenic resources which are common to all the components.

2. — Measurement of epidemiological characteristics.

Of the three characteristics considered, it was the latency period duration (PL) that was measured with the greatest accuracy

[Table I; Savary, 1985b]. Measurement of the other two, infection efficiency (EI) and sporulation intensity (SP), was much less accurate. Nonetheless, the result obtained for SP ($CV = 27$ p. 100) was very good, since this variable is usually measured much less accurately [Savary, 1985b].

Several remarks call for caution when interpreting and exploiting the results of these measurements. Firstly, groundnut resistance varies with the age of the plants [Subrahmanyam *et al.*, 1980]. More precisely, it has been shown in a susceptible variety that EI diminishes with the age of the leaves and the PL increases with the age of the leaves and development of the plants [Savary, 1987c]. In addition, it should also be recalled that intermediate resistance of plants to parasites often appears to be strongly influenced by environmental factors [Zadoks and Schein, 1979], including those inherent to the host and its physiological condition [Parlevliet, 1975; Rapilly, 1979].

For these reasons, choosing young excised leaves placed under survival conditions before infection, which provides planting material that is easy to handle and on which accurate observations can be made easily, is certainly not neutral as regards the representative value of the measurements obtained. In all probability, it leads to an under-estimate of resistance levels [Zadoks, 1963]. Hence, when exploiting results, it was assumed that this under-estimate was of the same magnitude for all the cultivars.

In addition, it is also advisable to take into consideration a possible relationship between the estimates of EI and PL and, even more probable, a relationship between EI and SP. In fact, an increase in EI tends to increase PL in the same variety [Savary, 1985b] and reduce SP [Savary, unpublished results]; this means that PL and SP could have been over-estimated and under-estimated respectively in varieties with a low resistance level (i.e. with high EI values). In order to be sure of avoiding interactions, it is necessary to be able to carry out infections with two inoculum doses at the same time, with the lower dose enabling PL and SP to be estimated in varieties with low resistance. Nonetheless, it has to be pointed out that the dose of inoculum used for carrying out infections is moderate, as is this risk on interaction [Savary, 1985a].

3. — Measurement of rust intensity in adjacent plots.

The cryptic error concept [Van der Plank, 1963] is one of the oldest in plant epidemiology and has been covered in many works. The data gathered in traditional design trials, in adjacent plots, are, in reality, measurements of epidemics reflected [Zadoks and Schein, 1979] by cultivars in the presence of background noise from the epidemic developing in the spreader rows of the trial, or on susceptible cultivars. These measurements only provide an incomplete idea of the true resistance levels that are encountered by the parasite; in practice, this type of trial is reputed to reduce differences between moderately resistant cultivars and susceptible cultivars [Parlevliet and Van Ommeren, 1975; Parlevliet, 1979].

In the event of groundnut selection for rust resistance, this error is probably considerable, for three reasons:

- rust propagation ability is high, as shown, for example, by the study of rust intensity gradients around artificial inoculum sources [Savary, 1987d; Savary and Michaud, unpublished data];
- its multiplication rate (which can be represented by the inverse of the latency period duration and which is around 12 days on a susceptible variety under field conditions) is very rapid;
- the type of resistance sought (intermediate resistance) proves to be based on the gradual accumulation of elementary stemming effects during overlapping of cycles during the epidemic [Zadoks and Schein, 1979; Parlevliet, 1979].

For these reasons, great care must also be taken when analyzing these data relative to an experiment in adjacent plots.

4. — Calculation of combined relative resistance, RR_c . Predictive value of resistance components.

Different methods have been used to exploit the concept of resistance components and to measure the explicative or predictive value. The simplest, adopted here, consists in elaborating a disease intensity predictor, based on the values taken by the resistance components [Zadoks, 1977; Neervoort and Parlevliet, 1978], and the final test consists in measuring the proportion of intensity variance indicated by this estimator (this measurement is given by the coefficient of determination, R^2 , which, in reality, is a measurement of the predictive value of the estimator). However, it should be pointed out that other methods have been developed for this purpose. Thus, a complex fixed model, based on the Lewontin model, has been used on a large set of diseases by Leonard and

Mundt (1984), bringing out the importance of interaction between the ability of the parasite to multiply, the time it takes to do so and the speed of the resulting epidemic.

Another approach consists in incorporating the measurements of resistance components into a dynamic model making it possible to simulate the epidemic [Zadoks, 1971 ; 1977 ; Rapiilly *et al.*, 1977]. This makes it possible to go beyond the predictive dimension of resistance components and gain access to their explicative value. In addition, it makes it possible to consider them in their interactions with other aspects of parasite dynamics and with crop growth ; it is thus that it becomes possible to establish a hierarchy between resistance components, in relation to the physical structure of the foliage that comes into play in the process of host avoidance of the parasite [in the case of cereal rust diseases ; Rijdsijk and Rappoldt, 1978 ; Neervoort and Parlevliet, 1978, as well as in wheat septorio-sis, with the effect of the amount of tillers produced, leaf growth habit, height of the ear compared to foliage ; Rapiilly *et al.*, 1977]. Such processes very probably affect the rust epidemics expressed by groundnut cultivars ; in particular, the effect of leaf wettability can be considered [Cook, 1980a], or that of plant growth habit as a trapping surface, or even the effect of intense defoliation, in response either to plant senescence or the existence of other leaf diseases, such as *Cercospora* leafspot.

Out of the three resistance components taken into consideration, it is relative resistance for the latency period duration (RR_{PL} , Table IV) which has the highest coefficient of determination compared to the intensity observed in the field. The predominance of this component is traditionally encountered in the case of diseases with a large number of cycles during a cropping period [Zadoks, 1971 ; Parlevliet, 1979 ; Rapiilly, 1979 ; Leonard and Mundt, 1984]. On the

other hand, diseases whose number of cycles during an epidemic is relatively low, do not present this dominance [Rapiilly *et al.*, 1977].

Likewise, RR_c has a high predictive value for rust intensity (Table IV). However, this value does not exceed that of RR_{PL} . This may possibly be partly explained by the correlations that link the different epidemiological characteristics to each other (Table II). Such correlations are usual [Parlevliet, 1979] ; they may possibly be attributed to the dependence of components on a common group of genes. Another explanatory element is, of course, the inaccuracy of resistance component measurements.

CONCLUSION

The results obtained make it possible to reveal the predominant role played by latency period duration on the way a groundnut rust epidemic develops. The predictive value of combined relative resistance, estimated by a function of the three resistance components that were taken into account in this study, also proves to be high ; estimation of the predictive value of this combined relative resistance from the assembled data proves to be difficult, however, given experimentation difficulties, especially the interaction between adjacent plots in a traditional field experiment.

From a practical point of view, latency period duration appears to be a variable whose measurement, though tedious, is extremely precise. This characteristic, associated with its correlation to the other components considered, makes it a criterion, which, by all accounts, should prove to be highly effective during a selection operation.



Ateliers de Constructions Mécaniques

LES FILS DE LOUIS SAMAT

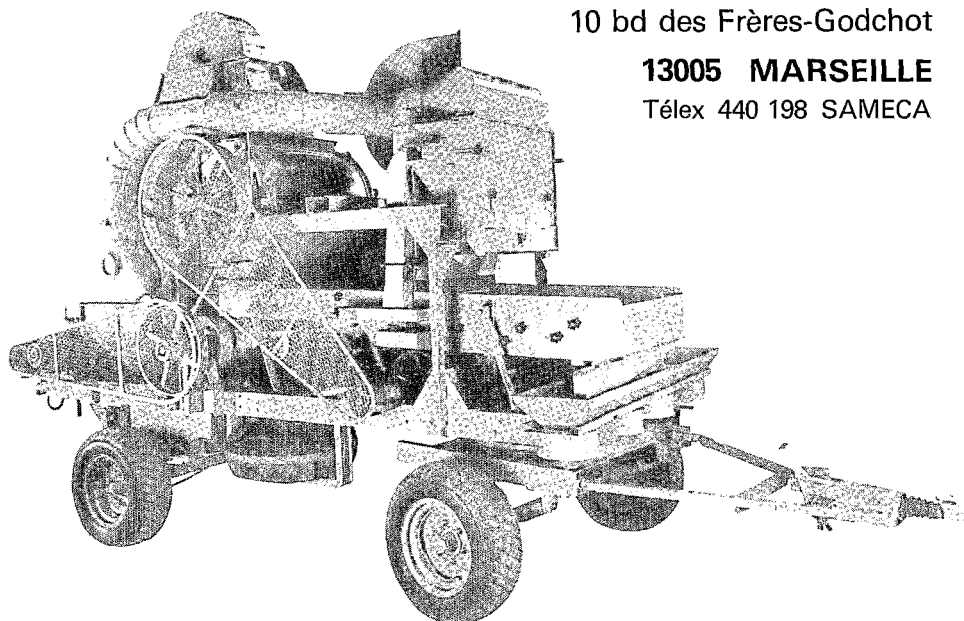
Nettoyage

Epierrage

Décortilage

Calibrage

Manutention
des graines
oléagineuses



10 bd des Frères-Godchot

13005 MARSEILLE

Télex 440 198 SAMECA

Groupe décortiqueur
d'arachide mobile
Modèle n° 3500