

Etudes et Thèses

The cover features a large, abstract graphic on the left side. It consists of several overlapping, curved bands in various shades of red and white, creating a sense of depth and movement. The bands curve from the top left towards the bottom right, with some bands appearing to recede into the distance.

ÉTUDES ÉPIDÉMIOLOGIQUES SUR LA ROUILLE DE L'ARACHIDE EN CÔTE D'IVOIRE

Serge SAVARY

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Serge SAVARY

**ÉTUDES ÉPIDÉMIOLOGIQUES
SUR LA ROUILLE DE L'ARACHIDE
EN CÔTE D'IVOIRE**

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection **ÉTUDES** et **THÈSES**

PARIS 1987

Proefschrift
ter verkrijging van de graad van
doctor in de landbouwwetenschappen,
op gezag van de rector magnificus,
dr. C.C. Oosterlee,
hoogleraar in de veeteeltwetenschap,
in het openbaar te verdedigen
op vrijdag 12 december 1986
des namiddags te vier uur in de aula
van de Landbouwuniversiteit
te Wageningen.

Thèse
en vue d'obtenir le grade de
docteur en Agronomie, soutenue
publiquement sous l'autorité
du Recteur, le Dr C.C. Oosterlee,
Professeur de Zootechnie,
le vendredi 12 décembre 1986
à quatre heures de l'après-midi
dans l'amphithéâtre
de l'Université Agronomique
de Wageningen.

Promotor : Prof. Dr. J.C. Zadoks

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal.

Avant-propos

La conception, puis le développement du projet de recherche d'où cette thèse est issue porte la marque de nombreuses modifications, qui ont permis d'améliorer sa pertinence et sa progression. Beaucoup d'entre elles ont été suggérées par le Professeur Jan C. Zadoks, qui a accepté de guider ces travaux dès leur initiation. Sa contribution s'est étendue d'une assistance à la conception des recherches et à leur réalisation, jusqu'à la révision des manuscrits sur leur fond et sur leur forme. Pour son conseil — sa valeur scientifique, mais aussi pédagogique —, ainsi que pour son soutien constant et stimulant, je lui suis extrêmement reconnaissant, et je lui adresse mes remerciements les plus profonds.

Ces recherches ont été conduites au laboratoire de Phytopathologie du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, et j'adresse mes remerciements à l'ensemble de son personnel, et spécialement à son responsable, Monsieur Geiger, pour l'assistance qu'il a apportée à leur progression. Je remercie également Monsieur C. Declert, qui, le premier, a eu l'idée d'aborder une étude sur la rouille de l'arachide. Ces travaux ont bénéficié d'appuis nombreux. Parmi les agents de l'ORSTOM, je veux spécialement remercier Monsieur G. Nedelec, responsable du Service d'Expérimentation Biologique du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, pour la mise en place des expérimentations de terrain, Monsieur M. Noiro, Généticien et responsable du Bureau de Calculs du Centre d'Adiopodoumé, et Monsieur J.L. Janeau, Pédologue, pour son assistance dans les expériences de simulation de pluie.

L'exécution des enquêtes a bénéficié de l'appui de la Compagnie Ivoirienne pour le Développement des Textiles (CIDT), ce dont je remercie la Direction, et spécialement Monsieur P. Moyal, Entomologiste de l'ORSTOM détaché auprès de la CIDT. Une collaboration fructueuse et d'utiles conseils ont été trouvés auprès de Messieurs J.P. Busnardo, Agronome de l'IRAT et responsable de la Filière Arachide de l'Institut de Recherches pour les Savanes (IDESSA), et J.L. Notteghem, Phytopathologiste de l'IRAT à l'IDESSA.

De fréquentes missions à l'Université de Wageningen ont été effectuées dans le cadre de ce projet. Principalement destinées à une évaluation des travaux avec le Professeur Jan C. Zadoks, elles ont permis également de nombreux contacts avec les chercheurs des sections de Phytopathologie et d'Ecologie Théorique de la Production Végétale. J'adresse mes remerciements à Monsieur H.D. Frinking, pour les discussions nombreuses que nous avons eues, et pour les enseignements que j'en ai tirés. Je veux également remercier Monsieur le

Professeur R. Rabbinge, pour l'intérêt immédiat qu'il a manifesté pour mon travail, et pour les facilités qu'il m'a offertes. Mes remerciements vont aussi à Messieurs H. van Keulen et H. Goudriaan pour tous les conseils et l'aide qu'ils ont apportés dans mes premiers travaux de simulation. Ma gratitude va également à Monsieur H. van Roermund, avec qui le modèle de simulation pour la rouille de l'arachide a fait ses premiers pas.

Je veux enfin remercier Monsieur B. Huguenin, Président de la Commission Scientifique n° 4 "Sciences du Monde Végétal" de l'ORSTOM et Monsieur A. Ravisé, responsable de l'Unité de Recherche 506 "Interactions Hôte-Parasite", dont dépend ce projet de recherche aux plans scientifique, administratif et financier, pour le développement des relations avec l'Université de Wageningen qu'ils ont favorisé, et pour leur soutien dans la réalisation de ces recherches, qui ont abouti à la présente thèse.

Introduction

Les résultats qui sont rassemblés ici proviennent d'un projet de recherche lancé au laboratoire de Phytopathologie du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé en 1982. Intitulé "Etude des parasites fongiques des légumineuses annuelles", ce projet concerne principalement les maladies de l'arachide, qui est, de ces cultures, la plus importante en Côte d'Ivoire. La culture de l'arachide est largement répandue dans les régions humides et subhumides d'Afrique de l'Ouest. Sans doute son adoption générale et rapide, à partir des implantations portugaises du 16^e siècle a-t-elle été favorisée par l'existence d'un archétype déjà bien connu par les agriculteurs africains: *Voandzeia subterranea* (L.) Thou. Si aujourd'hui, par les exportations dont elle est à l'origine, l'arachide occupe parfois une place considérable dans l'économie de ces régions, c'est également, partout, une plante vivrière. En Côte d'Ivoire, en particulier, l'essentiel de la production est destiné à la consommation locale, au travers des circuits commerciaux traditionnels.

L'apparition, à la fin des années 70, puis le développement dans cette région de la rouille de l'arachide fut certainement l'une des principales raisons pour initier ce projet, et c'est essentiellement sur cette maladie que, jusqu'à présent, les efforts se sont concentrés. Les objectifs des études entreprises sur la rouille de l'arachide sont d'améliorer les connaissances sur la biologie de son agent, *Puccinia arachidis* Speg., et de rassembler les informations nécessaires en vue du contrôle de cette maladie. Le thème central des travaux qui constituent cette thèse est l'étude des mécanismes épidémiologiques de la rouille de l'arachide, soit au niveau de la plante ou de la feuille (processus monocyclique: chapitres 2, 3 et 4), soit au niveau de la parcelle (processus polycyclique: chapitres 5 et 6).

Le projet sur la rouille de l'arachide comporte, par ailleurs, deux approches permettant d'effectuer une synthèse des informations recueillies, et de proposer des alternatives pour lutter contre la maladie. La première consiste à rassembler l'ensemble des résultats et les hypothèses disponibles sur le déroulement du processus monocyclique du parasite et, d'une manière aussi simplifiée que possible, sur la croissance et le développement de l'hôte, afin d'élaborer un modèle simplifié de simulation dynamique du parasite. L'objectif principal de ce modèle est de simuler le comportement au champ d'une variété d'arachide (représenté par sa courbe épidémique) compte tenu de ses caractéristiques en laboratoire, mesurées par ses composantes de résistance. Cet effort de modélisation est en cours; il a contribué déjà au développement de

ce projet de recherche en permettant d'identifier des lacunes dans le dossier d'information, de réorienter les expérimentations, et de formaliser les résultats obtenus. Cependant, dans ce domaine, beaucoup d'efforts sont encore nécessaires, et il n'est question de simulation que dans les perspectives de la discussion finale de cette thèse.

La seconde approche permettant une synthèse dérive du cadre lui même du projet: l'étude de la rouille de l'arachide dans son cadre spontané, les cultures traditionnelles de Côte d'Ivoire, qui sont abordées au travers d'une enquête. L'analyse de cette enquête, en effet, a permis d'évaluer – qualitativement – un bon nombre des résultats des études expérimentales. Ainsi, cette étude débute (chapitre 1), et finit (chapitre 8), sur l'observation puis l'analyse de la rouille de l'arachide dans les agrosystèmes traditionnels de Côte d'Ivoire.

1. Enquête sur les maladies fongiques de l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) en Côte d'Ivoire. I. Méthodes d'enquête et étude descriptive : les conditions culturales et les principales maladies

S. SAVARY

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

Résumé

Les maladies fongiques de l'arachide (*Arachis hypogaea*) ont fait l'objet d'une enquête, effectuée dans différentes régions de Côte d'Ivoire, entre 1982 et 1984. Les méthodes utilisées au cours de l'enquête et pour son analyse sont présentées. Une analyse préliminaire des résultats, qui concernent spécialement quelques maladies foliaires, et particulièrement la rouille, due à *Puccinia arachidis*, est proposée. Les résultats obtenus montrent la très grande variabilité des climats et des techniques culturales associés à la culture de l'arachide. Le cortège parasitaire de cette plante est considérable: 16 champignons phytopathogènes différents ont été recensés, dont 6 sont largement répandus dans toutes les régions de culture. Une analyse factorielle des correspondances est réalisée, qui permet de décrire l'évolution moyenne du pathosystème multiple: arachide - rouille - cercosporioses - agents de flétrissement. La notion d'endémicité en milieu tropical est également analysée dans le cas des principales maladies foliaires (rouille et cercosporioses). Le développement des épidémies de rouille, en particulier, est principalement attribué à l'endémicité de cette maladie dans le Sud de la Côte d'Ivoire, où des épidémies explosives se produisent régulièrement. Chaque année, des épidémies de rouille se développent également dans le Nord et le Centre, dont l'inoculum primaire proviendrait, au moins pour l'essentiel, du Sud de la Côte d'Ivoire. L'intensification agricole, enfin, est perçue comme susceptible de favoriser fortement cette maladie.

Mots clés additionnels: *Cercosporidium personatum*, *Cercospora arachidicola*, incidence, sévérité, sources d'inoculum, période et techniques culturales, indice de pluviométrie antérieure, codage de variables quantitatives, tableau de contingence, analyse factorielle des correspondances.

Abstract

A survey of fungal diseases of groundnut (Arachis hypogaea L.) in Ivory Coast. I. Survey methods. A descriptive study of the cropping techniques and of the epidemiological characteristics of the main diseases.

Groundnut diseases were surveyed in the various traditional cropping regions of Ivory Coast during 1982, 1983 and 1984. The methods used during the survey are described. A preliminary analysis of the results aimed at a characterization of a complex, multiple pathosystem is presented. The analysis especially focuses upon some foliar diseases, and particularly on rust, caused by *Puccinia arachidis*. The results show the great variability of the climates and of the agricultural techniques which are associated to groundnut cropping. The list of the fungal pathogens which affect groundnut is long: 16 have been identified during the survey, of which 6 are omnipresent in the various regions. A

correspondence analysis was performed, allowing to describe the average development of the multiple pathosystem : groundnut-rust-leafspot-wilting fungi. Endemicity in tropical pathosystems is also analyzed in the case of the main foliar diseases (rust and *Cercospora* leafspots). More specifically, the epidemiology of groundnut rust in southern Ivory Coast is interpreted as regular, explosive epidemics developping on an endemic background. Every year epidemics develop in the northern and central areas too, most of their primary inoculum supposedly originating from the infested southern crops. Probably, intensification of agriculture will strongly favour rust disease.

Additional keywords : *Cercosporidium personatum*, *Cercospora arachidicola*, incidence, severity, inoculum sources, cropping techniques and periods, previous rainfall index, coding of qualitative variables, contingency tables, correspondence analysis.

Introduction

Les données phytopathologiques concernant la culture de l'arachide en Côte d'Ivoire sont relativement anciennes, puisque les inventaires les plus récents sont ceux effectués par Resplandy *et al.* (1954) et Chevaugon (1956). Des informations ont, par ailleurs, été rassemblées par Lourd et Huguenin en 1977 (résultats non publiés) sur la répartition de la rouille de l'arachide (*Arachis hypogaea* L., due à *Puccinia arachidis* Speg.) dans ce pays. Ces auteurs y avaient, en effet, rencontré pour la première fois cette maladie en 1976. La culture de l'arachide, selon les données du Ministère de l'Agriculture de Côte d'Ivoire (1975) occupe pourtant environ 60 000 ha, ce chiffre comprenant les associations culturales. Des projets d'intensification de cette culture sont par ailleurs développés. Une enquête phytopathologique a donc été réalisée dont les objectifs sont multiples: compléter la liste de champignons phytopathogènes déjà existante (Chevaugon, 1956), décrire la répartition des principaux parasites dans différentes régions en fonction des cycles culturaux successifs, enfin aborder l'analyse des épidémies des principaux parasites foliaires, et, particulièrement, de la rouille.

L'objectif de la présente étude est d'exposer les méthodes qui ont été employées pour réaliser et analyser cette enquête, ainsi que d'en donner les principaux résultats descriptifs.

La Côte d'Ivoire comprend des régions extrêmement diverses, notamment par leurs climats, et les contextes écologiques où les cultures d'arachide sont plongées induisent des différences considérables dans leurs aspects, en général, et dans leurs pathologies, en particulier. Cette diversité, objet de l'étude par enquête, est déroutante. On a tenté ici une synthèse d'informations afin de proposer un schéma moyen de l'évolution d'une culture d'arachide, comme élément de référence pour de futures analyses.

L'étude de la notion d'endémicité (Van der Plank, 1975; Butt et Royle 1978;

Zedoks et Schein, 1979), et de sa signification en milieu tropical a donné lieu à une analyse formelle par Putter (1978). Cette étude, qui est fondée sur la comparaison des pathosystèmes (Robinson, 1976; Zedoks et Schein, 1979): *Phytophthora infestans* / pomme de terre (en zone tempérée) et *P. colocasiae* / taro (*Colocasia esculenta*, en zone tropicale humide), aboutit à présenter l'endémicité comme une caractéristique des pathosystèmes des régions tropicales humides. Le fonctionnement du pathosystème *P. colocasiae* /taro y est en effet décrit comme une succession d'explosions épidémiques annuelles, sur un fond endémique permanent lié à une culture de cycle long et continuellement remise en place dans l'année. L'importance de la notion d'endémicité est évaluée dans le cas des parasites foliaires de l'arachide, dans la perspective d'étendre l'analyse de Putter (1978) à une culture dont le cycle est court, en culture continue ou non, et en zone tropicale humide à saison sèche courte ou longue (Monteny et Lhomme, 1980). Cette analyse revêt un intérêt particulier dans le cas de la rouille de l'arachide, maladie qui semble récemment introduite en Afrique de l'Ouest (McDonald et Emechebe, 1978; Subrahmanyam et al., 1985), et pour laquelle de nombreuses observations de terrain suggèrent une dissémination aérienne à grande distance (Wells, 1962; Thompson et Smith, 1971; O'Brien, 1977; Subrahmanyam et McDonald, 1982; Zambettakis, comm. pers.).

Méthodes

Les résultats qui sont présentés, et partiellement analysés ici, proviennent d'une enquête effectuée dans plusieurs régions de Côte d'Ivoire (Fig. 1), de septembre 1982 à décembre 1984. Ces régions ont été choisies en fonction de l'importance très variable de l'arachide dans les systèmes de culture, ainsi que des grandes différences dans les conditions climatiques auxquelles la culture est soumise. A cet égard, on peut considérer que les régions de l'enquête sont représentatives d'une grande partie des conditions de milieu où l'arachide est cultivée en Afrique de l'Ouest (Gillier et Sylvestre, 1969; Guillaumet et Adjanohoun, 1971; Monteny et Lhomme, 1980).

La description des méthodes a volontairement été détaillée; l'ensemble des données pourra être utilisé au cours d'une analyse ultérieure dont les objectifs seront plus spécifiquement liés à l'étude épidémiologique de la rouille de l'arachide.

Les observations ont été réalisées dans les parcelles paysannes rencontrées au cours d'une série de 17 missions. L'on n'a pas recherché à effectuer des notations sur les mêmes champs à plusieurs stades successifs. De ce fait, la population de champs visités peut être considérée comme issue d'un

Fig. 1. Les régions de Côte d'Ivoire où l'enquête a été effectuée. Les carrés noirs indiquent les positions des stations où les températures (t_L , t_N) ont été enregistrées, les cercles noirs, les stations d'enregistrement des pluviométries (p). Les nombres indiquent les densités régionales des cultures d'arachide (D, source : Ministère de l'Agriculture de Côte d'Ivoire, 1975).

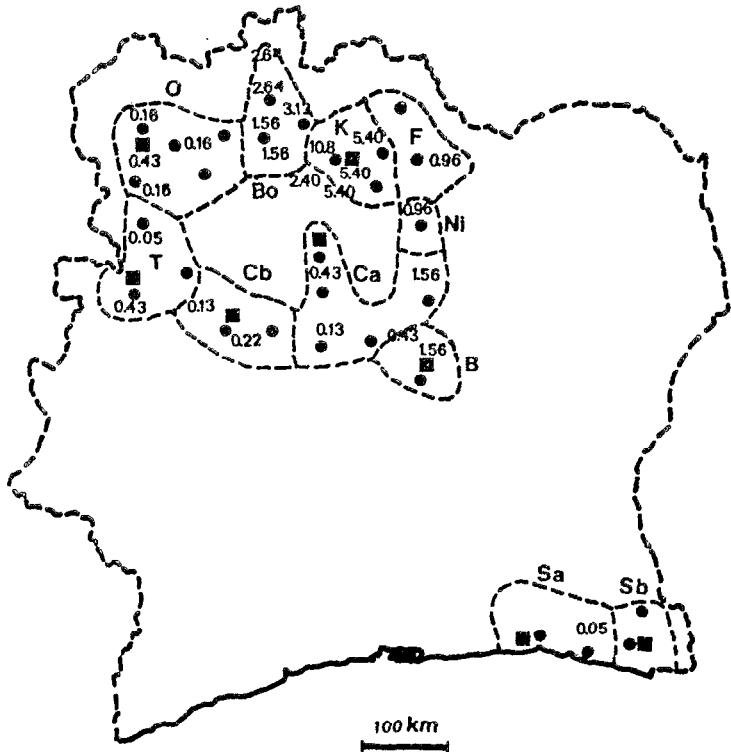


Fig. 1. The regions of Ivory Coast where the survey was conducted. Solid squares indicate the temperature stations (t_L , t_N) and solid circles the rainfall stations (p). Figures are the values of the regional density of groundnut crops (D, source : Ministry of Agriculture of Ivory Coast, 1975).

tirage au hasard effectué aux différents stades du développement des cultures. Les données permettent donc une démarche à la fois cinétique et régionale.

L'enquête s'est déroulée en deux étapes. La première (fin de cycle 1982), préliminaire, visait à mettre à l'épreuve les méthodes envisagées, et à les évaluer. Elle porte sur 30 champs et a eu pour conséquence l'insertion de nouvelles variables (tab. 1) dans l'enquête. La seconde étape est représentée par 279 champs notés à partir de février 1983.

Systèmes de notation. Trois maladies foliaires (la rouille et les cercosporioses dues à *Cercosporidium personatum* (Berk. & Curt.) Deighton et *Cercospora arachidicola* Hori) font l'objet de notations de sévérités, et trois maladies des racines ou des collets (dues à *Aspergillus niger* van Tieg., *Sclerotium (Corticium) rolfsii* Sacc. et *Botryodiplodia* sp.), de notations d'incidence (Zadoks et Schein, 1979).

La notation pour la rouille fait intervenir trois notes, données à 3 rangs foliaires (3^e, 5^e et dernier, du haut vers le bas : R3, R5 et RDF), en suivant la tige principale de chaque plante notée. On utilise pour cela l'échelle de maladie schématique de la figure 2. Cette échelle de sévérité a été élaborée selon les normes établies par Clive James (1974); elle est construite selon une loi d'accroissement exponentielle (de base 2) de la densité de lésions (Eskes et Thoma-Braghini, 1981). La moyenne des trois notations foliaires est corrigée par la proportion (I/T) de feuilles atteintes sur la tige principale, où I représente le nombre de feuilles infectées. T, le nombre de feuilles vivantes sur la tige, est la différence entre le nombre de feuilles émises (F) et le nombre de feuilles mortes ou manquantes (FM). La formule utilisée est donc:

$$R = (I/T) \times (R3 + R5 + RDF) / 3 \quad [\%]$$

Cette notation est effectuée sur 10 plantes par parcelle afin d'obtenir une sévérité moyenne. Habituellement, la sévérité exprime le pourcentage de surface malade (Clive James, 1974); ici, on a préféré l'exprimer en pourcentage de maladie (Zadoks et Schein, 1979): 100 % de maladie correspond à environ 30 % de surface foliaire couverte de lésions.

Le système de notation pour les cercosporioses est dérivé de celui développé par Chevaugéon (1952): le nombre de lésions est décompté sur la cinquième (C5) et sixième (C6) feuille, à partir de l'apex de la tige principale, sur chaque plante notée. L'indice d'infection: (C5 + C6)/2, qui en est tiré, est ensuite transformé en un pourcentage de surface foliaire colonisée, à partir d'un ajustement de cet indice à une échelle schématique de sévérité (Dr Subrahmanyam, ICRISAT, comm. pers.). La sévérité des cercosporioses est ensuite répartie entre les deux agents (*C. personatum*: P, et *C. arachidicola*: A) selon la proportion de lésions observées dans le champ, ou sur un échantillon d'herbier en provenant. Les sévérités des deux cercosporioses dans chaque champ correspondent aux moyennes des observations effectuées sur 10 plantes.

L'incidence d'une maladie est le nombre d'unités végétales atteintes exprimé en pourcentage de la population totale (Clive James, 1974). Pour les maladies causant un flétrissement, l'unité végétale choisie est la plante. On a

Fig. 2. Echelle schématique de référence pour estimer la sévérité de la rouille de l'arachide. Les classes (à partir de la classe 2) ont été construites en prenant comme valeur médiane du nombre de lésions par foliole le nombre: $2^{(N+2)}$, où N est le numéro de la classe. La taille des folioles dessinées correspond à la moyenne d'une variété locale de cycle court (dimensions moyennes : 4.3 x 2.5 cm).




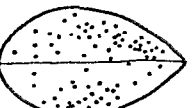
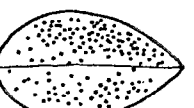

Classes de sévérité	Nombre de pustules cm ²			Sévérité (%)	
	minimal	maximal	moyen		
0			0	0	
1		0.12	0.61	0.36	1.2
2		0.62	2.42	1.58	5.1
3		2.43	6.06	4.24	13.7
4		6.07	12.1	9.09	29.3
5		12.2	24.3	18.2	58.6
6		24.4	<40	31	100

Fig. 2. Standard area diagram for rust severity assessment. Centres of classes (from class 2) are defined by their numbers of pustules: $2^{(N+2)}$, where N is the class number. The size of leaflets corresponds to the mean length and width of a short-cycle local variety (mean dimensions : 4.3 x 2.5 cm).

également utilisé des incidences pour les parasites foliaires; dans ce cas, l'unité végétale est le champ. Lorsque des flétrissements sont observés, ceux-ci sont dénombrés sur une partie du champ correspondant à une centaine de plantes. Les symptômes sont généralement suffisamment explicites pour pouvoir être attribués à *C. rolfsii* ("stem rot"), *A. niger* ("crown rot"), ou *Botryodiplodia* sp. ("collar rot", Porter et al., 1984). Les pourcentages de flétrissements sont alors répartis entre ces trois agents, puis transformés en quatre classes d'incidence (0: pas de plante atteinte; 1: moins de 1 plante; 2: 1 à 5 plantes; 3: 5 ou plus de 5 plantes atteintes, sur 100).

Inventaire phytopathologique. Dans de nombreux cas, cependant, les symptômes observés n'ont pas pu être immédiatement identifiés. Les identifications ont été réalisées au laboratoire grâce aux échantillons récoltés, par observation directe au microscope ou après isolement. Les isollements de routine sont effectués sur un milieu malt-agar.

Croissance et développement des plantes. Techniques culturales. La croissance des plantes est estimée sur les plantes faisant l'objet de notations de rouille et de cercosporioses, par le nombre moyen de feuilles émises (F) et de feuilles mortes ou manquantes (FM) sur la tige principale. Le stade de développement (STD) est estimé selon l'échelle décrite par Boote (1982), légèrement modifiée pour obtenir 10 classes de développement (Tabl. 1). L'estimation de la durée totale du cycle (distribué en trois classes : 90, 120 et 145 jours) de la culture, et donc, de la durée de chaque stade de développement, permet d'estimer, pour chaque parcelle, le temps écoulé depuis le semis (AGE), et de lui attribuer une date approximative de semis (ds), qui est exprimée en jour depuis le 1^{er} janvier de l'année courante. A partir de la variable ds, on calcule dsr, la date de semis régionale moyenne, et Sds, l'écart-type de la date de semis régionale moyenne. La densité des cultures d'arachide dans chaque région (D) est tirée du recensement de l'agriculture du Ministre de l'Agriculture de Côte d'Ivoire (1975). D est exprimée en pourcentage de la surface totale physique cultivée avec de l'arachide (y compris les cultures mixtes). Quelques observations qualitatives complètent les relevés pour chaque parcelle, concernant sa mise en place, ou son entretien (variables: BP, PM, DS, MH, tableau 1).

Données climatiques. Les données climatiques proviennent des services météorologiques de la Côte d'Ivoire (ANAM). Elles comprennent: les moyennes décennales des températures maximales et minimales pour 8 stations (Fig. 1) et les sommes des pluies par décades pour 26 stations. Des zones afférentes à chacune de ces stations sont délimitées. A chaque parcelle, on peut alors attribuer des estimations des températures moyennes maximales et minimales pour la décade précédent de 10 jours l'exécution des notations (tX et tN). De

même, on appelle p la pluviométrie décadaire entre 10 et 20 jours avant la visite de chaque parcelle.

Tableau 1. Liste des variables. Les unités employées sont indiquées entre crochets. Les variables marquées d'un¹ n'ont été mesurées qu'en 1983 et 1984.

Intensités des maladies

- R : sévérité de rouille [%]
- P : sévérité de *C. personatum* ("late leaf-spot"). [%]
- A : sévérité de *C. brachidicola* ("early leaf-spot"). [%]
- Codage des sévérités : 6 classes : 0;]0, 0.01];]0.01, 1];]1, 5];]5, 20];]20, 100].
- N¹ : incidence de *A. niger* [%]
- Cr¹ : incidence de *C. rottsii* [%]
- B¹ : incidence de *Botryodiplodia* sp. [%]
- Codage des incidences : 4 classes : 0;]0, 1];]1, 5];]5, 100].

Variables climatiques

- p : pluviométrie décadaire cumulée pour la période : 10 à 20 jours avant les notations. [mm]
- Codage des pluviométries : 4 classes : 0;]0, 30];]30, 100];]100, 1000].
- I1 et I2 : indices de pluies antérieures (Chevallier, 1983), pour deux coefficients d'ajustement, voir texte. [mm]
- Codage pour I1 : 4 classes :]0, 250],]250, 350],]350, 450],]450, 1000].
- Codage pour I2 : 4 classes :]0, 125],]125, 200],]200, 300],]300, 1000].
- TX : moyenne des températures maximales entre 10 et 20 jours avant les notations. [°C]
- TN : moyenne des températures minimales entre 10 et 20 jours avant les notations. [°C]

Âge et développement des plantes.

- STD : stades de développement (Boote, 1982). Echelle de 10 stades. [-]
- AGE : âge estimé de la culture, en jours depuis le semis. [jour]
- Codage de l'âge : 6 classes :]0, 30];]30, 50];]50, 70];]70, 90];]90, 110];]110, 145].

Densités des cultures et techniques culturales.

- D : densité de la culture dans la région, en pourcent de la surface totale physique [%]
- Codage de la densité de la culture : 4 classes :]0, 0.01],]0.01, 2],]2, 4],]4, 10].
- ds : date de semis [jour]
- dsr : date moyenne régionale de semis [jour]
- Sds : écart-type de la date régionale de semis. [jour]
- BP¹ : cultures sur billons (BP=0) ou à plat (BP=1). [-]
- PM¹ : cultures pures (PM=0) ou mixtes : avec du niébé, de la tomate, du voandzou : PM=1 ; avec du coton, du mil, de l'ansas, du taro : PM=2 ; avec du maïs, du manioc, du sorgho : PM=3. [-]
- DS¹ : densité de semis : "peu dense" (DS=1), "moyen" (DS=2), "dense" (DS=3). [-]
- MH¹ : enherbement : "faible" (MH=1), "moyen" (MH=2), "fort" (MH=3). [-]

Régions de l'enquête.

Sud (S) : Sa (Adiopodoumé), Sb (Aboisso).

Centre (C) : Ca (Mankono), Cb (Séguéla), B (Bouaké), Ni (Niakaramandougou), T (Touba).

Nord (N) : O (Odienné), Bo (Boundiali), K (Korhogo).

Table 1. List of variables. Units are given between brackets.

¹ denotes variables considered during 1983 and 1984 only.

Fig. 3. Evolutions des indices de précipitations antérieures dans deux régions. Les indices sont calculés à l'aide de la formule : $I_n = (I_{n-k} + p_n) \times \exp(-k \cdot a)$, avec : $k = 10$ jours, et $a = 0.01$ (I1) ou $a = 0.02$ (I2). On pose arbitrairement : $I_0 = 0$ pour la première décade de mars. Abscisses : temps (en mois). Ordonnées : p , I1, I2 (mm).

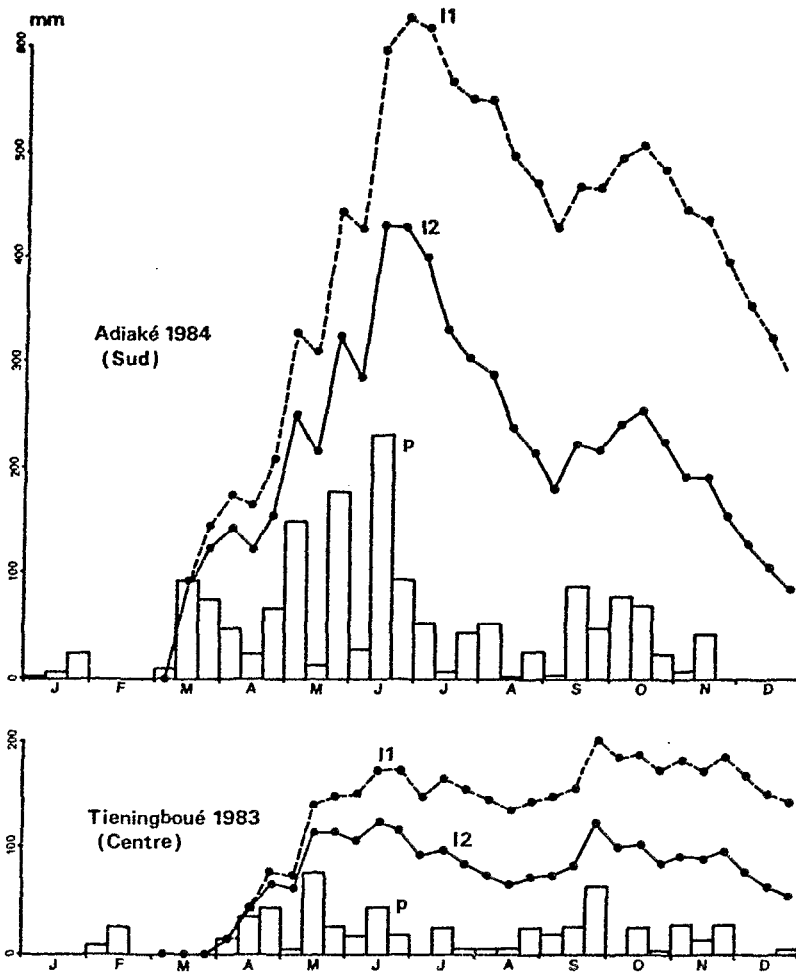


Fig. 3. Variation of previous rainfall indexes in two regions with time. Indexes are calculated as : $I_n = (I_{n-k} + p_n) \times \exp(-k \cdot a)$, with $k = 10$ days and $a = 0.01$ (I1) or $a = 0.02$ (I2). I_0 is set at 0 for the first ten days period of March. Abscissa : time (months). Ordinate : p , I1, I2 (mm).

Un indice des précipitations antérieures (Chevallier, 1983) a été également utilisé pour étudier l'effet possible des pluies sur le pathosystème multiple: arachide-rouille-cercosporioses. De tels indices sont habituellement utilisés pour décrire l'évolution de la réserve en eau du sol sous un régime pluviométrique donné :

$$I_n = (I_{n-k} + p_n) * \exp(-k \cdot \sigma), \quad [\text{mm}]$$

où I_n , l'indice à la date n , est une fonction de récurrence de l'indice précédent, I_{n-k} , calculé k jours plus tôt, de la pluie p_n survenue pendant les k jours, et d'un coefficient d'ajustement, σ . Ce dernier est usuellement une représentation de la capacité de rétention en eau du sol. Dans cette analyse, cependant, l'indice I doit décrire les conséquences des pluies sur le pathosystème après un certain délai, sa "mémoire" (Van der Plank, 1963). Deux valeurs ($\sigma = 0,01$ pour I_1 , et $\sigma = 0,02$ pour I_2) ont été attribuées arbitrairement à σ , afin de prendre en considération des mémoires à court et à long terme du pathosystème (Fig. 3).

Méthodes statistiques. L'analyse des résultats de l'enquête a été réalisée avec le logiciel statistique NDMS (Noirot, Desjardin, Mullon, Savy), élaboré dans le Service de Calculs du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé. La présente analyse fait essentiellement appel aux méthodes univariées, et, comme méthode multivariée, à l'analyse factorielle des correspondances (AFC, Benzecri et al., 1973). L'analyse des distributions de fréquence des différentes variables permet de définir des classes, dont le choix est lié aux tailles d'échantillon et à la recherche d'une certaine pertinence biologique. Ainsi, les distributions des sévérités de rouille et de cercosporioses (R, P et A) présentent-elles une forte dissymétrie: un grand nombre de champs (en début de cycle) sont indemnes, beaucoup sont légèrement touchés, et peu présentent des sévérités extrêmes. On a donc choisi un découpage selon des niveaux de sévérités décroissants selon une loi presque exponentielle (tabl. 1), pour tenir compte de cette distribution de fréquence, à partir d'une classe de champs indemnes, qui rend compte de leur non-infection apparente.

Lorsque le choix des différentes classes est établi, il est possible de coder (tabl. 1) les variables quantitatives et de construire des tableaux de contingence sur lesquels des AFC sont exécutées. La matrice de base de l'AFC décrite ici est constituée par les variables de sévérités (R, P, A), codées en variables qualitatives et groupées en deux tableaux de contingence juxtaposés: (R * P) et (R * A). Sur ce cadre de sévérités de maladies foliaires, on a superposé les variables codées décrivant l'âge (AGE), le stade (STD) et les

Tableau 2. Les conditions et techniques culturales de l'arachide en Côte d'Ivoire. Comparaison de quelques caractéristiques régionales.

- ¹ La liste et les abréviations pour les régions sont données dans le tableau 1.
² Valeurs du test de Chi-deux effectué sur les tableaux de contingence. Les nombres de champs sont ensuite transformés en pourcentages.
³ En % de la surface régionale totale.
⁴ En jours depuis le premier janvier de l'année courante; les moyennes sont suivies de leurs intervalles de confiance à $p < 0.001$.

	Régions ¹								Chi-deux ²	p.
	Sa	Sb	Ca+B+Ni	Cb	T	O	Bo	K		
Densité des cultures d'arachide (D) ³	0.05	0.05	0.13-1.56	0.13-0.22	0.05-0.13	0.16-0.43	0.96-2.64	0.96-10.80		
Date de semis (ds) ⁴	234 ±30	183 ±29	138 ±16	143 ±14	151 ±19	153 ±8	164 ±9	163 ±6		
Cycles										
— courts (%)	88.0	86.1	76.5	65.2	50.0	70.2	76.3	55.0	23	<0.005
— longs (%)	12.0	13.9	23.5	34.7	50.0	29.8	23.7	45.0		
Cultures (PM)										
— pures (%)	69.0	76.7	94.1	87.0	100	81.0	77.1	88.9	16	<0.0001
— mixtes (%)	31.0	23.3	5.9	13.0	0	19.0	22.9	11.1		
Cultures (BP)										
— sur billons (%)	19.2	13.3	26.5	26.1	19.2	47.6	88.6	100	14	<0.0001
— à plat (%)	80.7	86.7	73.5	73.9	80.8	52.4	11.4	0		
Semis (DS)										
— peu dense (%)	7.7	10.0	8.8	4.3	11.5	7.1	8.6	12.6		
— moyen (%)	84.6	86.6	76.5	95.7	46.2	76.2	85.7	85.7	27	<0.0005
— dense (%)	7.7	3.3	14.7	0	42.3	16.7	5.7	1.6		
Enherbement (MH)										
— faible (%)	42.3	40.0	20.6	26.1	46.1	33.3	31.4	28.6		
— moyen (%)	57.7	50.0	70.6	60.9	38.4	57.1	34.3	60.3	28	<0.0005
— fort (%)	0	10.0	8.8	13.0	15.4	9.5	34.3	11.1		

Table 2. Cropping conditions and cultural techniques of groundnut in Ivory Coast. Comparison of characteristics between regions.

- ¹ The list of surveyed regions and their symbols are given in table 1.
² Chi-square test values are calculated on contingency tables. Field numbers are then transformed in percentages.
³ In percent of the total area of the region.
⁴ In days from 1st january of the current year. Means are followed by their confidence intervals at $p < 0.001$.

incidences des parasites des racines et du collet (Cr, N, B) sous forme de nouveaux tableaux de contingence, de base commune R : (R * AGE), (R * STD), (R * Cr), (R * N), (R * B).

L'interprétation des graphiques issus de l'AFC est fondée sur une métrique du Chi-2. La proximité de deux points signifie qu'ils ont un spectre comparable pour la variable de référence (R). D'autre part, la proximité d'un point par rapport à un axe est l'indice d'un pourcentage élevé pour ce point de l'inertie expliquée par l'axe, et réciproquement (de Lagarde, 1983). Pratiquement, on raisonne en termes de proximités de points (la signification d'une proximité croissant comme le carré de la distance à l'origine) et en termes d'itinéraires, les variables, pour la plupart, relèvent de processus continus, et étant codées dans un ordre croissant.

Tableau 3. Les conditions climatiques régionales pendant l'enquête : analyse de variance.

¹ La liste des abréviations est donnée dans le tableau 1.

² Valeur du test de Fisher après une analyse de variance à une dimension.

³ La liste des variables climatiques est donnée dans le tableau 1.

⁴ Les valeurs du tableau sont les moyennes, pour chaque variable, des données correspondant aux champs de chaque région (3 années)

	Régions ¹								F ²	p
	Sa	Sb	Ca+Ni+B	Cb	T	O	Bo	K		
°p ³	61.1 ⁴	150.2	39.8	34.3	45.2	71.6	56.4	57.2	12.1	<0.0001
12 ³	199.7	315.0	126.9	176.8	218.9	263.5	203.9	215.2	11.4	<0.0001
11 ³	430.4	540.3	205.7	272.7	344.8	406.3	328.0	360.9	18.9	<0.0001
tx ³	29.0	28.6	31.1	30.4	29.1	30.3	30.3	30.6	14.9	<0.0001
tn ³	22.9	22.7	21.5	21.7	19.7	21.4	20.3	20.3	28.1	<0.0001

Table 3. Regional weather conditions during the survey : analysis of variance.

¹ The list of the surveyed regions and their symbols are given in Table 1.

² Fisher's F-test values after a one-way ANOVA

³ The list of weather variables is given in Table 1.

⁴ Entries are means of values corresponding to each field in each regions (3 years).

Résultats

Les conditions de la culture de l'arachide en Côte d'Ivoire. Dans le tableau 2, on a rassemblé quelques informations concernant les techniques culturales appliquées à l'arachide dans les régions de Côte d'Ivoire soumises à l'enquête. On y distingue des régions où la culture de l'arachide est très fréquen-

Tableau 4. Inventaire des parasites fongiques de l'arachide rencontrées au cours de l'enquête. Leur incidence est indiquée qualitativement (+, ++ et +++). Les agents décrits par Resplandy *et al.* (1954) sont marqués d'un +.

Agents	Organe attaqué	Symptômes	Incidence	Liste de Resplandy et al. (1954)
• <i>Puccinia arachidis</i>	feuilles, stipules, tiges	rouille	+++	
• <i>Cercosporidium personatum</i>	feuilles, tiges	taches foliaires	+++	+
• <i>Cercospora arachidicola</i>	feuilles, tiges	taches foliaires	+++	
• <i>Leptosphaerulina crassicae</i>	feuilles	taches foliaires	++	
• <i>Phoma arachidicola</i>	feuilles	taches foliaires	++	+
• <i>Pestalotiopsis arachidis</i>	feuilles	taches foliaires	+	
• <i>Helminthosporium</i> sp.	feuilles	taches foliaires	+	
• <i>Ascochyta arachidicola</i>	feuilles	taches foliaires	+	
• <i>Alternaria arachidis</i>	feuilles	taches foliaires	+	
• <i>Gloeosporium</i> sp.	feuilles	taches foliaires	+	+
• <i>Cladosporium</i> sp.	feuilles	taches foliaires	+	
• <i>Sclerotium rolfsii</i>	collets, tiges, feuilles	réseau mycélien, flétrissement	+++	+
• <i>Aspergillus niger</i>	collets	flétrissement	+++	+
• <i>Botryodiplodia</i> sp.	collet, base de tiges	flétrissement	++	
• <i>Rhizoctonia solani</i>	feuilles, tiges	réseau mycélien, taches foliaires, flétrissement	+	
• <i>Aspergillus flavus</i>	plantules	fonte de semis	+	

Table 4. List of fungal diseases of groundnut found in the survey. Their incidence is qualitatively classed (+, ++, and +++). Those described by Resplandy et al. (1954) are indicated (+).

te (Bo et K) et d'autres où elle est rare (Sa, Sb). De même, les dates de semis varient beaucoup, et plus encore, leurs étallements: les semis peuvent être groupés (O, Bo, K) ou, au contraire, très étalés (Sa, Sb). Dans ce dernier cas, il

n'y a guère que deux mois dans l'année où les semis n'aient pas lieu. Les durées des cycles varient également: ils sont généralement plus longs dans les régions septentrionales (K) ou centrales (T) de la zone couverte par l'enquête. Enfin, les quelques techniques culturales prises en considération (PM, BP, DS et MH) indiquent d'importantes différences régionales.

A partir de ce tableau, il est possible de distinguer deux types de régions opposés. Dans un premier type, représenté par la région de Korhogo (K), d'importantes surfaces sont semées, dans un délai très court, avec des cultivars d'arachide de cycle souvent long; ces cultures sont le plus souvent pures et toujours implantées sur billons; les semis sont enfin assez lâches et l'enherbement des parcelles est relativement élevé. Ces cultures se situent dans une zone d'agriculture semi intensive (Moreno, 1985). Le second type est représenté par les régions du Sud et spécialement Sa. Les semis y sont effectués presque toute l'année, avec des variétés à cycle court, et sur des surfaces très réduites; les cultures sont souvent mixtes, le plus souvent implantées à plat, avec des densités moyennes; l'enherbement, enfin, est faible en général, ce qui indique un suivi attentif de la culture. Ces parcelles sont cultivées selon des méthodes qui s'apparentent, à certains égards, à celles des cultures maraîchères. Elles sont situées dans une région d'agriculture partiellement itinérante.

Les conditions climatiques régionales moyennes peuvent être comparées dans le tableau 3. On y note en particulier les différences de températures moyennes avec la latitude, ainsi que les différences de pluviométrie. A cet égard, on remarque que les régions Sud (spécialement Sa) ne sont pas nécessairement exemptes de périodes de sécheresse.

Inventaire phytopathologique. Un grand nombre de parasites fongiques affecte l'arachide en Côte d'Ivoire. La liste des agents rencontrés au cours de l'enquête est dressée dans le tableau 4. On y note, en particulier, le nombre de parasites foliaires, source occasionnelle de difficultés dans les notations.

Les principales maladies fongiques de l'arachide. Dans cette liste, tous les agents ne sont pas à retenir au plan agronomique, la plupart d'entre eux n'ayant, probablement, qu'une incidence modeste et un effet le plus souvent minime sur les rendements. Seuls les six parasites les plus importants ont été pris en considération dans les notations: *P. arachidis*, *C. personatum* et *C. arachidicola*, pour les parasites foliaires, *C. rolfii*, *A. niger* et *Botryodiplodia* sp., pour les agents de flétrissement.

Dans le tableau 5 sont rassemblées les moyennes générales, sur l'ensemble

de l'enquête (309 champs) des sévérités et incidences de différentes maladies en fonction des régions. Les régions qui sont fortement affectées par la rouille (K, Sa, T), par la cercosporiose à *C. personatum* (Sb, Sa, surtout, mais aussi T, O, Cb), ou par la cercosporiose à *C. arachidicola* (T, Cb, Ca + Ni + B), diffèrent. On constate particulièrement que ce sont les régions qui présentent le plus de différences climatiques et agronomiques (Sa et K) qui présentent des niveaux similairement élevés de rouille au moment de la récolte. Des différences régionales apparaissent également pour les agents de flétrissement. La région Centre (Ca + Ni + B), en particulier) est spécialement affectée par *A. niger* et *C. ralfsii*. Ce dernier parasite est également important dans une partie de la région Sud (Sb). Ce tableau indique, enfin, que tous les parasites considérés, à l'exception de *Batryadiplodia* sp., sont présents dans toutes les régions de l'enquête.

Le faciès parasitaire moyen d'un champ d'arachide : analyse cinétique préliminaire. La figure 4 représente le résultat de l'AFC effectuée sur le fichier correspondant aux années 1983 et 1984 (279 champs) où les six principales maladies de l'arachide étaient notées dans chaque parcelle. Les axes 1 et 2 du graphique expliquent $72.5 + 18.4 = 90.9$ % de la variance de l'échantillon analysé. Par ailleurs, respectivement 57.5, 53.5, et 55.6 % des variations de R, P et A sont expliquées, en moyenne, par l'axe 1. Pour l'axe 2 ces valeurs sont 26.1, 36.7 et 15.6 %, respectivement. Les variables R et P sont donc très bien expliquées par ces deux axes, tandis que A l'est légèrement moins bien.

Le premier axe est fortement expliqué par les points (marqué par des triangles) RO et PO (absence de rouille et de *C. personatum*); il peut être interprété comme un axe d'infection par la rouille et la cercosporiose à *C. personatum*, croissant de la droite vers la gauche. L'axe 2 oppose les points (carrés) R1 et P1, d'une part, R5 et P5, d'autre part, qui apportent tous des contributions importantes à cet axe. L'axe 2 peut donc être interprété comme un axe de multiplication de ces deux maladies (à l'intérieur d'un champ).

Sur ce graphique, on peut suivre le développement de la culture et de ses maladies dans un espace vectoriel à deux dimensions défini par les axes 1 et 2. Chacune des variables est représentée par une famille de points qui correspondent à des classes successives. Les points d'une même famille peuvent être reliés entre eux pour représenter un gradient croissant selon un itinéraire de développement (STD), d'âge (AGE), ou d'intensification des maladies (R, P, A, Cr, B, N). Ainsi, l'itinéraire de la variable AGE part d'une région du graphe où les sévérités R et P sont basses vers une région où ces sévérités sont élevées. Comme celui de AGE, l'itinéraire de la variable STD est très similaire à ceux de R et P. Ces deux itinéraires présentent, par ailleurs, des pas de longueurs

Tableau 5. Répartition des sévérités (parasites foliaires) et des incidences (agents de flétrissement) moyennes des maladies en fonction des régions.

- ¹ La liste des régions est donnée dans le tableau 1.
- ² Valeurs du test de Fisher après une analyse de variance à une dimension. Les sévérités ont préalablement été transformées avec la fonction : $\log(x + 0.001)$.
- ³ Valeurs du test de Chi-2 réalisé sur les tableaux de contingence. Les nombres de champs ont ensuite été transformés en pourcentages.
- ⁴ Les données du tableau indiquent les moyennes des sévérités estimées dans les champs de chaque région (%).
- ⁵ Début de cycle, pour STD = 1, 2, 3 et 4.
- ⁶ Mi-cycle, pour STD = 5, 6, 7 et 8.
- ⁷ Fin de cycle, pour STD = 9 et 10.
- ⁸ Les données du tableau indiquent les incidences moyennes (I, %) et leur compléments (1) à 100.

Table 5. Mean severities (follar fungi) and incidences (wilt fungi) in the regions of the survey.

- ¹ The list of the surveyed regions and their symbols are given in Table 1.
- ² Fisher F-test values after a one-way ANOVA. Severities were previously transformed as $\log(x + 0.001)$.
- ³ Chi-2 test values on contingency tables. Numbers of fields were then transformed as percentages.
- ⁴ Entries are mean regional severities (%).
- ⁵ Young plants, with STD = 1, 2, 3, and 4.
- ⁶ Medium plants, with STD = 5, 6, 7, and 8.
- ⁷ Old plants, with STD = 9 and 10.
- ⁸ Entries are mean regional incidences (% , I) and their complement I to 100.

variables, ce qui, du fait du parallélisme des courbes, peut être interprété en termes de durées: le grand écart entre R0 et R1, comparé à l'écart R2-R3, indique qu'il faut plus de temps pour la contamination des champs que pour l'intensification de la maladie. De même, le léger accroissement du pas (R4-R5 comparé à R2-R3 ou R3-R4) suggère qu'aux sévérités élevées, l'intensification est plus lente.

L'itinéraire de la variable A est initialement parallèle, puis s'écarte, et enfin s'oppose à ceux de R et P. Ainsi, le point A5 est proche de R2 et P3, de même que de STD6 et AGE3, donc correspond à des plantes de stade et d'âge moyens. La transition A2-A3-A4-A5 s'effectue par ailleurs dans un sens opposé à AGE3-AGE4-AGE5-AGE6 et STD6-STD7-STD8-STD9.

Les variables Cr et N suivent des itinéraires totalement opposés à R et P: aux niveaux forts de rouille et de cercosporiose (*C. personatum*) correspondent des niveaux faibles des maladies dues à *C. rolfsii* et *A. niger*. La variable B, d'autre part, ne décrit pas un itinéraire particulier; il est à noter que *Batrachodipladia* sp. n'a été trouvé que dans 8 champs seulement.

Cinétique d'infection des champs par les parasites foliaires en

	Régions ¹								Moyennes	F ²	Chi-2	p
	Sa	Sb	Ca+B+Ni	Cb	T	O	Bo	K				
Parasites foliaires⁴												
<i>P. arachidis</i> (R)												
D ⁵	1.53	0.25	0.002	0.05	3.1	0.005	0.004	0.07	0.59	3.3		0.004
M ⁶	17.2	3.5	0.45	1.90	5.6	1.34	0.66	2.92	4.1	7.4		<0.0001
F ⁷	14.4	5.6	1.33	5.7	13.3	6.5	5.1	15.7	8.6	4.9		0.0001
<i>C. personatum</i> (P)												
D	0.18	4.6	0.04	0.002	3.0	0	0	0.002	0.76	2.6		0.02
M	20.4	9.4	0.64	4.7	8.2	4.2	2.01	0.83	6.2	3.6		0.002
F	35.9	38.4	13.7	22.9	27.6	23.5	10.6	9.5	23.0	3.2		0.005
<i>C. arachidicola</i> (A)												
D	0.04	0.002	0.11	0.01	2.68	0.009	0.005	0.01	0.34	3.3		0.005
M	0.33	0.09	3.9	10.7	11.8	6.6	11.4	2.44	6.2	9.4		<0.0001
F	0.78	0.30	21.2	21.4	22.3	11.2	7.7	5.4	11.9	18.2		<0.0001
Agents de flétrissement^B												
<i>A. niger</i> (N)												
T	7.1		19.3		2.9		9.1	11.1	9.7		10.4	0.05
I	92.9		80.7		97.1		90.9	88.9				
<i>C. rolfsii</i> (Cr)												
T	14.3	37.1	41.2	13.0	11.5	15.9	15.2	11.1	19.7		22.5	0.002
I	85.7	62.9	58.8	87.0	88.5	84.1	84.8	88.8				
<i>Botryodiplodia</i> sp (B)												
T	8.8	0	0	0	0	3.2	4.8	5.7	2.9		-	-
I	91.2	100	100	100	100	96.8	95.2	94.3				

fonction des régions. Pour cette analyse, on considère les populations de champs présents dans les trois régions principales où l'enquête a été effectuée (Nord, Centre et Sud). On a choisi d'utiliser les incidences moyennes des maladies (leurs fréquences relatives, exprimées en pourcentages de champs infectés par région), qui représentent la progression des maladies dans l'espace, plutôt que des sévérités moyennes, qui traduisent à la fois la progression et la multiplication (Seem, 1984). L'attention s'est donc portée, à l'échelle du champ, sur l'exodémie ("exodemic", Robinson, 1976), en excluant l'ésodémie ("esodemic",

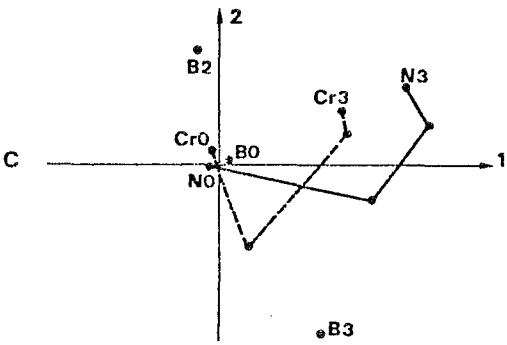
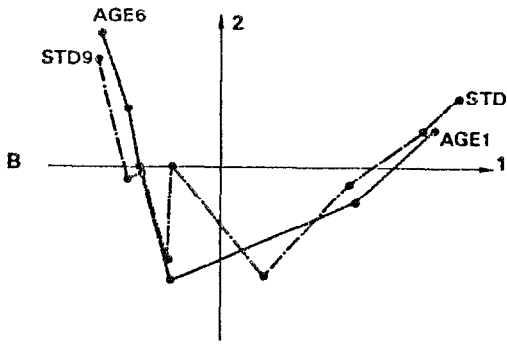
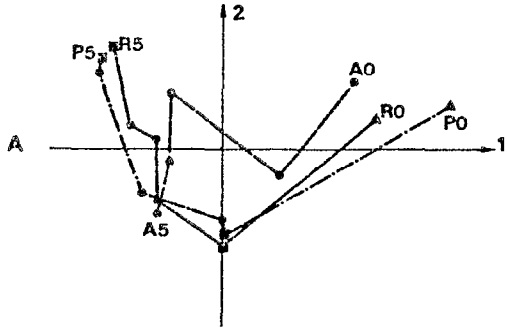


Fig. 4. Le développement des parasites fongiques dans une parcelle paysannale moyenne de Côte d'Ivoire : analyse factorielle des correspondances.

R : rouille, P : *C. personatum*, A : *C. arachidicola* (Fig. 4 A), AGE : âge de la parcelle depuis le semis, STD : stade de développement (Boote, 1982, Fig. 4 B), N : *A. niger*, Cr : *C. rolfsii*, B : *Botryodiplodia* sp. (Fig. 4 C). Les différentes classes représentant chaque variable codée (tabl. 1) sont représentées par des points. Ils sont reliés entre eux pour former des itinéraires, qui peuvent être parcourus dans le sens des indices croissants. Seuls les indices extrêmes sont indiqués. L'analyse (axes du graphique) est fondée sur les variables R, P et A. Deux groupes d'itinéraires s'opposent : R, P, STD et AGE, d'une part, et Cr et N, d'autre part. L'itinéraire de la variable A indique un comportement particulier de *C. arachidicola*. Ce graphe résume les tendances épidémiques différentes des parasites.

Fig. 4. Development of fungal diseases in the average small farmer's field in Ivory Coast : a correspondence analysis.

R : rust, P : *C. personatum*, A : *C. arachidicola* (Fig. 4 A), AGE : age of the field in days from sowing date, STD : development stage (Boote, 1982, Fig. 4 B), N : *A. niger*, Cr : *C. rolfsii*, B : *Botryodiplodia* sp. (Fig. 4 C). The points on the lines represent the sequential coded classes of each variable (tab. 1). Only the highest and the lowest classes are indicated and each line can be followed as a path. The analysis is based upon the contingency tables : (R * P) and (R * A). Two groups of paths are followed in opposite directions : R, P, STD, and AGE, and Cr and N. That of A indicates a special behaviour of *C. arachidicola*. This graph outlines the various epidemic trends.

Robinson, 1976). Pour permettre les comparaisons, les incidences sont calculées sur la base d'une échelle de temps physiologique constituée par les stades de développement de la culture.

Pour comparer l'allure des courbes d'incidence (Fig. 5), deux critères ont été utilisés. Le premier, dans une analyse transversale (Zadoks, 1972), porte sur les pentes initiales, en comparant les fréquences de champs (aux stades 1 à 5 inclus) indemnes ou précocement infectés par un parasite dans les trois régions, avec un test de chi-deux. Le second correspond à une analyse longitudinale des courbes: quatre étapes sont considérées dans le développement des plantes (STD= 1-2; 3-4-5; 6-7-8; 9-10), entre lesquelles on calcule les accroissements d'incidence, c'est à dire, la pente des courbes. Dans le cas de la rouille (Fig. 5A), les fréquences relatives de champs infectés sont successivement: 0, 29, 93, et 100% dans le Nord; 0, 38, 74, et 91% dans le Centre; et 0, 67, 100, et 100% dans le Sud. Les accroissements d'incidence sont donc: 29, 64 et 7% (Nord); 38, 36 et 17% (Centre); et: 67, 33, et 0% (Sud). Les valeurs successives des pentes peuvent être représentées par les fréquences absolues de champs infectés dans un sous-échantillon région/stade de taille constante ($n = 15$). Ces fréquences absolues sont comparées entre deux courbes prises deux à deux par un test de chi-deux.

La comparaison des pentes initiales des courbes indique que la contamination des champs par la rouille (Fig. 5A) est plus rapide ($p < 0.10$) dans les champs du Sud que dans ceux du Centre et du Nord. A cet égard, il n'apparaît pas

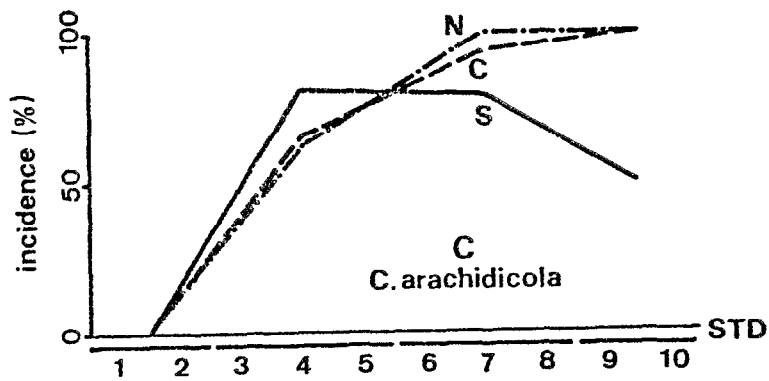
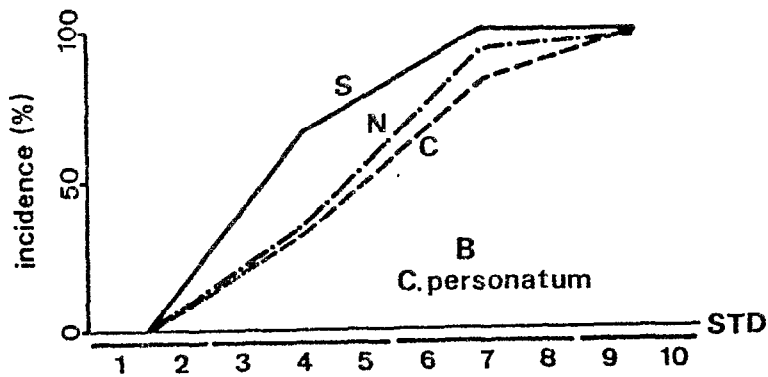
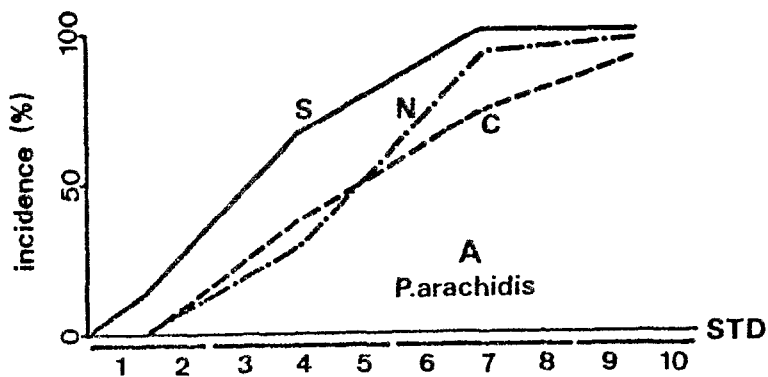


Fig. 5. Evolution de l'incidence des principales maladies foliaires de l'arachide au cours du temps dans trois grandes régions de Côte d'Ivoire. Les courbes concaves sont interprétées comme caractéristiques de maladies endémiques. Abscisses : développement des plantes mesuré en classes de stades (STD). Certaines classes ont été regroupées afin d'obtenir des échantillons suffisants (barres horizontales).

Ordonnées : incidence des maladies en pourcentage de champs infectés.

N : Nord (régions O, Bo, K, voir Fig. 1) ; C : Centres (Ca, Cb, Ni, T, B) ; S : Sud (Sa, Sb).

Fig. 5. Variation of incidences of the main foliar diseases of groundnut with time in three large regions of Ivory Coast. Concavity of curves is ascribed to endemicity of diseases.

Abscissa : development of plants as measured by their developmental stage (STD). Some stages are grouped to obtain sufficient sample sizes (horizontal bars).

Ordinate : incidence of diseases in percent of fields.

N : North (regions: O, Bo, K, see Fig. 1) ; C : Centre (Ca, Cb, Ni, T, B) ; S : South (Sa, Sb).

de différences significatives pour les cercosporioses (Fig. 5B et 5C). L'analyse longitudinale des accroissements d'incidence au cours du développement des plantes indique, pour la rouille, des différences significatives entre la région Sud, dont la pente est monotone, et les régions Centre ($p < 0.10$) et Nord ($p < 0.05$; dans ce dernier cas, la courbe présente un point d'inflexion). Pour *C. personatum*, les courbes pour le Nord et le Centre, avec leurs infléchissements, diffèrent ($p < 0.10$ dans les deux cas) de celle du Sud. De même, pour *C. arachidicola*, la courbe représentant le Sud, avec son plafonnement rapide, diffère de celles du Nord et du Centre ($p < 0.05$ dans les deux cas). Dans la figure 5, on distingue deux types opposés de courbes; le premier est représenté par l'incidence de la rouille dans le Sud, avec une pente monotone décroissante; le second est représenté par l'incidence de la rouille dans le Nord, avec une courbe sigmoïde (pente initiale faible et point d'inflexion).

Discussion

La culture de l'arachide : variabilité agronomique et homogénéité des agents pathogènes. Le tableau 2 montre les grandes variations dans les techniques culturales de l'arachide en Côte d'Ivoire. La période de culture augmente du Nord au Sud, où les semis sont très étalés dans le temps avec deux pics assez faiblement marqués (mars-mai et septembre-octobre). Dans la région Sud, il n'y a guère que deux mois où les semis n'aient pas lieu, ou soient du moins très rares. Des cultures de bas-fond y sont entretenues continuellement même aux périodes les plus sèches. Les informations du tableau 2 suggèrent, par ailleurs, un gradient d'intensification (Zadoks, 1974; Zadoks et Schein, 1979; Moreno, 1985) vers le Nord: la surface occupée par la culture, le nombre de champs, la spécialisation de l'agriculture (marquée par une diminution des associations), augmentent. Cependant il faut noter que les cultures du Sud bénéficient, du fait de la petite taille des parcelles et du fait de marchés plus

favorables, de soins attentifs (ce qui est suggéré par les variations d'enherbement). Dans aucune des régions couvertes par l'enquête, cependant, ne sont employés des engrais (J.P. Busnardo, IRAT, comm. pers.) ou des pesticides.

La variabilité des conditions agronomiques se superpose à la variabilité des conditions climatiques (tabl. 3). Elles contrastent avec la stabilité du spectre parasitaire: les six principaux parasites de l'arachide sont pratiquement présents dans toutes les régions (tabl. 5). Il n'en est cependant pas de même avec les parasites moins importants, dont la plupart présentent des répartitions régionales tranchées. D'autre part, les intensités des maladies les plus fréquentes varient beaucoup d'une région à l'autre (tabl. 5).

La liste des parasites identifiés au cours de l'enquête (tabl. 4) indique que la plupart des parasites importants de l'arachide sont présents en Côte d'Ivoire (Jackson et Bell, 1969; Porter *et al.*, 1984). Une augmentation sensible de leur nombre découle de cette enquête par rapport à la liste de Resplandy *et al.* (1954).

Développement moyen des parasites fongiques dans une parcelle paysannale. La figure 4 décrit le développement moyen d'un champ cultivé traditionnellement et de ses principales maladies. L'adjonction des variables décrivant le stade et l'âge des plantes permet d'en faire une interprétation relativement simple. Les itinéraires, parallèles et de même sens, du développement et de la croissance des plantes, et de l'intensification de la rouille (R) et de la cercosporiose à *C. personatum* (P), rendent compte des tendances épidémiques régulières de ces maladies dans le champ.

L'itinéraire correspondant à la cercosporiose à *C. arachidicola* ("early leaf-spot", A) qui indique, au contraire, une multiplication rapide de la maladie dès les stades jeunes des plantes, et un déclin lorsqu'elles approchent de la maturité. Ce comportement est en accord avec la littérature (Porter *et al.*, 1984). On observe également sur ce graphique les incidences fortes de *C. rolfsii* (Cr) et de *A. niger* (N) en correspondance avec des plantes jeunes, et le rapide déclin de ces maladies lorsque les plantes grandissent. Les valeurs nulles (Cr0, N0) des variables correspondant à ces maladies sont en positions centrales sur le graphique, ce qui indique que ces maladies sont habituellement absentes du champ d'âge moyen.

Les parasites foliaires: développements des épidémies et endémicité. Les trois principales maladies foliaires de l'arachide (rouille et cercosporioses) sont présentes partout en Côte d'Ivoire, mais leurs apparitions ne sont pas simultanées au cours du développement des cultures, et leurs progressions dans

les régions peuvent varier, comme l'indique la figure 5.

Le qualificatif "épidémique" fait référence à un accroissement d'intensité et de répartition géographique. "Endémique", par contre, implique une permanence de la maladie au lieu considéré, même si son intensité varie (Zadoks et Schein, 1979). Dans ce dernier cas, nous utilisons l'exemple décrit par Putter (*P. colocasiae* - taro, 1978) comme type de maladie endémique en zone tropicale humide. L'usage veut (Van der Plank, 1963 ; Van der Plank, 1975 ; Zadoks et Schein, 1979), qu'exceptionnellement, dans le cas des réservoirs d'inoculum, on comprenne par l'expression "permanence de la maladie" le parasite seul, lorsqu'il est séparé de son hôte habituel (il se maintient par exemple sur un hôte secondaire) ou même lorsque son trophisme a changé (maintien sur des résidus de récolte).

Il est donc nécessaire, dans une étude synécologique du fonctionnement d'un pathosystème multiple, de prendre en considération les réservoirs d'inoculum, parce qu'ils en font partie (Zadoks, 1974). Les sources d'inoculum de la rouille de l'arachide sont mal identifiées. On ne lui connaît pas, aujourd'hui, d'hôtes secondaires (Subrahmanyam et al., 1985). La source la plus fréquemment évoquée est constituée par les champs infectés eux-même, qu'ils soient proches ou très lointains de la zone considérée (Wells, 1962; Thompson et Smith, 1971; Subrahmanyam et al., 1979; Subrahmanyam et McDonald, 1982; Mayee et Ekbote, 1983). Les repousses infectées dans les champs récoltés peuvent également constituer des sources d'inoculum (Harrison, 1972) ; et cette situation a été constatée au cours de l'enquête, dans le Centre. Une source importante d'inoculum pour les cercosporioses est constituée par les résidus de récoltes infectés (Chevaugeon, 1952; Hemingway, 1954; Shanta, 1960). Probablement, le sol lui même, dans lequel des spores et du mycélium peuvent se maintenir (Frezzi, 1960), constitue une source d'inoculum pour les cultures qui y seraient implantées (Chevaugeon, 1952; Jackson et Bell, 1969). Ce réservoir d'inoculum serait fonctionnel pendant plusieurs années selon Roger (1953). On peut dès lors supposer que ce réservoir d'inoculum existe partout où l'arachide est cultivée et infectée par les *Cercospora*.

Deux types de courbes peuvent être distinguées dans la figure 5. Le premier type (type 1 : rouille : Sud; *C. personatum* : Sud; *C. arachidicola* : Nord, Centre et Sud) est caractérisé par des courbes concaves, avec de fortes pentes initiales. Le second type (type 2 : rouille : Nord et Centre, *C. personatum* : Nord et Centre) est caractérisé par des courbes convexes ou légèrement concaves, avec de faibles pentes initiales. Le type 1 correspond à une infection précoce et généralisée des champs, donc à un réservoir d'inoculum proche (ou bien relativement proche et puissant), donc, à des maladies endémiques. Le type 2

correspond à une infection progressive plus tardive de la population de champs. Il correspond donc à une source d'inoculum lointaine et forte, ou bien proche mais faible, ou encore à une source d'inoculum proche et puissante fonctionnant dans des conditions peu favorables à l'infection. Ce second type de courbe peut donc être associé à des épidémies progressives, ou à des maladies endémiques se développant dans des conditions peu favorables. Seul le premier de ces deux types de courbes permet une interprétation peu ambiguë. A partir de ces observations, il est possible de proposer un schéma épidémiologique d'ensemble.

La situation de l'arachide dans le Sud vis-à-vis de la rouille (Fig. 5, A) peut être considérée comme analogue à celle du taro vis-à-vis de *P. colocasiae* en Papouasie (Putter, 1978): une succession de phases épidémiques explosives sur un fond d'endémicité lié à la présence continue de cultures infectées. La périodicité, comme pour *P. colocasiae*, est liée au retour saisonnier de conditions plus favorables, mais probablement aussi, à des périodes où les semis sont plus nombreux (deux fois par an). Dans cette région, les cercosporioses (Fig. 5, B et C) sont également endémiques, du fait de la continuité des cultures, mais aussi de la présence d'un réservoir d'inoculum.

Dans les régions Nord et Centre (Fig. 5, A) il n'existe pas de réservoirs de rouille importants. Seules quelques repousses infectées, rares, peuvent éventuellement jouer ce rôle. La source d'inoculum principale est lointaine: les champs infectés du Sud; et chaque année, des épidémies plus moins tardives s'y développent. La rouille s'étend d'abord lentement dans le Nord (Fig. 5, A), puis rapidement, en marquant un point d'inflexion. Ceci peut être attribué à la dispersion accrue de la rouille entre les champs de cette région (exodemie): ils sont nombreux, relativement grands, et proches (Waggoner, 1962). Les faibles pentes initiales et l'aspect convexe des courbes d'incidence pour *C. personatum* ("late leaf-spot", Porter *et al.*, 1984) dans le Centre et le Nord sont interprétés comme les résultats d'une moindre sensibilité des plantes en association avec des conditions relativement défavorables (de pluviométrie, notamment, Tabl. 3) pour le développement de la maladie.

Conclusion

Parmi les nombreuses maladies fongiques de l'arachide, trois sont particulièrement importantes en Côte d'Ivoire: la rouille et les cercosporioses. Selon Putter (1978), l'endémicité est une caractéristique des pathosystèmes en zone tropicale humide. De fait, dans le Sud de la Côte d'Ivoire, la rouille de l'arachide peut être considérée comme endémique: la brièveté du cycle de l'hôte y est compensée par l'étalement des périodes de semis. Il en est semble-t-il de même pour *C. personatum* et *C. arachidicola* dans cette

région, ainsi que dans le Nord et le Centre, mais dans le cas de ces parasites, l'endémicité est probablement liée à un réservoir permanent: le sol. Par contre, le Nord et le Centre sont le siège d'épidémies cycliques de rouille dont l'inoculum primaire provient, au moins pour la plus grande part, des champs infectés du Sud.

Du Sud au Nord, un gradient d'intensification croissant de la culture de l'arachide est suggéré par les données agronomiques. Dans le Sud, par ailleurs, on note une forme particulière d'intensification: la culture continue, associée à un soin important apporté à l'entretien des parcelles. C'est dans le Nord et le Sud que les épidémies de rouille se développent avec la plus grande intensité; et l'on retrouve le principe: "les parasites faibles mènent aux nécrotrophes, les nécrotrophes aux biotrophes" (Zadoks, 1974), lorsque l'intensité de l'agriculture s'accroît.

La poursuite de l'analyse de cette enquête pourra permettre de mieux identifier les facteurs qui influent sur le développement des principales maladies fongiques de l'arachide, et en particulier, de la rouille.

Remerciements

L'auteur exprime sa gratitude auprès du Professeur J.C. Zadoks (Département de Phytopathologie, Wageningen, Pays-Bas) pour l'intérêt qu'il a porté à cette étude, et ses conseils pour sa réalisation et son interprétation.

L'analyse de cette enquête a été possible grâce à l'existence, sur le Centre d'Adiopodoumé, du logiciel NDMS. Son auteur principal, M. M. Noirot (ORSTOM, Laboratoire de Génétique) en est vivement remercié, ainsi que pour l'assistance apportée dans la réalisation de l'analyse.

Une partie de cette étude a bénéficié de l'appui de la Compagnie Ivoirienne pour le Développement des Textiles (CIDT). L'auteur l'en remercie.

Références

- Benzecri, J.P. et collaborateurs, 1973. L'analyse des données. t. II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris. 632 p.
- Boote, K.J., 1982. Growth stages of peanut (*Arachis hypogaea*, L.). Peanut Science 9 : 35-40.
- Butt, D.J. et Royle, D.J., 1978. The importance of terms and definitions for a conceptually unified Epidemiology. //n Comparative Epidemiology. A tool for better disease management. J. Palti & J. Kranz, Eds. pp. 29-45.
- Chevallier, P., 1983. L'indice des précipitations antérieures. Evaluation des l'humectation des sols des bassins versants représentatifs. Cahiers

- ORSTOM, Sér. Hydrologie. 20 : 179-189.
- Chevaugon, J., 1952. Recherches sur la cercosporiose de l'arachide en moyenne Casamance. Annales de l'INA Paris (C) 3 : 489-510.
- Chevaugon, J., 1956. Enquête phytopathologique dans le bassin du Cavally. Revue de Mycologie. Supplément colonial. 2 : 57-86.
- Clive James, W., 1974. Assessment of plant diseases and losses. Annu. Rev. Plant Path. 12 : 27-48.
- Eskes, A.B. et Toma-Braghini, 1981. Méthode d'évaluation de la résistances à la rouille du caféier (*Hemileia vastatrix*, Berk. et Br.). FAO Plant. Prot. Bull. 29 : 56-66.
- Frezzi, M.J., 1960. Enfermedades del mani en la provincia de Córdoba (Argentina). Rev. Invest. Agr. 14 : 113-155.
- Gillier, P. et Silvestre, P., 1969. L'arachide. Maisonneuve et Larose. Paris. 292 p.
- Guillaumet, J.L. et Adjonohoun, E., 1971. La végétation de la Côte d'Ivoire. In Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mémoires ORSTOM. 50 : 161-232.
- Harrison, A. L., 1972. Observations on the development and spread of peanut rust in South Texas in 1971. Plant Dis. Rep. 56 : 873-874.
- Hemingway, J.S., 1954. *Cercospora* leafspots of groundnut in Tanganyika. E. Afr. Agr. J. 19 : 263-271.
- Jackson, C.R. et Bell, D.K., 1969. Diseases of peanut (groundnut) caused by fungi. Univ. Georgia Research Bull. 56 : 1-137.
- de Lagarde, J., 1983. Initiation à l'analyse des données. Bordas. Paris, 157 p.
- Mayee, C.D. et Ekbote, A.U., 1983. Life cycle and microepidemiology of *Fusiclavia arachidis* Speg. : rust of groundnut in Maharashtra. Indian J. Plant Pathol. 1 : 62-67.
- McDonald, D. et Emechebe, A.M., 1978. Occurrence and preliminary survey of peanut rust in Nigeria. Pl. Dis. Rep. 62 : 5-8.
- Ministère de l'Agriculture de la Côte d'Ivoire, 1975. Recensement national de l'agriculture. t. 2. 258 p.
- Monteny, B. et Lhomme, J.P., 1980. Elements de Bioclimatologie. Document ORSTOM. 90 p.
- Moreno, R.A., 1985. Plant pathology in the small farm context. Ann. Rev. Phytopathol. 23 : 491-512.
- O'Brien, R.G., 1977. Observations on the development of groundnut rust in Australia. PANS 23 : 297-299.
- Porter, D.M., Smith, D.H., Rodriguez-Kabana, R., 1984. Compendium of peanut diseases. The American Phytopathological Society, St Paul, USA. 73 p.
- Putter, C.A.J., 1978. The management of epidemic levels of endemic diseases under tropical subsistence farming conditions. In Comparative Epidemiology. A tool for better disease management. Palti, J. & Kranz, J. (Eds.). Wageningen. 93-103.
- Resplandy, R., Chevaugon, J., Delassus, M. et Luc, M., 1954. Première liste

- annotée de Champignons parasites de plantes cultivées en Côte d'Ivoire. *Annls Epiphyt.* 1 : 1-61.
- Robinson, R.A., 1976. *Plant pathosystems*. Springer Verlag, Berlin. Heidelberg, New York. 1874 p.
- Roger, L., 1953. *Phytopathologie des pays chauds*. P. Lechevalier, Ed. Paris. 3 t., 3154 p.
- Seem, R.C., 1984. Disease incidence and severity relationships. *Ann. Rev. Phytopathol.* 22: 132-150.
- Shanta, P., 1960. Studies on *Cercospora* leafspots of groundnut (*Arachis hypogaea*). *J. Madras Univ.* 30 : 167-177.
- Subrahmanyam, P., Reddy, D.V.R., Gibbons, R.W., Rao, V.R., Garren, K.H., 1979. Current distribution of rust in India. *PANS* 21 : 25-29.
- Subrahmanyam, P. et McDonald, D., 1982. Groundnut rust. Its survival and carry-over in India. *Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.)* 91 : 93-100.
- Subrahmanyam, P., Reddy, D.V.R., Gibbons, R.W. et McDonald, D. 1985. Peanut rust: a major threat to peanut production in the Semi-Arid Tropics. *Plant Disease* 69 : 813-819.
- Thompson, S.S. et Smith, D.H., 1971. Distribution and significance of peanut rust in Georgia in 1971. *Plant Dis. Rep.* 56 : 290-293.
- Van der Plank, J.E., 1963. *Plant Diseases. Epidemics and control*. Academic Press. New York. 349 p.
- Van der Plank, J.E., 1975. *Principles of plant infection*. Academic Press. New York, London. 216 p.
- Waggoner, P.E., 1962. Weather, space, time and chance of infection. *Phytopathology* 52 : 1100-1108.
- Wells, J.C., 1962. Peanut rust in North Carolina. *Plant Dis. Rep.* 46 : 65 (Abstr.)
- Zadoks, J.C., 1972. Methodology of epidemiological research. *Ann. Rev. Phytopathol.* 10: 253-276.
- Zadoks, J.C., 1974. The role of epidemiology in modern Phytopathology. *Phytopathology* 64 : 918-923.
- Zadoks, J.C. et Schein, R.D., 1979. *Epidemiology and plant disease. Management..* Oxford Univ. Press. 427.

2. Comparaison de différentes techniques d'infection de folioles d'arachide par *Puccinia arachidis* Speg.

S. SAVARY, Laboratoire de Phytopathologie,
ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en
Coopération, Centre d'Adiopodoumé, B.P. V-51, Abidjan, Côte d'Ivoire.

Résumé

Ce travail a pour but de mettre au point la meilleure technique d'infection par *Puccinia arachidis* Speg. de folioles détachées d'arachide. Plusieurs techniques, utilisées à différentes doses d'inoculum, sont comparées. Leur effet sur l'efficacité de l'inoculum est discuté. L'inoculum est plus efficace à sec et à faible dose qu'en suspension et à forte dose.

Mots clés additionnels : Dose d'inoculum, efficacité de l'inoculum, période de latence, période d'incubation, inhibiteur de germination, agent tensioactif.

Summary

A comparison of different techniques for inoculating groundnut leaflets with Puccinia arachidis.

In order to develop a method which would yield a satisfactory inoculum efficiency, several inoculation techniques with *Puccinia arachidis* Speg. were compared at various inoculum levels. The effect of technique on inoculum efficiency is discussed. The highest values of this variable were obtained at low inoculum levels, with dryspore inoculations.

Additional key words: Inoculum level, inoculum efficiency, latency period, incubation period, germination inhibitor, surfactant.

Introduction

Parmi les maladies de l'arachide, la rouille, due à *Puccinia arachidis* Speg., est considérée comme l'une des plus dommageables pour cette culture. C'est pourquoi plusieurs chercheurs se sont attachés à mettre au point un schéma de sélection de variétés résistantes à ce parasite. Les tests sont réalisés par infections artificielles à l'aide de suspensions de spores, sur feuilles en survie (Cook, 1980b) ou sur plantes entières (Mc Vey, 1965, Subrahmanyam et al., 1980).

L'emploi de suspensions de spores peut présenter des inconvénients dans ce type d'études. En effet, les spores de *P. arachidis* produisent un auto-inhibiteur de germination (Foundin & Macko, 1974) susceptible d'entraîner une diminution de l'efficacité de l'inoculum. Par ailleurs, la mise en suspension de ces spores est difficile (Cook, 1980a), rendant délicate l'évaluation des doses d'inoculum employées. Certains auteurs ont donc utilisé des tensioactifs

afin d'obtenir des suspensions homogènes (Mc Vey, 1965), excluant alors de leurs résultats une des composantes de la résistance de la plante au parasite: les différences dues à la mouillabilité de feuilles en fonction soit de leur âge, soit de la variété testée (Cook, 1980b). Il est enfin vraisemblable qu'en conditions naturelles, la dissémination soit, en partie au moins, le fait du vent. Une contamination par voie sèche serait alors plus proche des conditions d'infections naturelles les plus fréquentes. Une telle technique est couramment mise en oeuvre pour l'étude de couples hôte-rouille de régions tempérées, tels que *Triticum aestivum-Puccinia* spp. (Mehta & Zadoks, 1970; Rapilly et al., 1970).

Avant d'aborder une étude sur les interactions entre l'arachide et *P. arachidis*, nous avons donc jugé utile de comparer les deux types de méthodes d'infection (par voie humide et par voie sèche) quant à leur intérêt et à leur efficacité respectifs.

Méthodes

Trois séries d'infections sont effectuées sur des folioles détachées mises en survie : les 2 premières séries d'expériences (I et II) permettent de comparer 5 méthodes d'infection ; la 3^e (III) est réalisée afin d'estimer l'effet d'un agent tensio-actif, le Triton X-100, sur l'efficacité de l'inoculum (tabl. 1).

A. Matériel végétal. La variété d'arachide utilisée est une variété locale, de type "Spanish", à cycle court et à port érigé, très sensible à la rouille. Les 2^e et 3^e feuilles des plantes cultivées en pot au laboratoire sont prélevées lorsque celles-ci sont âgées d'environ 1 mois. Leurs folioles sont placées, sur la face supérieure, dans des boîtes de Pétri dont le fond est recouvert d'un papier filtre humide qui y assure une humidité saturante. Dans ces conditions, la face inférieure des feuilles observées *in situ* à la loupe, ne présente aucune trace d'humidité sous forme de gouttelettes. De telles feuilles portent, à leur face inférieure, environ 10 000 à 15 000 stomates/cm².

B. Préparation de l'inoculum. Les spores de *P. arachidis* utilisées au cours de ces essais proviennent d'un stock d'inoculum entretenu par infections de folioles détachées. Ces infections préliminaires sont effectuées 12 à 13 j avant les essais proprement dits et, dans les conditions où ce matériel est maintenu, la déhiscence des urédosores a lieu 2 à 3 j avant la récolte de leur contenu. Celle-ci est effectuée par grattage de la surface des folioles.

C. Techniques d'infection. Pour chaque méthode testée au cours des expériences I, II et III, l'inoculum est préparé comme indiqué (tabl. 1). Dans tous

Tableau 1. Caractéristiques des méthodes utilisées (expériences I, II et III). Pour les expériences I et II, 5 doses d'inoculum sont utilisées (N, N/5, N/10, N/50, N/100, voir texte); au cours de l'expérience III, une seule dose est utilisée: N/10. Chaque boîte de Petri contient 2 folioles.

Numéro de la méthode	Type de méthode d'infection						
	À sec		Avec une suspension de spores				
	1	2	3	4	5	6	7
Numéro de l'expérience au cours de laquelle la méthode a été testée	I II III	II	I III	II III	II	III	III
Préparation de l'inoculum	Poids de mélange spores/kaolin utilisé 200mg par boîte de Petri		Volume de suspension de spores pulvérisé par boîte de Petri: 300 µl. Avec les concentrations en Triton X-100 (v/v) suivantes:				
			0.1%	0.01%	0.01%	0.001%	0
Remarques	Pulvérisation d'eau distillée sur les folioles avant contamination				Suspension préparée avec un mélange spores/kaolin		

Table 1. Characteristics of the methods tested in experiments I, II, and III. In experiments I and II, five inoculum levels (N, N/5, N/10, N/50, and N/100, see text) were tested; in experiment III, only one level was used: N/10. Each Petri dish contained two leaflets.

les cas, les infections sont réalisées sur la face inférieure des folioles. Les méthodes 1 et 2 mettent en oeuvre un inoculum sec, sous forme d'un mélange de spores et de kaolin. La méthode 2 n'est qu'une variante de la méthode 1, avec un mouillage des folioles par pulvérisation d'eau distillée avant contamination. Les autres méthodes mettent en oeuvre des suspensions de spores dans de l'eau additionnée de Triton X-100 à différentes concentrations. La méthode 5, variante de la méthode 4, correspond à la mise en suspension dans une solution de Triton X-100 à 0,01 p. 100 (v/v) du mélange spores-kaolin aux doses d'inoculum voulues.

Au cours des expériences I (méthodes 1 et 3) et II (méthodes 1, 2, 4 et 5), cinq niveaux d'inoculum, désignés par : N, N/5, N/10, N/50 et N/100, sont utilisés. Le poids de spores employé pour obtenir la dose N est calculé afin d'atteindre environ 270 spores/cm² de feuille. Chaque traitement (méthode x dose) est répété sur 8 folioles.

L'effet éventuel du Triton X-100 sur l'efficacité de l'inoculum est étudié en

réalisent une 3^e série d'infections (expérience III). Des solutions de concentrations décroissantes de ce tensioactif sont utilisées pour préparer des suspensions de spores : 0,1 p. 100 (méthode 3), 0,01 p. 100 (méthode 4), 0,001 p. 100 (méthode 6), ainsi que de l'eau distillée (méthode 7). Les essais d'infection sont effectués au niveau d'inoculum N/10 et chacun de ces 4 traitements est répété sur 12 folioles. Par ailleurs, au cours de cet essai, la germination des spores est estimée à partir de l'observation de 200 spores au moins, après 20 h d'incubation, sur des lames de verre recouvertes de vaseline et placées dans les boîtes de Pétri avant les pulvérisations.

La méthode 1, utilisée au cours de chaque expérience, peut être considérée comme témoin.

D. Quantité de spores déposées. Les doses d'inoculum effectivement apportées aux folioles sont contrôlées en plaçant des lames de verre recouvertes de vaseline dans les boîtes de Pétri. Les lames sont prélevées après pulvérisation, afin d'estimer le nombre de spores déposées par unité de surface. Six comptages sur 1 cm² sont effectués pour chaque traitement.

E. Conservation des feuilles infectées et observations. Les boîtes de Pétri contenant les folioles infectées sont placées dans une enceinte à température contrôlée et maintenues à 27,5 ± 1°C, sous un éclairage réduit (400 W m⁻²) et avec une photopériode de 12 h. La contamination est suivie d'une période d'obscurité de 12 h ; il s'agit là d'une mesure de précaution, découlant des résultats obtenus pour la rouille brune du blé (Zadoks, 1967).

Au cours de cette étude, l'efficacité de l'inoculum (*E.1*), au sens de Schein (1964), est calculée comme la proportion de spores produisant une lésion. Ce paramètre est estimé grâce au dénombrement du maximum de lésions apparues sur les folioles. Ce nombre maximum de lésions est atteint, dans les traitements, au 12^e j après inoculation. Le nombre de lésions par unité de surface foliaire, est calculé en estimant la surface de chaque foliole par : $\pi(L * l) / 4$, où *L* et *l* représentent sa longueur et sa largeur.

Résultats

A. Première et seconde série d'infections (Expériences I et II).

1. *Contrôle du nombre de spores déposées par unité de surface.* Pour les 5 méthodes mises en oeuvre dans les séries d'infections I et II, les différentes doses d'inoculum sont obtenues avec une dispersion homogène (tabl. 2) et correspondent effectivement aux dilutions indiquées (N, N/5, N/10, N/50,

Tableau 2. Nombre de spores déposées par unité de surface (expériences I et II). Chaque valeur (suivie par son erreur standard entre parenthèses) correspond à la moyenne de 6 comptages sur 1 cm². Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 99 % (test de Student pour petits échantillons).

Expérience	Méthode	Doses				
		N	N/5	N/10	N/50	N/100
I	1	252(19) ^a	60(7) ^b	26(1.8) ^c	3.7(0.8) ^e	2.2(0.5) ^f
	2	275(6) ^a	58(4) ^b	31(5) ^c	7.2(1.2) ^{de}	4.0(1.1) ^{ef}
II	1	286(12) ^a	—	26(0.8) ^c	—	2.5(0.6) ^f
	3	258(10) ^a	57(2.7) ^b	31(5.2) ^c	4.7(0.4) ^{de}	3.1(0.7) ^{ef}
	4	260(11) ^a	77(7.3) ^b	32(3.5) ^c	5.7(0.9) ^{de}	2.8(0.5) ^f
	5	273(13) ^a	57(7.2) ^b	28(3.2) ^c	7.5(1.2) ^d	3.0(0.7) ^{ef}

Table 2. Number of spores deposited per surface unit (experiments I and II). Each value is the mean of 6 counts on 1 cm² and is followed by its standard error. The data which are followed by different letters are significantly different at 99 % level (Student's *t* test for small samples).

N/100). Il convient, toutefois, de noter que les dispersions des résultats obtenus pour les doses N/50 et N/100 sont telles que ces 2 traitements peuvent être considérés comme équivalents dans certains cas.

2. Efficacité de l'inoculum en fonction des techniques utilisées. Les valeurs obtenues pour l'efficacité de l'inoculum (tabl. 3, *E.I.*) sont beaucoup plus fortes pour les méthodes 1 (expériences I et II) et 2 (expérience II); cette variable prend une valeur particulièrement faible dans le cas de la méthode 3 (expérience I).

Il faut, par ailleurs, noter l'accroissement de *E.I.* entre les traitements N et N/100, pour toutes les méthodes. Cet accroissement de l'efficacité avec des doses décroissantes d'inoculum paraît plus important pour les méthodes 3, 4 et 5 que pour les méthodes 1 et 2. L'analyse de la variance de ces résultats indique un effet significatif des traitements (dose et méthode) sur l'efficacité de l'inoculum. L'effet des méthodes est très important ($F(\text{méthodes}) = 43,5$), alors que celui des doses d'inoculum ($F(\text{Doses}) = 6,0$) est moindre, tout en demeurant très significatif ($F_{\text{tables}} = 3,0$, au seuil de 95 p. 100).

B. Troisième série d'infections (Expérience III). Le tableau 4 fait apparaître un net effet de la concentration en Triton X-100 sur la germination des spores et sur l'efficacité de l'inoculum apporté. Par ailleurs, on constate que, si la germination des spores est aussi bonne dans l'eau qu'à sec (Témoin, Méthode 1),

Tableau 3. Expériences I et II : nombre de lésions par cm² de feuille et efficacité de l'inoculum en fonction des traitements.

- ¹ Nombre de lésions par cm² : moyenne sur 8 folioles; plus petite différence significative au seuil de 99 % : 10.3.
² Efficacité de l'inoculum en nombre de lésions apparues par spore déposée : moyenne sur 8 folioles; plus petite différence significative au seuil de 99 % : 0.067.
³ Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 99%.

Expérience	Méthode	Dose	Nombre de lésion cm ⁻² ¹	Efficacité de l'inoculum (E.I.) ²
I	1	N	36.4 ^a	0.14 ^d
		N/5	16.0 ^{bc}	0.26 ^c
		N/10	8.5 ^{cd}	0.32 ^{bc}
		N/50	1.5 ^d	0.38 ^a
		N/100	0.8 ^d	0.36 ^{a b}
I	2	N	0.3 ^d	0.001 ^h
		N/5	0.3 ^d	0.005 ^{gh}
		N/10	0.1 ^d	0.010 ^h
		N/50	0.1 ^d	0.012 ^{gh}
		N/100	0.1 ^d	0.028 ^{fgh}
II	1	N	30.0 ^a	0.10 ^{de}
		N/10	7.2 ^{cd}	0.28 ^c
		N/100	0.8 ^d	0.32 ^{bc}
II	2	N	32.4 ^a	0.13 ^{de}
		N/5	19.1 ^b	0.34 ^{abc}
		N/10	8.5 ^{cd}	0.28 ^c
		N/50	1.5 ^d	0.31 ^{bc}
		N/100	0.8 ^d	0.29 ^c
II	4	N	7.0 ^{cd}	0.026 ^{fgh}
		N/5	1.4 ^d	0.018 ^{gh}
		N/10	0.9 ^d	0.028 ^{fgh}
		N/50	0.5 ^d	0.087 ^{def}
		N/100	0.3 ^d	0.091 ^{def}
II	5	N	5.0 ^d	0.018 ^{gh}
		N/5	3.6 ^d	0.063 ^{efg}
		N/10	2.0 ^d	0.071 ^{ef}
		N/50	0.7 ^d	0.093 ^{def}
		N/100	0.5 ^d	0.154 ^d

Experiments I and II : number of lesion per square centimeter of leaf and inoculum efficiency of each method at various inoculum levels.

¹ Number of lesion per cm² of leaf (mean of 8 results; least significant difference at 99 % level: 10.3).

² Inoculum efficiency, as number of lesions obtained per deposited spore (mean of 8 results; least significant difference at 99 % level: 0.067).

³ data followed by different letters are significantly different at 99 % level.

Tableau 4. Troisième série d'infections (III) : pourcentages de germination des spores et efficacité des infections en fonction des concentrations de Triton X-100 utilisées.

¹ En % (v/v)

² Pourcentages de germination des spores après 20 h, en % par rapport au témoin (Méthode 1).

³ Efficacité de l'inoculum en nombre de lésion par spore déposée.

Chaque valeur est la moyenne de 12 observations. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 99 % (test de Student).

	Concentration en Triton X-100 ¹				
	0 (Méthode 7)	0.001 (Méthode 6)	0.01 (Méthode 4)	0.1 (Méthode 3)	Témoin: Méthode 1
% germination ²	96	92	70	8	100
Efficacité (E.I.) ³	0.07 ^b	0.05 ^{bc}	0.006 ^c	0.002 ^c	0.32 ^a

Third experiment (III) : spore germination percentages and inoculum efficiency depending on the concentrations of Triton-X 100.

¹ In % (v/v).

² Percentage of spore germination after 20 h, as a percent of the control (Method n°1).

³ Inoculum efficiency as a number of lesion per deposited spore.

Each figure is the mean of 12 replications. Figures followed by different letters are significantly different at 99 % (Student's test).

l'efficacité de l'inoculum est, par contre, nettement meilleure à sec (0,32) que dans l'eau (0,07).

Discussion

Les méthodes 1 et 2 sont les plus efficaces parmi celles qui ont été testées dans les expériences I et II. Ces 2 méthodes paraissent équivalentes; l'humectation des feuilles préalablement à l'apport d'inoculum (méthode 3) ne semble avoir aucun effet sur le succès des infections. L'écart qui les sépare des autres méthodes utilisées peut être attribué, en partie, à l'effet d'un auto-inhibiteur de germination durant la préparation des suspensions de spores aux doses voulues (Foundin & Macko, 1974).

Cette hypothèse est confirmée par les résultats de la 3^e série (III) d'infections (tabl. 4), qui indiquent que des concentrations croissantes de Triton X-100 diminuent le pourcentage de germination des spores et E.I. Ces résultats montrent, par ailleurs, que E.I. est plus élevé avec un inoculum à sec (0,32) qu'avec un inoculum en suspension dans l'eau (0,07). Cette dernière valeur semble équivalente à celle qui peut être calculée à partir des résultats obtenus par Cook (1980a), par une technique analogue (0,11).

Par ailleurs, pour les 2 premières séries d'inoculation (I et II), on remarque que *E.I.* tend à diminuer lorsque la dose d'inoculum appliquée augmente (tabl. 3). Cette décroissance a, vraisemblablement, plusieurs causes; en particulier, lorsque les spores sont en suspension, la production d'un inhibiteur de germination dont la concentration croît avec la dose d'inoculum (ce facteur jouerait principalement pour les méthodes 3, 4 et 5).

Il convient de noter que des résultats variables ont été obtenus à ce sujet pour d'autres couples hôte-*Puccinia*. Ainsi, Mehta & Zadoks (1970), dans le cas de *P. recondita*, n'ont pas observé de relation entre dose et efficacité d'inoculum. Par contre Teng & Close (1976) ont mis en évidence une nette augmentation de l'efficacité de l'inoculum lorsque la dose s'accroît dans le cas de la rouille de l'orge (*P. hordei* Oth.).

Conclusion

La comparaison de ces différentes techniques montre que l'infection de feuilles d'arachide par des spores de *P. arachidis* s'effectue avec une fréquence de succès beaucoup plus grande lorsque l'inoculum est appliqué à sec, en atmosphère saturée, plutôt que sous forme de suspension de spores dans l'eau.

Il est vraisemblable que la dissémination des spores de *Puccinia arachidis* soit surtout éolienne. La méthode d'infection à sec décrite ici (méthode 1) permet donc de prendre en compte cet aspect de la biologie du parasite.

Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce aux conseils du Professeur J.C. Zadoks, de l'Université Agricole de Wageningen (Pays-Bas), qui en a également revu le manuscrit. Les avis de MM. B. Huguenin (Centre ORSTOM de Lomé) et M. Lourd (Mission ORSTOM de Manaüs) ont été très utiles lors de la rédaction. L'auteur leur en exprime sa grande reconnaissance.

Références

- Cook, M., 1980 (a). Host-parasite relations in uredial infection of peanut by *Puccinia arachidis*. *Phytopathology* 70: 822-826.
- Cook, M., 1980 (b). Peanut leaf wettability and susceptibility to rust infection by *Puccinia arachidis*. *Phytopathology* 70: 826-830.
- Foundin, A.S. & Macko, V., 1974. Identification of the self-inhibitor and some germination characteristics of peanut rust uredospores. *Phytopathology* 64:

990-993.

- McVey, D.V., 1965. Inoculation and development of rust on peanuts grown in the greenhouse. *Plant Dis. Rep.* 49: 191-192.
- Mehta, Y.R. & Zadoks, J.C., 1970. Uredospore production and sporulation period of *Puccinia recondita* f.sp. *triticea* on primary leaves of wheat. *Neth. J. Plant Pathol.* 76: 267-276.
- Rapilly, F.; Fournet, J. & Skajennikoff, M., 1970. Etudes sur l'épidémiologie et la biologie de la rouille jaune du blé : *Puccinia striiformis* West. *Ann. Phytopathol.* 2: 5-31.
- Schein, R.D., 1964. Design, performance and use of a quantitative inoculator. *Phytopathology* 54: 509-513.
- Subrahmanyam, P.; Gibbon, R.W.; Nigam, S.N. & Rao, V.R., 1980. Screening methods and further sources of resistance to peanut rust. *Peanut Sci.* 7: 10-12.
- Teng, P.S. & Close, R.C., 1978. Effect of temperature and uredinium density on urediniospore production, latent period and infectious period of *Puccinia hordei* Oth. *N. Z. J. Agric. Res.* 21: 287-296.
- Zadoks, J.C., 1967. An inhibitory effect of light on the infection by brown leaf rust of wheat. *Neth. J. Plant Pathol.* 73: 52-54.

3. Effets du niveau de contamination et de la température sur quelques étapes du cycle de *Puccinia arachidis* Speg.

S. SAVARY

ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Laboratoire de Phytopathologie, Centre d'Adiopodoumé, B.P. V-51, Abidjan, Côte d'Ivoire.

Résumé

Des infections avec *Puccinia arachidis* Speg. sont effectuées sur des folioles détachées d'arachide afin d'étudier l'effet des doses d'inoculum apportées et des variations de la température sur le déroulement du cycle de la rouille. La période de latence est accrue lorsque la densité de lésions est élevée, ce qui semble singulariser le couple *P. arachidis*-arachide par rapport à d'autres couples hôte-parasite. En dehors d'une zone de température voisine de 27°C, les périodes d'incubation et de latence augmentent, la sporulation décroît en intensité et est de plus courte durée. L'efficacité de l'inoculum semble cependant constante entre 18 et 27°C. Ces résultats, comparés aux données déjà acquises pour plusieurs couples hôte-rouille, permettent d'envisager d'importants effets du régime des températures sur les épiphyties de rouille de l'arachide. L'intérêt, dans ce type d'étude, de l'emploi de folioles détachées ou de plantes cultivées en pots est enfin discuté, à partir des résultats d'une série d'infections sur ces deux matériels.

Mots clés additionnels : Rouille de l'arachide, Côte d'Ivoire, dose d'inoculum, taux de germination des spores, efficacité de l'inoculum, période d'incubation, période de latence, intensité de sporulation, période infectieuse.

Summary

Effects of infection level and temperature on development stages of Puccinia arachidis.

Detached groundnut leaflets were inoculated with *Puccinia arachidis* Speg. to study the effects of inoculum level and temperature on the monocyclic process of groundnut rust. The latency period increased when the infection-site density was high, which appears to be an original feature of the groundnut - *P. arachidis* system, in comparison with other host-rust systems. Temperature seriously affected the variables studied. Temperatures away from 27°C caused, amongst other results, a lengthening of the latency and incubation periods, a decrease of the sporulation intensity, and a shortening of the infectious period. These observations were compared with results from several other plant-rust systems. They suggest that temperature variations could have important epidemiological consequences. Detached leaflets and potted plants were compared as test material in a special trial.

Additional keywords : Groundnut rust, inoculum level, monocyclic process, spore germination ratio, inoculum efficiency, incubation period, latency period, sporulation intensity, infectious period, Ivory Coast.

Introduction

Certaines étapes du cycle des rouilles, en particulier celles qui affectent les graminées, ont été caractérisées par des variables, telles que la période de latence, l'intensité de la sporulation, la période infectieuse (Van der Plank, 1963, Zadoks, 1971). La gamme des valeurs que peuvent prendre ces variables dépend du couple hôte-parasite considéré. Ces variables sont également liées aux variétés de l'hôte auxquelles on s'adresse; elles constituent des composantes de sa résistance à la maladie (Zadoks, 1972; Parlevliet, 1975, 1979). Ces concepts peuvent être appliqués au cas de la rouille de l'arachide (Subrahmanyam et al., 1983b). Par ailleurs, les interactions entre le milieu et le système plante-parasite peuvent être résumées et modélisées à partir de l'évolution des valeurs prises par ces variables au cours du temps, pour simuler le déroulement des épidémies (Zadoks, 1971).

Les différentes étapes du cycle urédien de *Puccinia arachidis* Speg. ont été décrites par Mc Vey (1965), au moyen d'infections sur plantes cultivées en pot, puis par Cook (1980a) grâce à des infections réalisées sur des feuilles détachées. Cette dernière technique a également été utilisée par Subrahmanyam et al., afin de comparer les réactions de différents génotypes de plantes cultivées (1980) ou sauvages (1983a) vis à vis de ce parasite.

La présente étude a pour but d'évaluer quantitativement l'effet des niveaux d'inoculum que l'on peut apporter et des variations de température sur le déroulement de quelques étapes du cycle de *P. arachidis*, responsable de la rouille de l'arachide. Elle a été réalisée grâce à des infections artificielles effectuées sur folioles détachées ou sur plantes en pots.

Matériel et méthodes

Cette étude comprend 3 expériences au cours desquelles sont recherchées les modifications pouvant apparaître dans le cycle du parasite en liaison avec des doses d'inoculum différentes, des températures différentes et enfin une contamination effectuée, soit sur des plantes cultivées en pot, soit sur des folioles détachées.

A l'exception de la dernière expérience, où une autre technique est également mise en oeuvre sur des plantes cultivées en pots, c'est la méthode d'infection à sec (méthode 1) de folioles détachées (Savary, 1985) qui est partout utilisée ici. De même, on a employé la même variété d'arachide et les mêmes rangs foliaires.

A. Etude de l'effet des doses d'inoculum utilisées. Des infections sont réalisées avec 5 niveaux d'inoculum : N, N/5, N/10, N/50 et N/100. La dose N correspond à un dépôt de 270 spores par cm^2 . Chaque dose est appliquée à 8 folioles détachées, à une température de $27,5 \pm 1^\circ\text{C}$.

Outre l'efficacité de l'inoculum, observation présentée par ailleurs (Savary, 1985), l'évolution des lésions est étudiée afin de connaître le nombre (par cm^2) et la proportion maxima de lésions ouvertes en fonction de ces doses.

B. Etude des effets des variations de température. Des températures de : 18 ; 22 ; 24,5 ; 25,5 ; 27 ; 28,5 et $30 \pm 1^\circ\text{C}$ sont appliquées au cours de 3 séries d'infections dans lesquelles la température de $27 \pm 1^\circ\text{C}$ est utilisée comme traitement témoin. Chaque traitement comprend 24 à 32 folioles infectées avec la dose N/20 (13,5 spores déposées par cm^2).

1. Germination des spores. Les lames de verre recouvertes de vaseline, employées pour contrôler la dose d'inoculum appliquée, sont utilisées pour évaluer la germination des spores. Après 20 h aux différentes températures, le pourcentage de spores germées est estimé par l'examen au microscope d'un minimum de 200 spores par traitement.

2. Evolution des lésions. L'évolution des lésions est suivie sur la face inférieure des feuilles infectées, en notant les 3 stades proposés par Mc Vey (1965) :

Stade 1 : tache chlorotique ponctuelle, blanchâtre.

Stade 2 : lésion à contour plus net, de couleur jaune : développement d'un urédosore.

Stade 3 : urédosore bien formé et ouvert.

Les pourcentages représentés par chaque type de lésion sont estimés quotidiennement par des comptages effectués sur l'ensemble des lésions obtenues.

L'efficacité de l'inoculum (*E.I.*), au sens défini par Schein (1964) est calculée en effectuant le rapport du nombre moyen de lésions observées au nombre moyen de spores déposées par unité de surface, pour chaque température.

La période d'incubation (*P.I.c.*) des lésions est le délai qui sépare la contamination de l'apparition des premiers symptômes sur la face inférieure des feuilles. Elle est estimée par la date d'observation des premières taches chlorotiques.

La période de latence (*P.L.*) est le délai qui sépare la contamination de la production des premières spores. Elle est estimée par la date moyenne d'ouverture des pustules, calculée sur l'ensemble (environ 600) des lésions obtenues à chaque température, à l'aide des relevés quotidiens successifs.

La précision des estimations est de l'ordre d'1/10 de jour pour la période de latence et d'un jour pour la période d'incubation. L'apparition des lésions, en effet, est très discrète et très progressive, ce qui ne permet pas une grande précision dans la détermination de cette dernière variable.

3. *Sporulation.* L'évolution de la production de spores est estimée au cours du temps pour 4 des températures testées : 18, 22, 27 et 28,5°C. L'estimation du nombre d'urédospores produites par une pustule s'effectue en récoltant les spores qui y sont présentes par grattage à l'aide d'une aiguille, puis en les mettant en suspension dans 200 µl de Triton X-100 à 0,1 p. 100 dans l'eau (V/V). Trois comptages sont alors effectués dans une cellule de Nageotte. Ceci est répété sur 20 pustules réparties sur 3 folioles pour effectuer une estimation de la quantité de spores produites à une date donnée. La période infectieuse (*P.I.*) est ensuite estimée en déterminant, pour chacune des températures envisagées, le dernier accroissement significatif (à 95 p. 100, par un test de Student) du nombre de spores produites.

C. *Infection sur des plantes cultivées en pots.* Des infections sont effectuées sur des plantes cultivées en pots, 4 semaines après semis (Stade début floraison). Pour les réaliser, on pulvérise sur chaque plante 5 ml d'une suspension de spores prélevées sur des lésions âgées de 12 j, contenant environ 10 spores/µl. Cette suspension est préparée avec une solution de Triton X-100 à 0,005 p. 100 (V/V) dans l'eau. Après la contamination, les plantes sont soumises à une température de $27 \pm 1^\circ\text{C}$ et recouvertes d'un sac de plastique transparent pendant une période de 20 h, afin d'assurer une humidité proche de la saturation; elles sont ensuite exposées à une humidité relative comprise entre 70 et 90 p. 100.

Ces infections sont réalisées sur 3 plantes et accompagnées, simultanément, de contaminations sur folioles détachées effectuées selon la méthode 1 (Savary, 1985) avec la dose N/20. Plantes et folioles sont exposées à des conditions d'éclairement identiques à celles indiquées ci-dessus.

L'évolution des lésions obtenues est suivie de manière à estimer les périodes d'incubation et de latence.

Figure 1. Effet des doses d'inoculum sur la densité et l'évolution des lésions obtenues.

- ¹ Abscisse: temps, en jours à partir de la contamination.
- ² N correspond à 270 spores cm⁻².
- ³ Période moyenne d'incubation, en jours.
- ⁴ Période moyenne de latence, en jours.

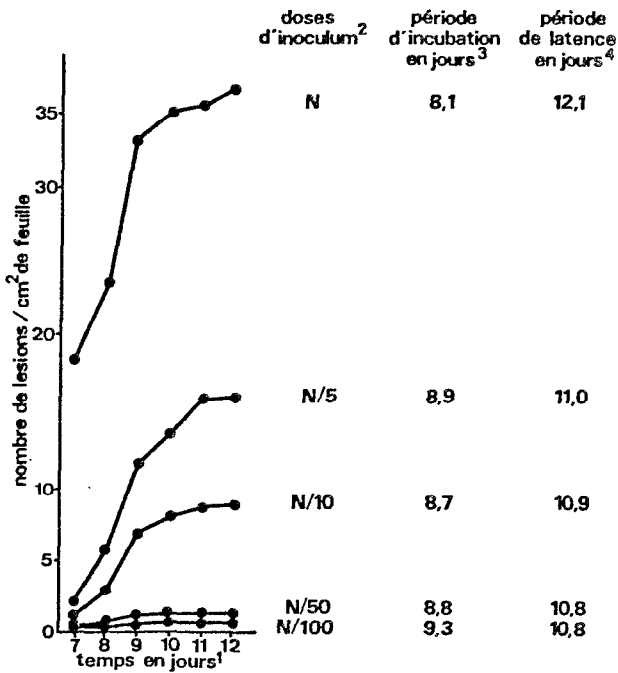


Figure 1. Effect of inoculum levels on lesion density and development.

- ¹ Abscissa: time elapsed in days from inoculation.
- ² N corresponds to 270 spores cm⁻².
- ³ Mean incubation period, days.
- ⁴ Mean latency period, days.

Résultats

A. *Effet des doses d'inoculum sur le déroulement du cycle de P. arachidis.* En rassemblant les observations quotidiennes réalisées après les infections, il est possible de représenter la cinétique d'apparition des lésions (fig. 1). Dans le cas de densités élevées de lésions par unité de surface (dose N), la courbe obtenue présente une pente initiale très forte pour atteindre assez rapidement un plateau. Au contraire, lorsque la densité obtenue est moins élevée (doses N/5 à N/100), la pente initiale est plus faible et l'allure de la courbe obtenue ressemble à une sigmoïde. Il en découle une tendance à la diminution de la période moyenne d'incubation lorsque le nombre de lésions par unité de surface augmente.

Tableau 1. Doses d'inoculum apportées, taux de germination des spores et efficacité de l'inoculum en fonction des températures.

- ¹ Les chiffres romains indiquent le numéro de l'essai au cours duquel la température est appliquée: essai I: 18, 22, et 27 °C; essai II: 24,5, 25,5, et 27°C; essai III: 27, 28,5 et 30°C.
² Moyenne de 12 comptages. Les valeurs sont suivies de leur intervalle de confiance à 95 p. 100.
³ Pourcentage de spores germées après 20 h (200 spores). L'inoculum, dans tous les essais, provient de lésions âgées de 12 jours.
⁴ Efficacité de l'inoculum, en nombre de lésions par spore déposée (F. I.)

	Température (°C)						
	18 (I) ¹	22 (I)	24.5 (II)	25.5 (II)	27 (I,II,III)	28.5 (III)	30 (III)
Spores déposées cm ⁻² ²	13.1±3.3	14.1±3.1	13.0±1.7	13.8±2.3	13.5±2.1 13.6±2.0 13.7±2.3	13.1±1.7	14.4±1.9
Spores germées (%) ³	11.6	40.0	57.0	62.7	71.0 81.3 83.2	67.0	14.0
Efficacité de l'inoculum ⁴	0.286	0.278	0.337	0.274	0.274 0.266 0.269	0.109	0

¹ Roman numbers indicate in which trial the corresponding temperature was tested: trial I: 18, 22, and 27°C; trial II: 24.5, 25.5, and 27°C; trial III: 27, 28.5, and 30°C.

² Means of 12 counts. Data are followed by their confidence interval (95% level).

³ % spores germinated after 20 h (200 spores). In each trial, inoculation was performed with spores harvested on 12-days old lesions.

⁴ Inoculum efficiency as number of lesion per deposited spore.

De même, on peut estimer les variations de la durée de la période de latence. Celle-ci augmente avec les doses d'inoculum (fig. 1).

B. Effet de la température.

1. *Dose d'inoculum - Pourcentages de germination* (tabl. 1). La dose d'inoculum qui est apportée présente une bonne homogénéité sur l'ensemble des essais ($F_{obs} = 0,29$). Les variations en fonction de la température du pourcentage de spores germées à 20 h après contamination sont importantes, avec des valeurs maximales à 27°C, température à laquelle des différences sensibles sont cependant notées en fonction des essais. Ce pourcentage chute rapidement au-dessus de 28,5°C.

2. *Nombre de lésions par unité de surface foliaire. Efficacité de l'inoculum (E.I.)*. Au cours des essais, des lésions sont obtenues à toutes les températures, sauf à 30°C. Après 40 j d'incubation à cette température, aucun symptôme n'est observé. L'examen microscopique d'une série de coupes effectuées sur ce matériel ne permet pas de mettre en évidence d'infections latentes. Pour les températures comprises entre 18 et 27°C, le nombre de lésions obtenues par unité de surface foliaire apparaît stable (environ 3,9/cm²). À 28,5°C, ce nombre est très sensiblement plus faible (1,43); l'analyse de la variance des résultats obtenus pour toutes les températures, sauf 30°C, fournit une valeur de F_{obs} de 38,3. Puisque le nombre de spores déposées est équivalent pour toutes les températures, l'efficacité de l'inoculum (tabl. 1) est donc stable entre 18 et 27°C à (0,27 à 0,34), nettement plus faible à 28,5°C (0,11) et nulle à 30°C.

3. *Evolution des lésions* (fig. 2). À 27°C, les premières lésions chlorotiques sont observées le 7^e jour à la face inférieure des feuilles. L'évolution des lésions est ensuite très rapide (fig. 2, A), puisqu'il faut 6 j pour passer de 100 p. 100 de lésions au stade 1 (Mc Vey, 1965) à 100 p. 100 de lésions au stade 3.

Au-delà et en deçà de la température de référence de 27°C, l'apparition des lésions est retardée d'autant plus que l'on s'en écarte. Simultanément, l'évolution des lésions est plus lente: à 28,5°C, elle est complète en 7 j, et à 25,5, 24,5, 22 et 18°C, respectivement, en 9, 9, 11 et 23 j, à partir de la date de leur apparition (fig. 2, A). Ce ralentissement est notamment marqué par une transition de plus en plus lente entre les stades 2 et 3.

Il s'ensuit un accroissement de la période de latence (*P.L.*) calculée, à mesure que l'on s'écarte de 27°C, où elle est minimale (10,5 j) (fig. 2, B). Ces

Figure 2. Evolution des lésions en fonction de la température.

A. Développement des lésions (en proportions de stades 1, 2, et 3) en fonction du temps et des températures. Abscisses: temps écoulé depuis la contamination (en jours). Ordonnées: pourcentages de chaque stade.

- : stade 1.
- - - - - : stade 2.
- _____ : stade 3.

B. Variations des périodes d'incubation, de latence, et durée de développement des lésions avec la température. Abscisse : temps écoulé depuis la contamination (en jours). Ordonnées : température (°C).

- ▲-----▲ : période d'incubation (date d'apparition des premiers symptômes).
- : période de latence.
- : durée du développement des lésions (de 100% de lésions au stade 1 à 100% de lésions au stade 3).

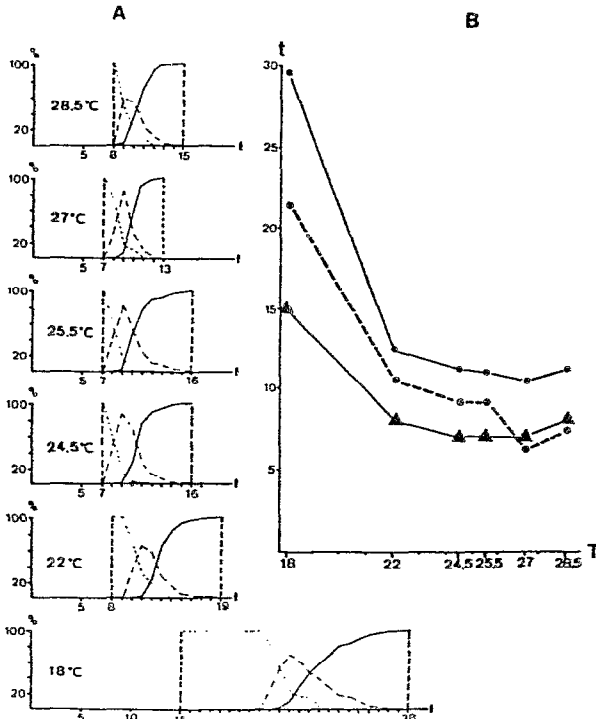


Figure 2. Effect of temperature on lesion development.

A. Changes in the proportion of lesions in 3 development classes, with time and temperature. Abscissa : time elapsed, in days from inoculation. Ordinates : percent of each stage.

- : 1st stage.
- - - - - : 2nd stage.
- _____ : 3rd stage.

B. Duration of incubation and latency periods, and lesion development, at six temperatures. Abscissa : time elapsed, in days from inoculation. Ordinates : temperature (°C).

- ▲-----▲ : incubation period (date of observation of the first symptoms).
- : latency period.
- : lesion development (from 100% of lesions at the 1st stage to 100% at the 3rd).

Figure 3. Cinétique et intensité de la sporulation, et durée de la période infectieuse (*P.I.*, en jours), en fonction de la température. Ordonnées : nombre moyen, cumulé, de spores produites par lésion (en milliers). Abscisses : temps à partir de la contamination (jours). Les flèches indiquent la date d'apparition de la première pustule ouverte. Les barres verticales indiquent la valeur de l'erreur standard pour chaque point (60 comptages).

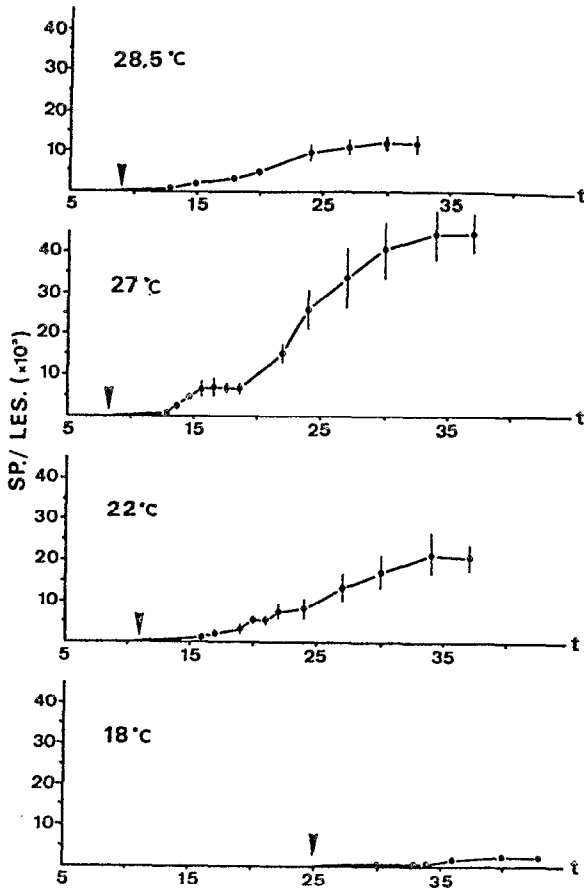


Figure 3. Sporulation kinetics and intensity, and duration of infectious period at four temperatures. Ordinates : mean cumulative number of spores produced per pustule (thousands). Abscissa : time elapsed from inoculation (days). Arrows indicate the observation date of the first opened pustule. Vertical lines indicate the value of the standard error calculated for each mean (60 counts).

variations sont équivalentes en ampleur à celles du temps d'incubation (*F.I.C.*).

En remarque, il convient de signaler qu'une évolution plus lente des lésions est constatée lorsque les infections sont réalisées sur la face supérieure des folioles. Ainsi, le temps d'incubation moyen, calculé pour l'ensemble des lésions est 8,4 j avec une contamination sur la face supérieure, contre 7,3 j, sur la face inférieure.

4. *Cinétique et intensité de la sporulation en fonction de la température* (fig. 3). Les premières lésions ouvertes sont observées les 25^e, 11^e, 8^e et 9^e jours, respectivement, à 18, 22, 27 et 28,5°C.

A 27°C, le maximum de la production quotidienne de spores (pente maximale de la courbe de la fig. 3) est atteint entre le 22^e et le 25^e jour après contamination. L'évolution de la sporulation semble présenter 2 étapes de forte production séparées par une période de ralentissement. Cette évolution biphasée qui apparaît également, quoique de manière moins nette, aux autres températures, correspond peut-être à une étape d'extension rapide des pustules en surface, quelques jours après leur ouverture, entraînant un accroissement de leur production.

L'effet de la température sur l'intensité de la sporulation paraît considérable. La sporulation totale moyenne au 30^e jour varie très significativement d'une température à une autre, malgré l'incertitude relativement importante associée à ces estimations.

La durée de la période infectieuse (*F.I.*) en fonction des 4 températures testées apparaît maximale à 27°C (26,5 j). Aux températures inférieures à 27°C, elle semble diminuer assez lentement (21,6 j à 22°C), alors qu'elle chute très rapidement au-delà (12,9 j à 28°C).

C. *Inoculations effectuées sur des plantes cultivées en pots à 27°C.* Les symptômes sur les plantes cultivées en pots sont identiques à ceux observés sur feuilles détachées. Le tableau 2 permet de comparer l'évolution des populations de lésions dans ces 2 conditions expérimentales. On constate un décalage dans le développement des lésions qui se traduit par une différence de l'ordre d'un jour dans le temps de latence moyen.

Discussion

A. *Effet des doses d'inoculum.* Les temps moyens d'incubation et de latence enregistrés après infection à sec (Méthode 1, Savary, 1985) sont

Tableau 2. Evolution des lésions à 27 °C obtenues sur plantes en pots ou sur folioles détachées.

- ¹ Contamination sur la face supérieure des feuilles, principalement (voir texte).
² Contamination sur la face inférieure des folioles (voir texte).
³ En jours après la contamination.
⁴ Selon l'échelle de Mc Vey (1965), sur 390 lésions.
⁵ Sur 600 lésions.

Dates	Plantes en pots Stades (%)			Folioles détachées Stades (%)		
	1	2	3	1	2	3
7	—	—	—	100	0	0
8	100	0	0	69.5	30.5	0
9	58.4	41.6	0	15.5	84.4	7.2
10	20.0	61.5	18.5	10.7	32.5	56.8
11	0	37.6	62.5	0	10.3	89.7
12	0	14.1	85.9	0	1.5	98.5
13	0	4.6	95.4	0	0	100
14	0	3.1	96.9			
15	0	0	100			

Table 2. Lesion development at 27°C on potted plants (left) and detached leaflets (right).

- ¹ Inoculation performed mainly on the adaxial leaf surface (see text).
² Inoculation on the abaxial leaflet surface (see text).
³ In days after inoculation.
⁴ According Mc Vey's (1965) scale, from 390 lesions.
⁵ From 600 lesions.

respectivement d'environ 8 et 11 j (fig. 1). Ces valeurs sont en accord avec celles obtenues, au moyen de suspensions de spores, par Mc Vey (1965) en infectant des plantes cultivées en serre, ou celles fournies par Cook (1980b) à partir de feuilles infectées après mise en survie.

L'évolution différente, en fonction des doses d'inoculum, des courbes qui décrivent la cinétique d'apparition des lésions par unité de surface (fig. 1), ne semble pas liée à un trop faible nombre de sites potentiels d'infection lorsque la dose d'inoculum est élevée (N). En effet, le nombre de stomates disponibles, par spore déposée, est de l'ordre de 50 pour la dose N. Par contre, cette différence pourrait s'expliquer par une compétition trophique entre sites, après leur infection. Cette hypothèse permet également de rendre compte de l'accroissement de la période de latence lorsque le nombre de lésions par unité de surface devient plus grand.

Ce résultat paraît original en regard des résultats obtenus pour d'autres rouilles. En particulier, pour *Uromyces phaseoli* (Pers.) Wint. (Yarwood,

1961), *Puccinia hordei* Otth. (Teng & Close, 1978), et *Puccinia recondita* f.sp. *triticea* Erikss. & Henn. (Mehta & Zadoks, 1970), des résultats inverses ont été obtenus, le temps de latence diminuant lorsque la dose d'inoculum augmente. Cependant, Mehta & Zadoks, puis Teng & Close, ont introduit l'hypothèse d'une compétition entre sites infectés dans leurs interprétations des phénomènes de sporulation, soit ultérieurement dans le déroulement du cycle parasitaire, par rapport à l'interprétation qui est faite ici.

A cet égard, le couple *P. arachidis* - arachide pourrait ne se distinguer que par un trophisme plus intense du parasite, correspondant, pour chaque lésion, à une zone d'influence qui, sur la feuille, serait plus rapidement étendue.

B. Effet de la température

1. *Doses d'inoculum effectivement apportées au cours des essais, germination des spores et efficacité de l'inoculum.* L'obtention, au cours de ces essais, d'une bonne homogénéité des doses apportées (tabl.1) permet d'exclure ce facteur comme cause de variation.

La température optimale de germination des spores est voisine de 27°C (tabl.1). Le taux de germination diminue rapidement au-dessus de cette température ainsi que l'efficacité de l'inoculum.

En deçà d'un optimum thermique voisin de 27°C, les différentes étapes du processus infectieux, du dépôt de la spore à l'apparition de la lésion, paraissent donc plus lentement franchies, mais avec un taux constant de succès pour le parasite. Au contraire, au-delà de cet optimum, le taux de survie diminue; la réduction du taux de germination des spores observée à 28,5 ou 30°C n'en est sans doute qu'un élément.

L'obtention d'une efficacité d'inoculum constante, pour un intervalle de température donné, correspond au principe "une propagule-une lésion" discuté par Zadoks & Schein (1979). Un résultat analogue a été obtenu par Teng & Close (1978) pour *Puccinia hordei*.

2. *Temps d'incubation et de latence.* Les temps d'incubation et de latence (fig. 2) varient dans le même sens sous l'action de la température, ce qui est logique (Rapilly, 1979).

La réduction du temps de latence observée entre 18 et 27°C (fig. 2) correspond à un résultat courant pour les rouilles (Zadoks, 1961: *P. striiformis*; Simkin & Wheeler, 1974: *P. hordei*; Tomerlin et al., 1982: *P.*

recondita). Un test de Student, effectué pour comparer les valeurs obtenues pour 27 et 28,5°C indique que cet écart (0,6 j) est très significatif ($t = 4,13$). De même que, dans le cas de la rouille jaune du blé (Tolenaar & Houston, 1967) ou dans celui de la rouille de l'orge (Teng & Close, 1978), l'interprétation de ces résultats fait apparaître un optimum thermique, qui est ici voisin de 27°C.

3. *Sporulation*. L'évolution de la production de spores à 27°C semble connaître deux étapes d'accroissement, séparées par une phase de ralentissement, ce qui constituerait une originalité du couple *P. arachidis* - arachide vis-à-vis d'autres systèmes étudiés.

L'intensité de la sporulation est fortement affectée par la température, avec une nette atténuation au-delà de 27 et en deçà de 22°C (fig. 3).

Ceci est en accord avec des observations effectuées sur d'autres rouilles : *P. recondita* (Tomerlin et al., 1983; Eyal & Peterson, 1967) *P. hordei* (Simkin & Wheeler, 1974 ; Teng & Close, 1978), par exemple.

Cependant, outre la température, plusieurs facteurs, en particulier l'intensité lumineuse et l'humidité relative, sont susceptibles d'avoir des effets sur l'intensité de la sporulation des rouilles (Eyal & Peterson, 1967: *P. recondita* ; Ropilly, 1979: *P. striiformis*). Ces différents facteurs interfèrent entre eux et influent sur le statut des relations trophiques entre la plante et son parasite, dont la sporulation est une conséquence (Rotem et al., 1978). A cet égard, les résultats présentés ici nécessitent donc un contrôle à partir d'observations effectuées sur plantes cultivées en pots ou en serre.

4. *Période infectieuse*. Les estimations (fig. 3) de la durée de la période infectieuse en fonction de la température comportent une incertitude qui, sans doute, excède 1 jour. Cette imprécision, déjà évoquée par Mehta & Zadoks (1970) est, au moins en partie, inhérente à la forme asymptotique des courbes obtenues pour l'intensité de la sporulation (fig. 3).

Néanmoins, les résultats paraissent indiquer (fig. 3) une forte diminution de la durée de la période infectieuse à basse température, ainsi qu'au-dessus de 27°C.

Il convient de noter que Teng & Close (1978) montrent que la période infectieuse de *P. hordei*, qui est constante entre 10 et 20°C, diminue lorsque la température s'élève à 25°C. Par ailleurs, Mehta & Zadoks (1970), indiquent, pour *P. recondita*, une réduction de la période de sporulation lorsque l'on passe de 11-15°C à 16-19°C. Ces données font apparaître, comme pour *P. arachidis*, un

seuil de température au-delà duquel la période infectieuse tend à se raccourcir.

C. Comparaison des évolutions des lésions sur plantes cultivées en pots et feuilles détachées à 27°C. L'étude des parasites foliaires, tant biotrophes que nécrotrophes, de l'arachide, fait déjà largement appel à l'emploi de feuilles détachées: Cook (1980a), Cook (1980b), Subrahmanyam et al., (1980), Subrahmanyam et al., (1983a), Subrahmanyam et al., (1983b) en ce qui concerne *P. arachidis*, Gobina et al., (1983), pour *Cercospora arachidicola*. L'arachide se prête bien, en effet, à ce type d'expériences, ses feuilles, détachées et maintenues dans une humidité saturante, pouvant être conservées durant plusieurs semaines.

La pulvérisation d'une suspension de spores sur des plantes en pots entraîne un dépôt de spores essentiellement sur la face supérieure des feuilles. Mc Vey (1965) indique qu'un décalage de 24 h existe entre l'évolution des lésions obtenues par dépôts de spores soit sur la face inférieure soit sur la face supérieure des feuilles. Cette observation est confirmée ici au cours d'un essai préliminaire. Ce même écart, observé (tabl. 2) entre les lésions obtenues sur plantes entières et sur feuilles détachées, peut donc s'expliquer ainsi.

Par contre, Yorwood (1961) a obtenu des résultats inversés, chez *Uromyces phaseoli*: la période de latence est plus courte lorsque le dépôt de spores est effectué sur la face supérieure des feuilles. Chez *U. phaseoli*, les pustules apparaissent surtout à la face supérieure des feuilles alors qu'elles se forment à la face inférieure pour *P. arachidis*.

Cette interprétation des résultats (tabl. 2) nous permet d'écartier, au moins dans une première analyse, la possibilité d'une erreur systématique liée à l'emploi de feuilles détachées.

Conclusion

L'effet des doses d'inoculum sur le déroulement du cycle de *P. arachidis* se situe au moins à deux niveaux: efficacité de l'inoculum (Savary, 1985) et durée du cycle proprement dit (période de latence). La possibilité d'une compétition trophique entre sites après l'infection pourrait contribuer à expliquer les évolutions différentes de ces variables avec les doses. Selon cette interprétation, déjà envisagée par d'autres auteurs pour des interactions hôte-parasite analogues (Mehta & Zadoks, 1970, Teng & Close, 1978), il serait logique, dans des expériences ultérieures, d'obtenir une réduction de la sporulation lorsque la dose d'inoculum augmente.

Il existe un effet marqué de la température sur les périodes d'incubation et de latence, l'intensité de la sporulation et la durée de la période infectieuse chez *P. arachidis*. A basse température (18°C), le temps de latence est considérablement allongé (29,5 au lieu de 10,5 j), l'intensité de la sporulation est fortement diminuée (460 spores/lésion au lieu de 40 500 à 27°C) et la période infectieuse tend à se raccourcir (13,5 j au lieu de 26,5). Ces variables semblent présenter un optimum thermique voisin de 27°C, puisque des variations dans les mêmes sens apparaissent également au-delà de cette température. Par contre, aucune variation n'est observée quant à l'efficacité de l'inoculum entre 18 et 27°C. Au-dessus de 27°C, cette variable connaît une brutale diminution (elle s'annule à 30°C), les conditions de température et d'humidité devenant défavorables à la germination des spores et à l'initiation du processus infectieux.

A de nombreux égards, ces résultats présentent des analogies avec ceux obtenus pour d'autres rouilles. Selon Subrahmanyam et al. (1980 et 1983a), il existe une concordance entre les observations provenant d'infections de folioles d'arachide détachées et de plantes cultivées en pots ou en plein champ. Il nous semble néanmoins nécessaire, pour les raisons développées notamment par Rotem et al. (1978), de compléter ces données par des essais sur plantes entières, en particulier celles qui concernent la sporulation.

Les résultats que nous venons de présenter nous conduisent à penser que le régime des températures a une incidence considérable sur le déclenchement et le déroulement des épiphyties de rouille de l'arachide.

Remerciements

Cette étude a bénéficié des conseils du Professeur J.C. Zadoks (Département de Phytopathologie, Wageningen, Pays-Bas), qui en a également revu le manuscrit. L'auteur lui en exprime sa grande reconnaissance.

Références

- Cook, M., 1980a. Host-parasite relations in uredial infection of peanut by *Puccinia arachidis*. *Phytopathology* 70: 822-826.
- Cook, M., 1980b. Peanut leaf wettability and susceptibility to infections by *Puccinia arachidis*. *Phytopathology* 70: 826-830.
- Eyal, Z. & Peterson, J.L., 1967. Uredospore production of five races of *Puccinia recandita* Rob. & Desm. as affected by light and temperature. *Can. J. Bot.* 45: 537-540.
- Gobina, S.M.; Melouk, M.A. & Banks, D.J., 1983. Sporulation of *Cercospora*

- arachidicola* as a criterion for screening peanut genotypes for resistance. *Phytopathology* 73: 556-568.
- Mc Vey, D.V., 1965. Inoculation and development of rust on peanut grown in the greenhouse. *Plant Dis. Rep.* 49: 191-192.
- Mehta, Y.R. & Zadoks, J.C., 1970. Uredospore production and sporulation period of *Puccinia recondita* f.sp. *triticea* on primary leaves of wheat. *Neth. J. Plant Pathol.* 76: 267-276.
- 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: 21-27.
- Parlevliet, J.E., 1979. Components of resistance that reduce the rate of epidemic development. *Annu. Rev. Phytopathol.* 17: 203-222.
- Rapilly, F., 1979. Yellow rust epidemiology. *Annu. Rev. Phytopathol.* 17: 59-73.
- Rotem, J.; Cohen, Y. & Bashi, E., 1978. Host and environmental influences on sporulation in vivo. *Annu. Rev. Phytopathol.* 16: 83-101.
- Savary, S., 1985. Comparaison de différentes techniques d'infection de *Puccinia arachidis* Speg. sur arachide. *Agronomie* 5: 325-329.
- Simkin, M.B. & Wheeler, B.E.J., 1974. The development of *Puccinia hordei* on barley cv. Zephyr. *Ann. appl. Biol.* 78: 225-235.
- Subrahmanyam, P.; Gibbons, R.W.; Nigam, S.N. & Rao, V.R., 1980. Screening methods and further sources of resistance to peanut rust. *Peanut Sci.* 7: 10-12.
- Subrahmanyam, P.; Moss, J.P. & Rao, V.R., 1983a. Resistance to peanut rust in wild *Arachis* species. *Plant Dis.* 67: 209-212.
- Subrahmanyam, P.; Mc Donald, D.; Gibbons, R.W. & Subbarao P.V., 1983b. Components of resistance to *Puccinia arachidis* in peanuts. *Phytopathology* 73: 253-256.
- Teng, P.S. & 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: 287-296.
- Tolenoar, H. & Houston, B.R., 1967. A study of the epidemiology of stripe rust (*Puccinia striiformis*) in California. *Can. J. Bot.* 45: 291-307.
- Tomerlin, J.R.; Eversmeyer, M.G.; Kramer, C.L. & Browder, L.E., 1983. Temperature and host effects on latent period and infectious period and on urediniospore production of *Puccinia recondita* f.sp. *tritici*. *Phytopathology* 73: 414-419.
- Van der Plank, J.E., 1963. *Plant Diseases. Epidemics and Control.* Academic Press, New York, 349 pp.
- Yarwood, C.E., 1961. Uredospore production by *Uromyces phaseoli*. *Phytopathology* 73: 414-419.
- Zadoks, J.C., 1961. Yellow rust on wheat, studies in epidemiology and physiologic specialization. *Tidjschr. Pkziekt.* 67: 69-256.

- Zadoks, J.C., 1971. Systems analysis and the dynamic of epidemics. *Phytopathology* 61: 600-610.
- Zadoks, J.C., 1972. Modern sconcepts of disease resistance in cereals. *Proc. sixth Congr. Eucarpia* pp 89-98.
- Zadoks, J.C. & Schein R.D., 1979. *Epidemiology and Plant Disease Management*. Oxford Univ. Press, New York, Oxford, 427 pp.

4. Decrease by plant development and leaf age of susceptibility of groundnut to rust (*Puccinia arachidis* Speg.) in a susceptible cultivar

S. SAVARY,

ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Laboratoire de Phytopathologie, Centre d'Adiopodoumé,
BP V 51 Abidjan, Côte d'Ivoire.

Summary

The effects of plant development and leaf age on the infection efficiency (*IE*), the latency period (*LP*), and the sporulation intensity (*SP*) of groundnut rust were studied using detached and non-detached leaflets of a highly susceptible groundnut variety. The results indicated a decrease of *IE* with increasing leaf age and an increase of *LP* with increasing leaf age and development stage. A significant effect of detachment on *IE* was found. However, experiments on both detached and non-detached leaflets resulted in the same general conclusions. The observed reduction of *IE* and lengthening of *LP* suggest that further studies would profitably distinguish epidemiologically different layers in the host canopy.

Introduction

The effect of ageing on the susceptibility of plants to fungal diseases was studied extensively (Schein, 1965; Parlevliet, 1975; Ohm and Shaner, 1976; Parlevliet and Kuiper, 1977; Populer, 1978; Tomerlin et al., 1983), but for the special case of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) and its rust (*Puccinia arachidis* Speg.) data are scarce. In a study on infection of groundnut by *P. arachidis*, based upon inoculations of detached leaflets with urediniospore suspensions, Cook (1980 a, 1980 b) reported on the effect of leaf wettability on infection efficiency in several cultivars. She demonstrated a decrease of inoculum efficiency with leaf age associated with a decrease of leaf wettability. Leaf wettability was therefore indicated as a cause of variation of susceptibility.

The aim of the present study was to provide additional information on the changes of susceptibility with development stage and leaf age. The inoculations were performed with dry urediniospores, excluding the effects of varying leaf wettability. Infection efficiency, latency period and sporulation intensity were measured on detached leaflets and intact plants, and the results compared. As the variables are among those usually used in components analysis of resistance (Zadoks, 1972), the results can be considered in a genetical as well as in an epidemiological perspective.

Material and methods

Plants and inoculum. Seedlings of a short-cycle, local cultivar were grown in outdoor conditions, in 12 cm plastic pots. The cultivar was highly susceptible to rust, and, in this respect, representative of the varieties traditionally cultivated in Ivory Coast. The inoculum consisted of a local rust isolate collected in the south of Ivory Coast in 1982 and maintained in the laboratory by regular reinoculation on detached leaflets.

Inoculation of leaflets. Detached leaflets, kept on damp filter paper in petri dishes (Cook, 1980 a), were used to study the effect of development stage and leaf age on susceptibility to rust. Plants were 15, 26, 34 or 45 days old when leaves were cut for inoculation. This range corresponded to the following stages of plant development : third tetrafoliate of the vegetative stage (Table 1, I), beginning bloom (II), beginning peg (III), and beginning pod (IV), according to Boote's (1982) scale. Of these plants, 2, 2, 3 and 4 leaf stories, respectively, were used for inoculation (the 1st and 3rd, from the apex of the main stem, for development stages I and II, the 1st, 3rd, and 5th for stage III, and the 1st, 3rd, 5th and 7th for stage IV). Leaf age was represented by leaf layer number, counted from the top of the main stem.

The inoculations were performed with a mixture of dry urediniospores and kaolin, at an inoculum density of approximately 100 spores cm². The inoculated leaflets were kept under the same temperature and illumination conditions as in previous studies (Savary, 1985 a, 1985b). The infection efficiency (I_E , Schein, 1964) was calculated as the ratio of the lesion density (lesions cm⁻²) to the deposited spore density (spores cm⁻²). Data are mean ratios from 12 leaflets per leaf age and plant stage combination. The latency period (LP , latent period according to Van der Plank, 1963) was operationally defined as the mean delay in days between inoculation and pustule opening. There were 6 leaflets per treatment, and it was calculated for each leaflet from daily counts of newly opened pustules as:

$$LP = \frac{\sum_{l=0}^T (l * n_l)}{\sum_{l=0}^T n_l},$$

where n_l is the number of pustules per leaflet opening on day l , l the date from inoculation, and T the date of opening of the last observed pustule. On the third day after observing "50 % of the pustules just visible" (Parlevliet, 1975), 5 leaflets per treatment were selected at random, cut into pieces, and separately agitated for 30 minutes in 5 ml of 0.1 % Triton X-100 in water. Three counts per

spore suspension were made, using a hemocytometer to determine the amount of spores produced per lesion (SP).

Inoculation of potted plants. Two series of potted plants were inoculated in two separate experiments, designed to measure the effects of leaf age and plant stage on IE and LP .

In the first experiment, three development stages were considered, each represented by four plants: fourth tetrafoliate (19 days), beginning bloom (26 days), and beginning pod (42 days). On these plants, 2, 3, and 4 leaf stories, respectively, were inoculated. Each leaf of the test-plant was dusted with 100 mg of a mixture containing 260 spores per mg kaolin, with a hand-held powder dispenser. Immediately after inoculation, the potted plants were placed in a tray with some water and kept under plastic bags for 24 h to ensure high humidity (Simkin and Wheeler, 1974), and a 12 h darkness period was immediately applied to avoid any negative interference of light with the infection process (Zadoks, 1967). Lesions counts and leaf area measurements were made on three leaflets per leaf to calculate the lesion density on non-detached leaflets (L_{nd}). The fourth leaflet on each test-leaf was used to estimate indirectly the deposited spore density, S_{nd} . Prior to inoculation, leaflets were detached from the second leaf layer (counted from top) of the main axis of spare plants. The reference infection efficiency measured on this vegetal material was: $IE_r = 0.3$ (Savary, 1985a). One of these detached leaflets was inverted and stuck (by moistening its adaxial surface with tap water) on one leaflet of each of the attached test-leaves. After inoculation, the detached leaflets were removed and kept on damp filter paper in separate petri dishes. These provided the estimates of the lesion density on detached leaflets (L_d). Using the reference infection efficiency, the deposited spore density on the three corresponding non-detached leaflets could be calculated: $S_{nd} = L_d / IE_r$, and thus, the infection efficiency: $IE = IE_{nd} = L_{nd} / S_{nd}$.

In a second experiment on potted plants, the latency period (LP) was measured on plants of 26 (flowering stage), 34 (beginning peg) and 42 (beginning pod) days old. On these plants, 160, 280 and 360 mg, respectively, of a mixture containing 260 spores per mg kaolin was dusted. These amounts were calculated according to the mean number of fully expanded leaves, so that about 20 mg of the mixture would be used per leaf. The inoculated plants were incubated as previously. The LP values were estimated as for detached leaflets on 2, 3, and 4 leaf stories of the respective development stages, with 3 replications per development stage x leaf age combination.

Table 1. Effects of plant stage and leaf stage on the infection efficiency (*IE*), the latency period (*LP*), and sporulation intensity (*SP*) of *Fuccinia arachidis* on detached and non-detached leaflets.

Detached leaflets	Response type ¹	Leaf age ²	Development stage ³			
			I	II	III	IV
	IE (<i>n</i> = 12) ⁴	Y	27	24	27	32
		0	17	19	20	17
	LP (<i>n</i> = 8)	Y	10.7	10.7	10.8	10.5
		0	11.3	10.9	11.4	11.9
	SP (<i>n</i> = 5)	Y	2200	2400	2200	2400
		0	3000	2500	2200	2000

Non-detached leaflets	Response type	leaf age	Development stage			
			I	II	III	IV
	IE (<i>n</i> = 4)	Y	18	20	17	
		0	10	17	13	
	LP (<i>n</i> = 3)	Y		10.9	11.1	11.2
		0		11.2	13.3	12.7

¹ Entries are mean infection efficiencies (*IE*, %), latency periods (*LP*, days), and sporulation intensities (*SP*, spores lesion⁻¹).

² Leaf age is considered at two levels: the youngest (Y) and the oldest (0) leaf of the main stem.

³ Development stages are: third or fourth tetrafoliate (I), beginning bloom (II), beginning peg (III), and beginning pod (IV).

⁴ Number of replications.

Results

IE decreased from younger to older leaves on detached leaflets as well as on non-detached leaflets (Table 1). In both experiments, the data do not indicate a change in *IE* with development stage. Higher values for *IE* were obtained with detached leaflets. Inversely, *LP* increased from younger to older leaves in both experiments. Data also indicate a tendency for *LP* to increase with increasing development stages. Values obtained with non-detached leaflets were higher than those from detached leaflets. The data for *SP* did not indicate an effect of leaf age or development stage. The coefficient of variation for *LP* in both series of measurements were relatively low, suggesting that *LP* is a reliable response. Studies on partial resistance to leaf rust similarly indicated that the

accuracy was higher in measuring LP than IE (Parlevliet, 1975; Parlevliet and Kuiper, 1977).

To analyze the results with respect of possible leaf age, development stage, and leaf age \times development stage effects, a two-way analysis of variance was separately applied to each of the five data sets. As a simplification, the effect of leaf age was considered with only two alternatives, the oldest and the youngest levels per development stage. For IE , a significant effect of leaf age was obtained with detached ($p < 0.001$) and non-detached leaflets ($p < 0.05$). For LP , the effects of leaf age ($p < 0.001$ in both cases), development stage ($p < 0.05$ in both cases) and leaf age \times development stage interaction ($p < 0.001$ with detached and $p < 0.05$ with non-detached leaflets) were significant. For SP , no significant effects were found.

The results for IE and LP were further analyzed according to a split-plot design, considering detached and non-detached leaflets as separate blocks, in which each development stage is a unit including two levels of leaf age (youngest and oldest) as sub-units. The development stages considered for IE and LP were I, II, and III, and II, III, and IV, respectively (Table 1). In addition to the effects of development stage, leaf age, and their interaction, this design allowed to calculate the effect of detachment. For IE , a significant ($p < 0.10$) detachment effect was found, whereas other effects were found in accordance with previous analyses (development stage: $0.5 < p < 0.75$; leaf age: $p < 0.005$; interaction: $0.10 < p < 0.25$). For LP , the effect of detachment may be considered as a trend only: $0.10 < p < 0.25$. The effect of leaf age was found significant ($p < 0.05$), while those of development stage and interaction were found as trends only ($0.10 < p < 0.25$).

Both procedures, two-way analyses of variance on separate experiments and general analysis according to a split-plot design, therefore indicated a significant leaf age effect on IE , and, for LP , significant leaf age and development stage effects (in the latter case, only a trend when a split-plot design was used).

Discussion

Inoculations of both detached and non-detached leaflets allowed to distinguish leaf layers which differed in two components: IE and LP . An increase of LP with increasing development of the host was also observed with both plant materials. Therefore, in the case of the highly susceptible cultivar considered, the use of either plant material leads to the same general conclusions.

This study suggests that, in the variation of susceptibility with leaf age and development stage of a groundnut cultivar highly susceptible to rust, more factors are involved than just leaf wettability (Cook 1980a and 1980b). The effect of plant growth and development on infection by biotrophic foliar fungi was studied intensively. Although an increase in IE with leaf age appears in the case of *Puccinia hordei* of barley (Parlevliet and Kuiper, 1977), IE frequently decreases with increasing development and leaf age as in *Erysiphe graminis hordei* of barley (Aust et al., 1980) and in *Uromyces phaseoli* of bean (Schein, 1965), although the existence of a maximum following a steep increase of IE at a very young leaf age was demonstrated in the latter case. Parlevliet (1975) reported an increase of LP in *P. hordei* during barley development. Studies on *Puccinia recondita* on wheat led to the same conclusions (Tomerlin et al., 1983). On the contrary, Ohm and Shoner's (1976) results indicate a minimum before flowering. In *P. recondita*, a clear reduction in SP related to plant maturation was reported by Tomerlin et al. (1983).

In spite of the diversity among pathosystems, several authors (Populer, 1978; Zadoks and Schein, 1979; Vanderplank, 1982) have suggested generalizations to account for the variation in the pathological interactions between fungi and ageing plants. The most general hypothesis for a biotrophic pathogen is, perhaps, that the younger and healthier the host tissues, the easier their recognition and use as a convenient habitat for faster and more intense growth and multiplication. This has led Zadoks and Schein (1979) to suggest that partial resistance against biotrophic fungi would generally increase with age and development.

In the present results, two of the variables studied (IE and LP), which can be considered as components of resistance to groundnut rust, comply with Zadoks and Schein's (1979) hypothesis, while the third (SP) is not demonstrably affected by development stage and leaf age.

Higher values for IE were obtained with detached leaflets. In a first approach, this difference may be partly attributed to less favourable conditions (especially lower relative humidity) during the early infection process in the case of potted plants. The experiment with detached leaflets also yielded lower values for LP than with potted plants. In a previous study (Savary, 1985 b), such a difference was partly assigned to the slower lesion development on potted plants, when spores are predominantly deposited on the upper leaf surface, as compared to lesion development on detached leaflets, when the lower leaf surface is inoculated.

The results presented here, a reduction of the infection efficiency with

leaf age and a lengthening of the latency period with development stage and leaf age, point to the desirability of further epidemiological studies on groundnut rust to distinguish different layers in the host canopy, and to evaluate the consequences of plant development on epidemics. These variations of susceptibility, as well as, when needed, the effect of leaf detachment, should also be taken into consideration in future studies on groundnut rust resistance.

Acknowledgements

Thanks are due to Professor J.C. Zadoks (Department of Phytopathology, Wageningen, the Netherlands) for critical analysis of this work and linguistic assistance in preparing the manuscript.

References

- Aust, H.J., Bashi, E. & Rotem, J., 1980. Flexibility of plant pathogens in exploiting ecological and biotic conditions in the development of epidemics. In : J. Palti & J. Kranz (Eds), Comparative epidemiology. A tool for better disease management. Pudoc, Wageningen, pp. 46-56.
- Boote, K.J., 1982. Growth stages of peanut (*Arachis hypogaea* L.). Peanut Science 9 : 35-40.
- Cook, M., 1980 a. Host-parasite relations in uredial infections of peanut by *Puccinia arachidis*. Phytopathology 70 : 822-826.
- Cook, M., 1980 b. Peanut leaf wettability and susceptibility to infection by *Puccinia arachidis*. Phytopathology 70 : 826-830.
- Ohm, H.W. & Shaner, G., 1976. Three components of slow leaf rusting at different growth stages in wheat. Phytopathology 66 : 1356-1360.
- Parlevliet, J.E., 1975. Partial resistance of barley to leafrust, *Puccinia hordei*. I. Effects of cultivar and development stage on latent period. Euphytica 24: 21-27.
- Parlevliet, J.E. & Kuiper, H.J., 1977. Partial resistance of barley to leafrust, *Puccinia hordei*. IV. Effects of cultivar and development stage on infection frequency. Euphytica 26: 249-255.
- Populer, C., 1978. Changes in host susceptibility with time. In : J.G. Horsfall & E.B. Cowling (Eds), Plant Disease - An Advanced Treatise, Vol. III. Academic Press. New York. pp. 239-262.
- Savary, S., 1985 a. Comparaison de différentes techniques d'infection de folioles d'arachide par *Puccinia arachidis* Speg. Agronomie 5 : 325-329.
- Savary, S., 1985 b. Effets du niveau de contamination et de la température sur quelques étapes du cycle de *Puccinia arachidis* Speg. Agronomie 5 : 479-485.
- Schein, R.D., 1964. Design, performance, and use of a quantitative inoculator.

Phytopathology 54 : 509-513.

- Schein, R.D., 1965. Age-correlated changes in susceptibility of bean leaves to *Uromyces phaseoli* and tobacco mosaic virus. *Phytopathology* 55 : 454-457.
- Simkin, M.B & Wheeler, B.E.J., 1974. The development of *Puccinia hordei* on Barley, cv Zephyr. *Ann. of appl. Biol.* 78 : 225-235.
- Tomerlin, J.R., Eversmeyer, M.G., Kramer, C.L. & Browder, L.E., 1983. Temperature and host effect on latent and infectious period and on urediniospore production of *Puccinia recondita* f.sp. *tritici*. *Phytopathology* 73 : 414-419.
- Van der Plank, J.E., 1963. *Plant diseases. Epidemics and control.* Academic Press. New-York. 349pp.
- Vanderplank, J.E., 1982. *Host-pathogen interactions in plant disease.* Academic Press. New York. 207pp.
- Zadoks, J.C., 1967. An inhibitory effect of light on the infection by brown leaf rust on wheat. *Neth. J. Pl. Path.* 73 : 52-54.
- Zadoks, J.C., 1972. Modern concepts in disease resistance in cereals. In : F.A.G.H. Lupton, G. Jenkins & R. Johnson (Eds). *The way ahead in plant breeding.* Eucarpia, Cambridge. pp 89-98.
- Zadoks, J.C. & Schein, R.D., 1979. *Epidemiology and plant disease management.* Oxford University Press. New York. 427pp.

5. Relative humidity and wind velocity associated with diurnal rhythmicity of aerial dispersal of *Puccinia arachidis* urediniospores

S. SAVARY

ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Laboratoire de Phytopathologie, Centre d'Adiopodoumé, BP. V.51, Abidjan, Côte d'Ivoire.

Abstract

Four groundnut plots were artificially inoculated with *Puccinia arachidis* during the growing season 1984 in Adiopodoumé (Ivory Coast). Rust intensity assessments and spore trappings were performed during the development of the resulting epidemics. Spore density in the air at canopy height ranged from 0 to 800 spores m^{-3} . A significant linear regression was found of the logit of the relative air spore content on the logit of rust intensity expressed as the number of lesions m^{-2} of field. During the first sporulation wave following inoculation, the spore density in the air and the spore content of the pustules were determined at regular intervals. These data were related to weather parameters measured simultaneously. The spore content of the air ranged from 0 to 20 spores m^{-3} . A pronounced daily rhythmicity was found in the spore density of the air, related to a daily rhythm in the depletion and repletion of uredinia. The major explanatory variable was relative humidity, a secondary was wind velocity. The hypothesis is made that this periodicity affects the whole range of variation of aerial spore densities measured at different rust intensities.

Introduction

Many fungal diseases, especially those affecting the aerial parts of plants, depend on air-borne dispersal. As rust (*Puccinia arachidis* Speg.) is a major yield-reducing factor of groundnut in Ivory Coast, some aspects of its aerial dispersal were studied.

The aeromycology of groundnut rust was studied by Mallalah and Rao (1982) in India. These authors observed that the density of urediniospores, usually ranging from 0 to 350 spores, followed a daily periodicity with a maximum when relative humidity was near from 70-80 %. They did not supply specific information on disease intensity, but suggested a strong correlation between disease intensity and spore content of the air. Further knowledge on the relations between the spore content of the air and disease intensity as well as weather factors, the objectives of the present study, should provide a better understanding of groundnut rust epidemics.

Material and methods

The results of two analyses are reported. In the first, spores were trapped in four groundnut plots previously inoculated with rust in order to study the spore content of the air at variable disease levels. The second refers to a series of air samplings which were performed simultaneously with regular measurements of weather parameters in one plot.

Experimental plots and inoculations. Four square (10 m x 10 m) plots were sown on 13 June (plot 1), 2 July (plot 2), 17 July (plot 3) and 1 August (plot 4), 1984, with a local, erect, short-cycle cultivar, highly susceptible to rust, at a rate of 167 000 plants ha⁻¹. Field inoculations were performed to enhance natural rust epidemics.

Plot 1 was inoculated with rust urediniospores on the evening of 23 July by spraying each of 10 plants in the center of the plot with 10 ml of a suspension containing 30 000 spores ml⁻¹ in tap water with 0.005 % (v/v) Triton X-100. This inoculum was supplied by inoculated leaflets under laboratory conditions (Savary, 1985). After inoculation, the plants were covered with plastic bags which were removed early in the next morning.

The centers of the other plots (2, 3 and 4) were inoculated on 5 September by dusting dry urediniospores mixed with kaolin onto the plants. In order to obtain equivalent inoculum densities per unit of leaf area with the same amounts of spores, estimates of the number of green leaves per plant were made in the plots before inoculation. In accordance with these estimates, 7, 9 and 10 plants were inoculated in plots 2, 3 and 4, respectively. An amount of 1800 mg of a mixture containing approximately 500 spores mg⁻¹ (i.e. approximately 9×10^5 spores per plot, instead of 3×10^6 suspended spores for plot 1) was employed for each plot.

Spore content of the air. Single rotating impaction (Rotorod) samplers were placed in the middle of each plot, among inoculated plants, at canopy top level (approximately 25 cm height). In plot 1, the air was sampled ten times a day from 5.00 a.m. to 7.00 p.m. during four consecutive days, from 6 August to 10 August. In the other plots (2, 3 and 4), spores were trapped at least twice a week, usually at 10 a.m. The sampling duration was 30 minutes at all times. Spore densities in the air (expressed in spores m⁻³) were calculated from spore counts on the exposed rods, according to the manufacturer's specifications.

Rust intensity. Disease intensity was assessed at least weekly. The disease

rating system involved severity ratings of three leaf layers (the 3rd, 5th and last layer from the top along the main stem) on each of the inoculated plants. The mean severity of leaflets (in percent of the leaf area visibly affected by rust) was multiplied by the proportion of diseased leaves to obtain the final rust severity value. To estimate the number of lesions per square meter of field, the individual leaflet ratings were replaced by the mean number of uredinia corresponding to their severity class, and the mean number of lesions per plant was calculated.

Analysis of results. The comparison between the spore content of the air and the disease levels follows Burleigh et al. (1969). Uredial numbers and spore densities were transformed into logits,

$$\text{Log}_e [x / (1 - x)] = \text{Log}_e [N/K / ((K-N)/K)],$$

When N represents the current density of spores in the air, $K = 1000 \text{ spores m}^{-3}$, the highest density measured in Ivory Coast. When N represents the current density of uredinia in the crop (infected center) with a leaf area index of 4, $K = 679\,000 \text{ uredinia m}^{-2}$. The relation between uredinia m^{-2} and spores m^{-3} was studied by linear regression analysis.

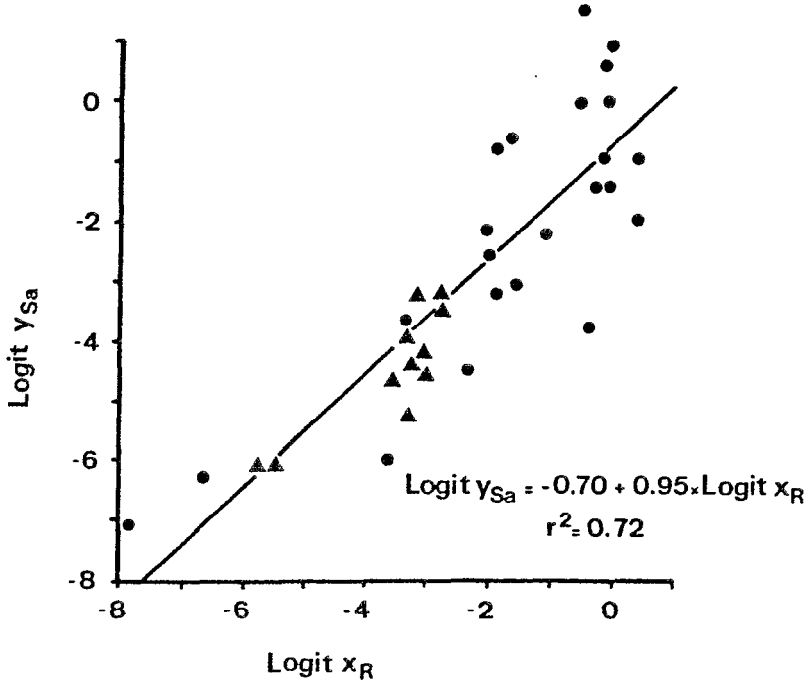
Spore content of the lesions (plot 1). Five leaflets were taken at random at 5.00 a.m., 12.00 a.m. and 7.00 p.m. from the inoculated plants of plot 1. In these samples, the numbers of open and not-yet-open pustules were counted. The leaflets were cut into pieces and shaken in water with 0.01 % (V/v) Triton X-100 during 30 minutes. The spore density of each of the resulting five suspensions (one per leaflet) was determined by means of a hemocytometer, and the mean number of spores per open pustule was calculated.

Weather data (plot 1). In plot 1, horizontal wind speed was measured by a rotating cup anemometer placed in the plot at 25 cm above ground, the height of canopy top. Temperature and relative humidity were registered by a portable thermohygrograph at the edge of the plot, protected from direct insolation by a palm leaf shelter (approx. 1 m^2). The proportion of wet leaves was estimated by direct observation of the 3rd, 5th and last leaves (from the apex) of 5 plants. The measurements were performed simultaneously with the air samplings; they began on 6 August and were performed 10 times a day from 5.00 a.m. to 7.00 p.m.

Results

Inoculations. Rust intensity was lowest in plot 1 (Fig. 1), probably as a result of the inoculation technique employed in this plot, viz. inoculation with spore

Fig. 1 - Aerial dispersal of *Puccinia arachidis*. Spore content of the air (vertical axis) as related to rust intensity of the crop (horizontal axis).



x_R : relative pustule density, in number of pustules m^{-2} divided by the highest number found.

y_{Sa} : relative spore content of the air, in spores m^{-3} divided by the highest spore content found.

r : linear correlation coefficient.

▲ : plot 1.

● : plots 2, 3, and 4.

suspension. If so, the result is a confirmation of previous comparisons of inoculation methods under laboratory conditions (Savary, 1985). On 5 August, rust severity of the inoculated plants in plot 1 was 3.5 % (10 plants) against 1.0 % outside the inoculated area (40 plants). Light natural infection contributed to moderate the difference between inoculated and non-inoculated plants, but a Student's t test for small samples shows its significance at $p < 0.01$ ($t = 6.3$).

Rust severity and spore content of the air (plots 1, 2, 3 and 4). To relate spore density of the air to rust intensity of the crop (inoculated centers), weather effects should be reduced as far as possible. Only data taken under the following conditions were considered :

temperature from 25 to 28°C,
relative humidity from 80 to 85 %,
wind velocity (measured at 2 m height): 1.6 to 4.0 m s⁻¹,
period of sampling: 10.00 to 10.30 a.m.

The choice of this sampling period was a compromise between the period of expected highest spore content, about noon (Mallaiah and Rao, 1982), and that of the lowest risk of rainfall, early morning.

Fig. 1 shows the selected data from the four plots (34 samplings). As a general trend, the spore content of the air (expressed as the logit of the relative spore density) increased with rust intensity (expressed as the logit of the relative number of lesions m⁻², x_R). Linear regression was performed on these 34 samplings and leads to the equation :

$$\text{logit}(Y_{sa}) = -0.70 + 0.95 \text{ logit}(x_R) \\ (r^2 = 0.72, \text{ with } r^2(0.99) = 0.15).$$

The regression is significant ($p < 0.01$).

Variation in the spore content of the air (plot 1). The results (Fig. 2) represent a relatively dry period, as no rainfall of importance occurred until the morning of the 5th day of the observation period. The spore content of the air (Fig. 2A) shows a clear periodicity, peaking at about noon. Spore densities were highest when temperature and wind velocity were high and relative humidity was low. A relatively cool and humid morning, as on the first day, may have caused a delay of 2 to 3 hours in the appearance of the daily peak. Figures under the peak are the total daily values, integrated over 24 hours beginning at 5.00 a.m. They do not show a general trend. Fig. 3 shows the diurnal rhythm, determined according to Hirst (1953), under the prevailing dry weather conditions (drawn line). This curve conforms to those of Mallaiah and Rao (1982) (broken lines).

Variation of the spore content of lesions (plot 1). The number of spores per lesion (Fig. 2A) increased during the observation period. The significant trend ($r^2 = 0.81$, $p < 0.01$) between the number of spores per pustule and time was superimposed over daily variations which were inversely related to those of the spore density in the air. The increase in the proportion of open pustules (Fig. 2B) at the beginning of the experiment represents the sporulation wave following inoculation, and the increase in the number of spores per lesion represents the ripening of the pustules (Mehta and Zadoks, 1970).

Fig. 2 - Aerial dispersal of *Puccinia arachidis*. Diurnal periodicity of rust and weather variables in plot 1. Time is expressed in hours (horizontal axes).

A : Spore contents of the air (drawn line, spores m^{-3}) and spore content of lesion (broken line, spore lesion $^{-1}$).

B : Open pustules in percent (OP in %).

C : Temperature (T in °C, drawn line), relative humidity (RH in %, broken line), rainfall (in mm, bars), and occurrence of dew (dots).

D : Leaf wetness in percent of wet leaves (LW in %, drawn line) and wind velocity (u in $m s^{-1}$, broken line).

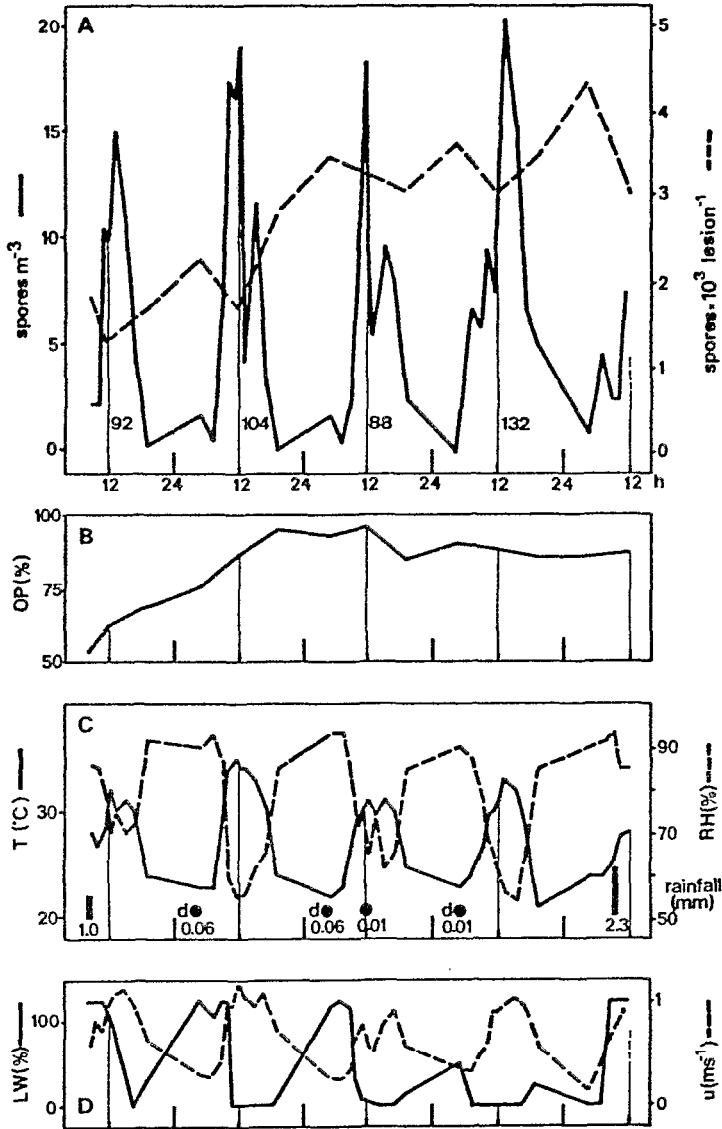
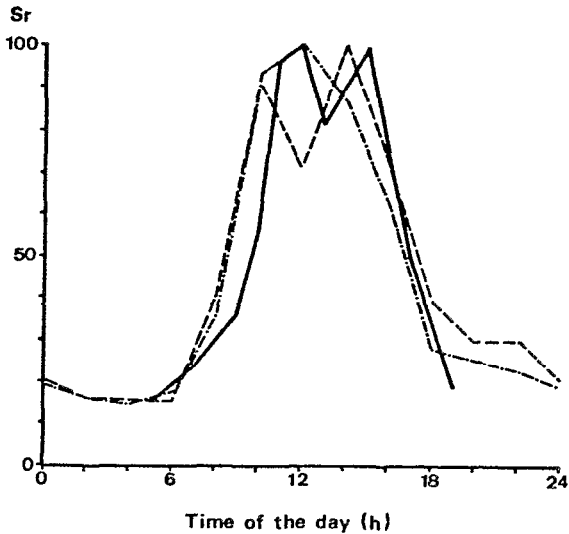


Fig. 3 - Aerial dispersal of *Puccinia arachidis*. Diurnal periodicity of the urediniospore count of the air. Sr represents the observed spore density relative to weighted mean peak value, in percent.



- : Plot 1 (see text): weighted means of four days representing dry weather conditions.
- - - - - : Mallaiah and Rao (1982) : variation for one rainy season.
- - : Mallaiah and Rao (1982) : mean values for three cropping seasons.

Variation of the spore content of the air and of the spore content of lesions : regression analysis (plot 1). The variation of the spore content of the air (S_a) and of the spore content of the lesions (S_l) can be submitted to a regression analysis, introducing temperature (T), relative humidity (RH), wind velocity (u) and leaf wetness (LW) as explanatory variables.

Among the correlation coefficients listed in Table 1, those relating S_a to T and RH are high, while RH and T are strongly correlated. Since RH includes a direct effect of T, the latter variable is not considered in further calculations.

Table 1. Aerial dispersal of *Puccinia arachidis*. Linear correlation coefficients of rust and weather variables.

	S_a	T	RH	u	LW	S_l
S_a	1	0.75**	-0.75**	0.57**	-0.35**	-0.27
T		1	-0.89**	0.73**	-0.32**	-0.47**
RH			1	-0.72**	0.57**	0.26
u				1	0.28	-0.51**
LW					1	0.20
S_l						1

S_a : Spore density of the air [spore m^{-3}] u: Wind velocity [$m s^{-1}$].
 T: Temperature [$^{\circ}C$]. LW: Leaf wetness [%].
 RH: Relative humidity [%]. S_l : Number of spores per lesion [spore lesion $^{-1}$].
 The correlation coefficients followed by * or ** are significant at $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively ($r_{0.95} = 0.30$, $r_{0.99} = 0.39$).

Table 2. Aerial dispersal of *Puccinia arachidis*. Trend analysis: regression of the lesion content on time, and of the corrected lesion content on aerial spore density.

Variables to be explained	Explanatory variables	Equation	r^2	Reg.SS (df = 1)	Res.SS (df = 41)	F (1,41)
S_l	general trend: t	$S_l^{\#} = 1582 + 25 \cdot t$	0.80	$23.4 \cdot 10^6$	$5.7 \cdot 10^6$	168**
$S_l - S_l^{\#}$	Daily variation: S_a	$S_l - S_l^{\#} = 219 - 31 \cdot S_a$	0.23	$5.7 \cdot 10^6$	$4.3 \cdot 10^6$	54.3**

t: Elapsed time, in hours from the beginning of the experiment.
 r: Correlation coefficient.
 S_a : Spore content of the air [spores m^{-3}].
 S_l : Spore content of lesion [spores lesion $^{-1}$].
 $S_l^{\#}$: Estimated spore content of lesion, according to the regression equation for the general trend [spores lesion $^{-1}$].
 Reg.SS: Regression sum of squares.
 Res.SS: Residual sum of squares.
 F: Fisher's variance ratio.
 df: Degrees of freedom of sum of squares.

The remaining variables with a high explanatory value for S_a are RH and u . Initially, no significant linear relation was found between S_a and S_1 . If, however the variation of S_1 was submitted to a trend analysis (Table 2), after correction for variation with time, it led to a significant relation to S_a .

In Table 3, equation 1 provides a summary of the relations between the variables which can be deduced from Fig. 2: RH and S_1 are negatively correlated to S_a , while u is positively correlated to S_a .

Table 3. Aerial dispersal of *Puccinia arachidis*. Multiple regression analysis of the spore density of the air on weather parameters in plot 1.

Equation number & variable to be explained	Explanatory variables	Equations ¹	Significance of the regressions
1 S_a	RH, u , S_1	$S_a = 31.7 - 0.32 \cdot RH^{**} + 0.62 \cdot u^{**} - 3.9 \cdot 10^{-4} \cdot S_1^{**}$	Reg.SS=1166.8 Res.SS=599.7 F=19.0**
2 $S_a(t)$	RH, $S_a(t-\Delta t)$ $\Delta t=1h$	$S_a(t) = 31.4 - 0.32 \cdot RH^{**} - 0.02 \cdot S_a(t-1)$	Reg.SS=750.0 Res.SS=630.0 F=32.2**
3 $S_a(t)$	RH, $S_a(t-\Delta t)$ $\Delta t=2h$	$S_a(t) = 38.7 - 0.39 \cdot RH^{**} - 0.25 \cdot S_a(t-2)$	Reg.SS=785.5 Res.SS=540.3 F=27.6**
4 $S_a(t)$	RH, $S_a(t-\Delta t)$ $\Delta t=3h$	$S_a(t) = 41.5 - 0.42 \cdot RH^{**} - 0.45 \cdot S_a(t-3)^{**}$	Reg.SS=886.8 Res.SS=437.4 F=37.5**
5 $S_a(t)$	RH, $S_a(t-\Delta t)$ $\Delta t=5h$	$S_a(t) = 33.6 - 0.34 \cdot RH^{**} - 0.19 \cdot S_a(t-5)$	Reg.SS=757.6 Res.SS=491.4 F=27.0**
6 $S_a(t)$	RH, $S_a(t-\Delta t)$ $\Delta t=10h$	$S_a(t) = 31.7 - 0.32 \cdot RH^{**} - 0.30 \cdot S_a(t-10)$	Reg.SS=740.2 Res.SS=740.2 F=25.3**

¹ Significance of the contribution of explanatory variables in equation was tested with Fisher's F test (*, **: contribution significant at $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively). Reg.SS: regression sum of squares, Res.SS: residual sum of squares, $S_a(t-\Delta t)$: previous aerial spore density, Δt before the current ($S_a(t)$) spore density (missing data were estimated by linear interpolation). For other symbol explanation, see Table 1.

The effect of time (t) on S_a is shown in equations 2 to 6, where the spore density, measured during a previous time interval ($S_a(t-\Delta t)$), is used as an explanatory variable of the next S_a value ($S_a(t)$). In regression 4 ($\Delta t=3$ hours) this explanatory variable has a significant negative coefficient, suggesting that previous spore take-off interferes with subsequent spore liberation, due to the daily rhythm in depletion and repletion of uredinia.

Discussion

The variation in the spore content of the air during the first experiment (plot 1) ranged from 0 to 20 spores m^{-3} . This range is low in comparison to the data provided by the literature on rust dispersal (Gregory, 1961; Ingold, 1971), and more specifically on groundnut rust dispersal (Mallaiah and Rao, 1982). In the latter case, values frequently reached several hundreds of spores m^{-3} . Similar values, up to 800 spores m^{-3} , were obtained from samplings performed at variable disease severity (plots 1, 2, 3, and 4) throughout the whole epidemic (Fig. 1). A significant, positive correlation was found between the spore content of the air and the rust intensity in the four infected plots, all under comparable weather conditions. The observations from plot 1 were taken at the beginning of the focus development, as demonstrated by the increasing proportion of open pustules (Fig. 2, B).

The comparison of Fig. 1 to the figures shown by Burleigh et al. (1969) for *P. graminis* and *P. recondita*, as well as the comparison of the coefficients of determination shows that in the case of groundnut rust the severity of disease has a lower explanatory value for the spore content of the air than in the case of the cereal rusts. This can be related, in part, to the use in this study of momentaneous spore counts instead of cumulative spore counts. Further analysis of such experiments should allow to estimate the explanatory value of other variables than disease intensity. Nevertheless, the result of this case-study supports the general validity of the method described by Burleigh et al.

P. arachidis shows a marked periodicity of the variables representing the state of the pathogen population (Fig. 2, A) in response to daily changes of weather parameters. Periodicity is a prevailing feature of fungal parasites of aerial plants parts, including rusts (Hirst, 1953). The periodicity presented here is in agreement with that of Mallaiah and Rao (1982).

The correlation matrix of Table 1 shows that many of the explanatory

variables are intercorrelated. According to Butt and Royle (1974), this should not diminish the predictive value of the regression models which can be built from these data.

The equations in Table 2 stress the importance of some variables for the spore content of the air; among them, the effect of relative humidity (and/or temperature) is predominant. While Smith (1966) for *P. graminis*, and Rappilly et al. (1970) for *P. striiformis*, demonstrated the importance of wind velocity, its effect on the spore content of the air is moderate in this analysis. It should be noticed that wind hardly varied during the observation period (plot 1: 0 to 1.2 m s^{-1} , at canopy level), reducing its explanatory value in this set of data. Equations 2 to 6 of Table 2 introduce the previous spore content of the air at variable time intervals as explanatory variable of the current spore content. The significant ($p < 0.01$, Table 2) contribution of this new variable at the optimal delay of $\Delta t = 3$ hours indicates that the amount of spores in the pustules readily available for take-off is limited.

The multiple regressions analysis of the data from plot 1 leads, as a main result, to a hierarchy of the weather factors affecting spore content of the air for the _ relatively dry and calm _ weather conditions prevailing during this experiment. Relative humidity is responsible for most of the variation and wind velocity ranks second as an explanatory variable. Further studies would be necessary to measure the effects of the weather factors considered here on the several subprocesses (Hirst, 1961; Smith, 1966 and Zadoks and Schein, 1979) leading to spore take-off and dispersal. The importance of short-term "memory effects" such as those due to the limited amount of available spores in the pustule might then be revealed.

Two types of variation in spore content of the air above a groundnut canopy infected by rust were found in this study. The first, with a small amplitude (0-20 spores m^{-3}), observed at low levels of rust (plot 1), is related to daily changes in weather conditions; it represents daily rhythmicity. The second, with a large amplitude (0-800 spores m^{-3}), was measured at highly varying intensities of rust; it represents the epidemic trend. The hypothesis is forwarded that the daily rhythmicity in the spore content of the air can be extrapolated to the whole range of rust severities encountered during epidemics.

Aknowledgements

I am grateful to Professor J.C. Zadoks (Agricultural University, Wageningen, the Netherlands) for detailed analysis of this work and linguistic assistance.

Thanks are due to Mr H. Voortman for assistance in field samplings.

References

- Burleigh, J.R., Eversmeyer, R.W. & Roelfs, A.P., 1969. Characterization of wheat rust epidemics by number of uredia and urediospores. *Phytopathology* 59 : 1229-1237.
- Butt, D.J. and Royle, D.J., 1974. Multiple regression analysis in the epidemiology of plant diseases. In : J. Kranz (Ed.), *Epidemics of plant disease*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 78-144.
- Gregory, P.H., 1961. *The microbiology of the atmosphere*. Leonard Hill, London, 251pp.
- Hirst, J.M., 1953. Changes in the atmospheric spore contents. Diurnal periodicity and the effect of weather. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 36 : 375-393.
- Hirst, J.M., 1961. The aerobiology of *Puccinia graminis* uredospores. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 44 : 133-139.
- Ingold, C.T., 1971. *Fungal spores. Their liberation and dispersal*. Clarendon Press, Oxford. 302pp.
- Mallaiah, K.V. & Rao, A.S., 1982. Aerial dissemination of urediniospores of groundnut rust. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 78 : 21-28.
- Mehta, Y.R. & Zadoks, J.C., 1970. Uredospore production and sporulation period of *Puccinia recondita* f.sp. *tritricina* on primary leaves of wheat. *Neth. J. Pl. Path.* 76 : 267-276.
- Rapilly, F., Fournet, J. & Skajennikoff, M., 1970. Etudes sur l'épidémiologie et la biologie de la rouille du blé : *Puccinia striiformis* West. *Ann. Phytopathol.* 2 : 5-31.
- Savary, S., 1985. Comparaison de différentes techniques d'infection de folioles d'arachide par *Puccinia arachidis* Speg. *Agronomie* 5 : 325-329.
- Smith, R.S., 1966. The liberation of cereal stem rust uredospores under various environmental condition in a wind tunnel. *Trans. Br. Myc. Soc.* 49 : 33-41.
- Zadoks, J.C. & Schein, R.D., 1979. *Epidemiology and plant disease management*. Oxford University Press, New York 472pp.

6. Rain-induced dispersal in *Puccinia arachidis*, studied by means of a rainfall simulator

S. SAVARY, Laboratoire de Phytopathologie,
J.L. JANEAU, Laboratoire de Pédologie,
ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en
Coopération, Centre d'Adiopodoumé, BP. V.51, Abidjan (Côte d'Ivoire)

Abstract

A rainfall simulator was used on groundnut (*Arachis hypogaea*) plots artificially infected with *Puccinia arachidis* in order to study urediniospore dispersal caused by various amounts of rainfall. Several trapping methods were used to compare dry, splash and drip dispersal caused by rain. The spore liberation mechanisms activated by rain and the flows of spores which they generate can be studied at the infected canopy or at the sporulating lesion scales. Two systems referring to these scales were considered to discuss the results. Dry dispersal seemed preponderant. The spore content of the lesions in the canopy was strongly reduced by rain. The results indicated that light rain showers may promote disease dispersal, whereas it may be hampered by heavy showers.

Additional key-words : spore liberation mechanisms, dry dispersal, splash dispersal, drip dispersal, rainfall intensity, spore trapping methods.

Introduction

Studies on spore dispersal in pathogenic fungi, especially rusts, are described in various environmental conditions by several authors, Ingold (1971), Gregory (1973), Meredith (1973), and Zadoks and Schein (1979). In the case of groundnut rust (*Puccinia arachidis* Speg.), some information is available (Mallaiiah and Rao, 1982; Savary, 1986). However, the effects of rain on spore dispersal in *P. arachidis* were not studied yet.

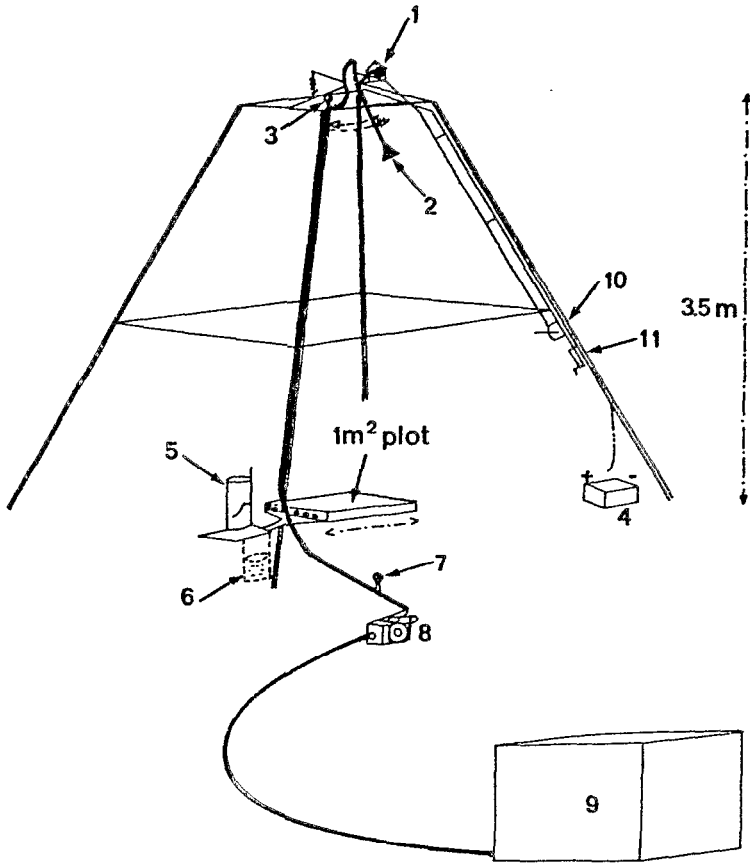
When a groundnut (*Arachis hypogaea* L.) crop infected by rust is hit by a rain shower, several spore dispersal processes may take place in the canopy. The aim of this study is to provide some insight into these processes and to estimate their relative importance, using simulated rainfalls on inoculated plots.

Material and methods

Experimental plots and inoculations. Five square plots (5 m x 5 m) were sown on 11 November, 1984, with a highly susceptible, short-cycle and

Fig. 1. The rainfall simulator (after Asseline and Valentin, 1978) used to study rain-induced dispersal of *Puccinia arachidis*.

- | | |
|----------------------------|---|
| 1. Windscreen wiper motor. | 7. Gate valve. |
| 2. Oscillating nozzle. | 8. Motor pump. |
| 3. Water pressure gauge. | 9. Water tank |
| 4. Battery (12 V). | 10. Adjusting handle for the verticality of the nozzle. |
| 5. Water level recorder. | 11. Adjusting handle for regulating intensities. |
| 6. Water run-off tank. | |



erect local groundnut cultivar at a density of 150,000 seeds ha⁻¹. When necessary, replacements were made ten days after sowing with seedlings grown in pots to obtain a final density of 150,000 plants ha⁻¹. In the evening of 10 December (at flowering stage), field inoculations were performed by the application of dry *Puccinia arachidis* urediniospores mixed with kaolin (Savary, 1985 a). Hundred mg of such a mixture, containing 380 spores mg⁻¹, were powdered on each plant to be inoculated. Fifteen plants at the center of each plot were inoculated and immediately covered by a small (1.0 x 1.0 x 0.3 m) plastic tent which was removed early in the following morning.

Rust assessment Three plants were selected at random from the inoculated and from the non-inoculated plants in each of the five plots (thirty plants in total). They were rated for rust intensity (non-destructive sampling) on 7 January (Savary 1986), i.e. approximately 1.5 to 1.8 latency period after inoculation (Savary 1985b).

Rain simulation The rain simulator (Asseline and Valentin, 1978) consists of a telescopic tower on which one single nozzle is mounted (Fig.1). Moved by an adapted windscreen wiper motor, the nozzle oscillates across the plot at a height of 3.5 m. The angle of oscillation, altered by adjusting the angle of the drive shaft, can be rapidly modified from the ground to obtain the required rain intensity (from 30 to 140 mm h⁻¹).

The average size of drops produced by the rain simulator is small when compared to that employed by Gregory et al. (1959) (2-5 mm) and Hirst and Stedman (1963) (3.4 mm). The size distribution of the droplets produced by the simulator is strongly asymmetric, as is the case with natural raindrops. For an intensity of 60 mm h⁻¹, the mean droplet size is 1.5 mm, but about 70 % of the droplets have a diameter within the size bracket of 1.0 to 4.0 mm (Valentin, 1981). A rain simulator producing a range of droplet sizes, instead of single-sized drops, probably provides a realistic approach of field conditions. The apparatus was designed to mimick the effect of tropical rain showers on soil surfaces. Special attention was given to the kinetic energy of the artificial rain which should approximate that of natural rain (Valentin, 1981).

On four plots, different rainfall events were simulated on 8 January; the fifth plot was used as a reference. Amounts, durations and intensities of the artificial rains are shown in Table 1. The experimental conditions are representative of natural showers observed in Ivory Coast (Asseline and Valentin, 1978). No rainfall had occurred on the plots during the week before the rain simulation experiment.

Table 1. Rain induced dispersal of *Puccinia arachidis*. Amount, duration and intensity of simulated rain showers.

Plot no.	Rust severity ¹ (%)	Simulated rains				
		Amount (mm)	Duration (min)	Intensity (mm h ⁻¹)	Diameter of drops ² (mm)	Kinetic energy ³ (J mm ⁻¹ m ⁻²)
1 (reference)	16.9	0	0	0	0	0
2	15.8	2.5	5	30	0.84 (0.47-1.22)	14.7
3	22.2	5.0	10	30	0.84 (0.47-1.22)	14.7
4	16.1	10.0	10	60	1.49 (1.03-2.10)	19.0
5	20.2	20.0	10	120	1.35 (0.79-2.16)	23.0

¹ Differences between focal centers of plots are not significant ($F(3,4) = 0.88$).

² The mean diameter of the drops is followed by the diameters of the 25th and the 75th percentile of the drop population.

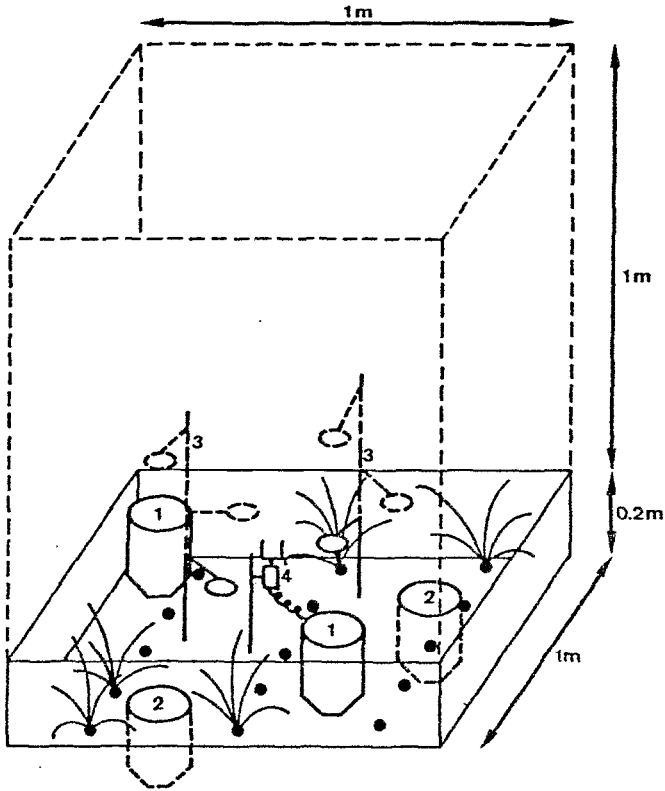
³ The kinetic energy of the rain is expressed in joules per mm of rainfall per m² of soil hit by the rain.

Spore counts. Three different methods of spore counting were used before and during rain simulation.

In each plot (Fig.2), four rain gauges were placed, two with their funnel openings at canopy top level (approximately 0.2 m above the ground), and two at ground level. After the rain shower, their contents were filtered through a twin (20 and 40 mesh) wire gauze filter and deposited on a paper filter, which was then dried, cut into pieces and agitated in 2 ml water with 0.01 % (v/v) Triton X-100. The spore contents of the suspensions obtained from the rain gauges were assessed by counting (five counts per sample), using a Nageotte hemocytometer, as described by Roelfs et al. (1970).

Two sets of inverted plastic petri dishes, 8.8 cm in diameter, their bottom covered with a filter paper disk, were placed in the four plots submitted to simulated rains at three heights above the ground : 0.2, 0.3 and 0.5 m (Fig. 2). The spores caught on the paper surface were recovered and their numbers were

Fig.2. Rain-induced dispersal of *Puccinia arachidis*. Lay-out of sampling devices.



Objects contained within the volume of the canopy (approx. : 0.2 x 1 x 1 m) are represented in drawn lines. Objects above or under this volume are shown in broken lines. Plant position are indicated by dots and a few plants are drawn schematically.

1. Rain gauges (opening at canopy top level - 0.2 m).
2. Rain gauges (opening at ground level - 0.0 m).
3. Inverted petri dishes at 0.2, 0.3, and 0.5 m height.
4. Rotorod sampler at 0.2 m height.

Table 2. Rain-induced dispersal of *Puccinia arachidis*. Spore counts from a rain simulation experiment with various methods of spore sampling.

Specified	Rainfall (mm)		Lesions counts ² (10 ³ spores lesion ⁻¹)		Rotorod counts ³ (spores m ⁻³)	
	Measured ¹		A	B	C	D
	Canopy	Ground	Before rain	After rain	Before rain	After rain
2.5	2.48	2.58	3.4 ^a	2.4 ^{bcd} (-29%)	15 (0-30)	680 (640-740)
5.0	5.15	4.80	2.7 ^{abc}	1.6 ^{def} (-41%)	23 (13-32)	1120 (1160-1170)
10.0	10.3	10.5	3.0 ^{ab}	1.4 ^{ef} (-53%)	28 (17-39)	3580 (3400-3760)
20.0	19.4	21.5	2.1 ^{cde}	1.0 ^f (-52%)	40 (38-52)	3830 (3640-4020)

¹ Each entry corresponds to the mean of two rain catches.

² Each entry is the mean of five counts on each of five sampled leaflets. Entries followed by different letters are significantly different at 95 % level : *LSD* ($p = 0.95$) = 0.90. Numbers between brackets are the relative depletions of lesions in percentages.

³ Calculations according to the manufacturer's specification; each entry is followed by its confidence interval at $p = 95$ % level.

estimated as mentioned before.

Before and during each simulated rain, aerial spore densities were estimated by means of rotating impaction (Rotorod) samplers. Sampling duration was 10 min in each case, except for the 2.5 mm rain simulation, when the duration was 5 min.

Before and after each rain, one leaflet of the 6th or the 7th leaf (from the apex) was taken away from each of five inoculated plants chosen at random in every plot. Each leaflet was cut into pieces and shaken in 5 ml water with 0.01 % (v/v) Triton X-100 before counting. The number of spores per leaflet was divided by the number of lesions observed on the leaflet, so that the final result could be expressed as number of spores per lesion.

Results

Rust assessment. The average rust severity in the inoculated areas of the

Table 2. Continued

Rainfall (specified, mm)	Petri dish counts ⁴ (10 ³ spores m ⁻²)			Rain-gauge counts ⁵ (10 ³ spores m ⁻²)	
	E z = 0.2	F z = 0.3	G z = 0.5	H Canopy	I Ground
2.5	21.2 ^a	2.4 ^e	3.7 ^e	50 ^c	420 ^b
5.0	18.7 ^{abc}	7.4 ^{de}	2.5 ^e	90 ^c	710 ^a
10.0	16.2 ^{bc}	14.5 ^{bcd}	2.5 ^e	90 ^c	970 ^a
20.0	25.0 ^a	24.9 ^a	12.4 ^{cd}	200 ^{bc}	770 ^a

⁴ Each entry is the mean of five counts on each of two petri dishes. Data followed by different letters are significantly different at 95 % level ; $LSD(\rho = 0.95) = 8.5$. z is the trapping height in m.

⁵ Each entry is the mean of five counts for each of two rain gauges. Data followed by different letters are significantly different at 95 % level ; $LSD(\rho = 0.95) = 260$.

plots was estimated at 18.4 % versus 3.4 % in the non-inoculated areas. A two-ways analysis of variance indicated a significant ($\rho < 0.0005$) effect of inoculation on rust severity, but did not indicate plot or plot x inoculation effects.

Rain simulation. The rain simulator worked according to the above specifications. Specified and measured rain catches are mentioned Table 2.

Spore counts. There was a significant difference ($\rho < 0.05$) between the contents of lesions before (Table 2,A) and after (B) each rain shower. Their depletion increased between 2.5 and 10.0 mm of rain, as can be seen from the percent values (relative depletion). Rotorod spore captures (Table 2, C and D) increased significantly with increasing rainfall amounts. High variation (least significant difference at $\rho < 0.05$: 8500 spores m⁻²) was noticed in the data obtained from the petri dish counts (Table 2, E,F,G). The amounts of trapped spores were usually higher at canopy top level ($z = 0.2$ m) than at other heights. Table 2 indicates a trend ; spore counts increased with rainfall amounts and intensities at all heights. In rain gauges the spore counts were higher ($\rho < 0.05$) at ground level (Table 2, I) than at canopy level (H). Higher spore catches were

usually obtained with higher rainfall amounts with all methods of spore catching.

Discussion

Physical processes When a rain shower hits a groundnut canopy infected by rust, several spore liberation mechanisms can be activated : (a) mechanical momentum shedding off the spores (Zadoks and Schein, 1979), (b) microgusts of air, caused by rain drop impactation (Hirst and Stedman, 1963), blowing the spores away, and (c) rain-drop backsplash (Gregory et al., 1959), carrying the spores away in microdroplets. These mechanisms can be superimposed on the spore liberation caused by the wind (mechanical momentum, gustiness). They generate flows of spores above and within the canopy : (a) a flow of dry spores, (b) a flow of water-borne spores in splash droplets, (c) a horizontal flow of spores (dry or droplet-borne) abducted by wind, (d) a downward flow of spores caught by rain droplets, (e) a flow of spores suspended in water dripping from the leaves, and (f) a flow of spores suspended in water running off the petioles and stems.

Spore flows. The system studied in these experiments is, in a first approach (System 1), limited to a canopy space with a surface of one square meter and a height of 0.2 m, topped by one cubic meter of air. In this system, the number of spores in the pustules increases by spore formation and decreases by spore liberation. For the duration of each rainfall experiment, spore formation is negligible. Considering the system at equilibrium, and following an approach similar to that of Rijdsdijk and Rappolt (1978), we write :

$$A = B + C + D, \quad (1)$$

where A represents the outflow from the spore source (the lesions), and B , C and D , the inflows into three sinks, the canopy space (lesion excepted), the air space above the canopy, and the soil, respectively.

The outflow from source A was measured as the difference between the contents of the lesions before and after the rain experiments.

Two of the variables measured help to quantify the inflow into the canopy space (B). (1) The number of spores m^{-2} trapped by inverted petri dishes at canopy top level represents splash dispersal; (2) the difference between the number of spores m^{-2} caught in the rain gauges at canopy top level and the number of spores m^{-2} trapped by the petri dishes, also at canopy top level, represents rain scrubbing.

The Rotorod catches are assumed to estimate the density of dry spores in

the air, i.e. the content of sink C. It is assumed that dry spores suspended in droplets cannot be trapped with this device because the droplets do not adhere to the silicone grease covering the rods.

The counts from the rain gauges at ground level are taken to represent the inflow to sink *D* (the soil), run-off being disregarded here.

Calculation of spore flows (System 1). The number of lesions *k* in the canopy was estimated as :

$$k = d \times l \times L = 15 \times 84 \times 47.7 = 6.0 \times 10^4 \text{ lesions m}^{-2},$$

where *d* is the number of plants m^{-2} , *l* is the number of leaflets plant^{-1} , and *L* the number of lesions leaflet $^{-1}$ (derived from disease assessment). Multiplication of *k* by the number of spores lesion $^{-1}$ leads to values of 1.3 to 2.0×10^8 spores m^{-2} , which is within the range of results obtained for other rusts. Ingold (1953), for instance, quoted an amount of 2.5×10^9 spores m^{-2} for *Puccinia graminis*. These values are also consistent with previous observations on groundnut rust under laboratory conditions (Savary, 1985 b) and field conditions (unpublished data).

The rate of depletion of the lesions during rain (Table 3, A2) was calculated from the difference between lesion content before (Table 2, A) and after (Table 2, B) rain. The average aerial spore density (Table 2, C), calculated over the duration of the experiment (8.20 a.m. till 10.50 a.m.), was 26.5 spores m^{-3} .

During the experimental period, the average depletion of the lesions (calculated from counts before rain, Table 2, A) was $3390 - 2130 = 1260$ spores lesion $^{-1}$. During such a period (150 min), at optimal temperature conditions, spore production cannot exceed 191 spores lesion $^{-1}$ (Savary, 1985 b). Thus, the maximum depletion which could have been caused by wind only is $1260 + 191 = 1451$ spores lesion $^{-1}$. This result corresponds to an average depletion rate of $1451/150 = 9.71$ spores lesion $^{-1} \text{ min}^{-1}$. The ratio of the average depletion rate to the mean aerial density before rain is : $9.71/26.5 = 0.37$. This ratio was used to estimate the lesion depletion rate corresponding to the dry dispersal represented by the aerial densities during rain (Table 2, D). Using the coefficient *k*, these lesion depletion rates were transformed into rates of outflow from the source, expressed in spores $\text{m}^{-2} \text{ min}^{-1}$ (Table 3, B2).

The numbers of water-borne spores dispersed by splashing (Table 3, C1) and dripping (Table 3, D1) were derived from the figures of Table 2, columns E and I. The number of water-borne spores scrubbed from the air is listed in Table 3, E1. The rates of the various spore flows are obtained by dividing the

Table 3. Rain-induced dispersal of *Puccinia arachidis*. Estimates of some spore flows above and within a groundnut canopy at variable amounts of rainfall.

Rainfall amount (mm)	Duration (min)	A		B		C	
		Spores released from pustules		Dry spores dispersed during rain		Splash dispersed spores	
		1 amount ¹	2 rate ²	1 amount ¹	2 rate ^{2,3}	1 amount ¹	2 rate ^{2,3}
0	0	—	$0.56 \cdot 10^6$	0	0	0	0
2.5	5	$6.0 \cdot 10^7$	$12.0 \cdot 10^7$	$0.7 \cdot 10^8$	$1.5 \cdot 10^7$	$2.1 \cdot 10^4$	$4.2 \cdot 10^3$
5	10	$6.6 \cdot 10^7$	$6.6 \cdot 10^7$	$2.4 \cdot 10^8$	$2.4 \cdot 10^7$	$1.9 \cdot 10^4$	$1.9 \cdot 10^3$
10	10	$9.6 \cdot 10^7$	$9.7 \cdot 10^7$	$7.5 \cdot 10^8$	$7.5 \cdot 10^7$	$1.6 \cdot 10^4$	$1.6 \cdot 10^3$
20	10	$6.6 \cdot 10^7$	$6.6 \cdot 10^7$	$8.1 \cdot 10^8$	$8.1 \cdot 10^7$	$2.5 \cdot 10^4$	$2.5 \cdot 10^3$

¹ Per m² of crop.

² Per m² of crop and per min, averaged over rainfall duration.

³ Estimated under the assumption that spore take-off is constant throughout rain duration.

numbers calculated as above by the respective durations of the rain showers (Table 3, C2, D2, and E2).

Time constants of the dispersal processes. The various transport processes should not be considered as constant throughout the rain duration. On the contrary, they involve different scales of time, different time constants. For instance, Rapilly et al. (1970) showed that the number of urediniospores of *P. striiformis* dispersed by splashing decreases exponentially with time, the time constant being approximately 17 min. The time constant of dry spore dispersal by rain-drop impact at the onset of a rain shower is much shorter, as follows from the study by Hirst and Stedman (1963).

Therefore, the use of the rain duration to estimate the rate of depletion (Table 3, A2) and the rates of flow due to splash dispersal (Table 3, C2), dripp-off (Table 3, D2), and rain scrubbing (Table 3, E2) is incorrect. For these flows, only the numbers of dispersed spores should be considered.

Comparison of flows. The equilibrium equation (1) implies that the outflow from the source (A, lesions) cannot be smaller than any of the considered

Table 3. Continued.

Rainfall amount (mm)	D		E		F	
	Spores leached from the canopy		Spores washed out from the air		Dry spore dispersal by wind	
	1 amount ¹	2 rate ^{2,3}	1 amount ¹	2 rate ^{2,3}	1 amount	2 rate ⁴
0	0	0	0	0	—	$0.56 \cdot 10^6$
2.5	$4.2 \cdot 10^5$	$8.4 \cdot 10^4$	$2.9 \cdot 10^4$	$5.8 \cdot 10^3$	—	—
5	$7.1 \cdot 10^5$	$7.1 \cdot 10^4$	$7.1 \cdot 10^4$	$7.1 \cdot 10^3$	—	—
10	$9.7 \cdot 10^5$	$9.7 \cdot 10^4$	$7.4 \cdot 10^4$	$7.4 \cdot 10^3$	—	—
20	$7.7 \cdot 10^5$	$7.7 \cdot 10^4$	$17.5 \cdot 10^4$	$17.5 \cdot 10^3$	—	—

⁴ Per m² of crop and per min.

inflows (B, C, and D) into the sinks. The highest amount (and rate) of the estimates listed in Table 3 is that of dry dispersal (B1), which usually exceeds that of the depletion of the source (Table 3, A1). Apparently, the amount of dry spores were over-estimated in the calculations for System 1. This result indicates that dry spore dispersal has the shortest time constant among the processes considered. Indeed, Hirst and Stedman (1963) showed that rain-induced dry spore dispersal of several fungi nearly instantaneously led to a strong increase of the aerial spore density, followed rapidly by a decrease.

The amounts of spores scrubbed from the air are equivalent to those dispersed by splashing (Table 3, E1 and C1). Many of the spores scrubbed from the air must have been dry-dispersed.

Calculation of flows (System 2) Another approach to the handling of the data in Table 2 is to focus on the spore liberation mechanisms. System 2 can be defined as a single lesion, with its spores allocated to the various take-off mechanisms. To reduce calculations and to allow comparisons, this single-lesion-system will be multiplied by the total amount of lesions m⁻² (k). The equilibrium equation is:

$$A = S + W + I + E, \text{ or}$$

$$I = A - S - W - E, \quad (2)$$

where *A* has the same meaning as in equation (1), i.e., the amount of spores

Table 4. Rain-induced dispersal of *Puccinia arachidis*. Calculation of spore flows in System 2 and comparison of estimates for dry spore dispersal following System 1 and 2.

System 2					Discrepancy between System 1 and System 2 for dry dispersal : (Table 3, B1)-I (spores m ⁻²)
P (mm)	A (spores m ⁻²)	S (spores m ⁻²)	W (spores m ⁻²)	I=A-S-W (spores m ⁻²)	
2.5	6.0 · 10 ⁷	2.1 · 10 ⁴	1.6 · 10 ⁶	5.8 · 10 ⁷	0.7 · 10 ⁸ - 5.8 · 10 ⁷ = 1.2 · 10 ⁷
5	6.6 · 10 ⁷	1.9 · 10 ⁴	4.8 · 10 ⁶	6.1 · 10 ⁷	2.4 · 10 ⁸ - 6.1 · 10 ⁷ = 1.8 · 10 ⁷
10	9.6 · 10 ⁷	1.6 · 10 ⁴	5.9 · 10 ⁶	9.0 · 10 ⁷	7.5 · 10 ⁸ - 9.0 · 10 ⁷ = 6.6 · 10 ⁷
20	6.6 · 10 ⁷	2.5 · 10 ⁴	8.4 · 10 ⁶	5.8 · 10 ⁷	8.1 · 10 ⁸ - 5.8 · 10 ⁷ = 7.5 · 10 ⁷

P: Rainfall in mm.

A: Depletion of lesions, from leaflet counts.

S: Splash dispersal, from petri dish counts.

W: Wind dispersal (momentum and microgusts), estimated from pre-rain Rotorod counts.

I: Dry dispersal due to rain impaction, estimated using equation for I.

lesion⁻¹; S, W and I are the amounts allocated to splash, wind and dry-spore dispersal, respectively. E represents the error, i.e. the amounts which cannot be allocated to any of the considered mechanisms. It can be taken, for instance, as the number of spores per lesion washed away by water running over the leaf surface. A and S were estimated for each rainfall amount (Table 3, A1 and C1, respectively). The values for W (Table 4) were estimated as the product of the ratio:

$$\text{rate of depletion / aerial density} = 0.37,$$

and the aerial spore densities measured before rain (Table 2, C). The resulting depletion rates, multiplied by the duration of the rains, provided estimates of what the depletion of lesions would have been without rain. With equation (2), I can be estimated if E is negligible.

The comparison of the estimates for I in System 2 (Table 4) with those obtained in System 1 (Table 3, B1) shows that the discrepancy between the estimates of dry dispersal increased with rain intensity. In other words, increasing rain intensities appeared to be associated with diminishing time constants of the process. The value for E was not considered in this discussion. If E were important, it would reduce the value for I in equation (2), and thus increase the discrepancy between the two estimates for dry dispersal, and so suggest an even shorter time constant of this process.

Contributions of System 1 and System 2 to the analysis of results. In a first attempt (System 1) to estimate the flows of spores, the assumption of constant spore take-off throughout time, i.e. the use of rain duration in calculations, produces an obviously higher error in the case of dry spore dispersal. According to table 3, the dry spore flow (B) seems to be higher than the depletion flow (A) and lower than flows due to other transport processes (C, D, E and F). Therefore, the shortest time-constant of the considered processes must be assigned to dry spore flow. The difference between the range of variation of the outflow from the source (Table 3, A), and that of the flow of spores, except dry dispersal (Table 3, C, D, E and F), is very high: the corresponding sampling techniques did not account for a large proportion of liberated spores, suggesting a substantial abduction of spores from the observation area. In other words, these experiments only considered dispersal at short mesoscale (Zadoks and Schein, 1979), while an important transport probably occurred at larger scales as well.

Conclusion. The use of a rain simulator over a canopy of a groundnut crop infected by rust allowed a comparison between different spore flows caused by rain. The spore content of pustules decreased rapidly during rainfall even at small amounts of rain. Among the types of dispersal processes caused by rain, three types were considered in more detail: dry dispersal, splash dispersal and drip dispersal. The first of these processes seems preponderant. Dry dispersal increases rapidly with the amount and the intensity of a rain shower, but it appears to come to a quick stop after the onset of rain.

Not all possible spore flows were investigated, among which abduction by wind (Rijsdijk and Rappolt, 1978) and spore run-off.

Our results indicate that short-lasting showers could contribute to the build-up of an epidemic, due to an intensification of spore dispersal. The overall effect of heavy and prolonged showers on the retardation of an epidemic (Zadoks and Leemans, 1984) depends on the efficacy of dispersal and on subsequent infection conditions. This overall effect was not measured. Resumption of sporulation by depleted lesions was not yet studied. According to Rappilly et al. (1970) sporulation may resume within few hours in yellow rust of wheat.

In conclusion, this experiment with simulated rains indicates that a small rain shower may be favourable and that strong showers may be quite unfavourable to the progress of an epidemic of groundnut rust.

Acknowledgements

The authors are indebted to Professor J.C. Zadoks (Department of Phytopathology, Wageningen, The Netherlands), for constructive criticism of this work and linguistic assistance. Thanks are due to Mr. M. Zawołek (temporarily at the above address) for suggestions in analysis of physical processes.

References

- Asseline, J. & Valentin, C., 1978. Construction et mise au point d'un infiltromètre à aspersion (ou mini-simulateur de pluie). Cah. ORSTOM, sér. Hydrologie 15 : 321-349.
- Gregory, P.H., 1973. The microbiology of the atmosphere. Leonard Hill, London, 2nd Ed, 377pp.
- Gregory, P.H., Guthrie, E.J. & Bunce, M.E., 1959. Experiments on splash dispersal of fungus spores. J. gen. Microbiol. 20 : 328-354.
- Hirst, J.M. & Stedman, O.J., 1963. Dry liberation of fungus spores by rain drops. J. gen. Microbiol. 33 : 335-344.
- Ingold, C.I., 1953. Fungal spores. Their liberation and dispersal. Clarendon Press, Oxford : 302p.
- Ingold, C.I., 1971. Fungal spores. Their liberation and dispersal. Clarendon Press, Oxford, 302 pp.
- Mallaiah, K.V. & Rao, A.S., 1982. Aerial dissemination of urediniospores of groundnut rust. Trans. Brit. Mycol. Soc. 78 : 21-28.
- Meredith, D.S., 1973. Significance of spore release and dispersal in plant disease epidemiology. A. Rev. Phytopath. 11 : 313-342.
- Rapilly, F., Fournet, J. & Skajennikoff, M., 1970. Etude sur l'épidémiologie et la biologie de la rouille jaune du blé, *Puccinia striiformis* West. Ann. Phytopathol. 2 : 5-31.
- Rijsdijk, F.H. & Rappolt, K., 1978. A model of spore dispersal inside and above canopies. Proceed. 1st environmental conf. on Aerobiology, 13-15 Aug. 1978, Munich, R.F.A., E. Schmidt Verlag, Berlin, 407-410.
- Roelfs, P.P., Rowell, J.B. & Romig, R.W., 1970. Sampler for monitoring cereal rust uredospores in rain. Phytopathology 60 : 187-188.
- Savary, S., 1985 a. Comparaison de différentes techniques d'infections de folioles d'arachide par *Puccinia arachidis* Speg. Agronomie 5 : 325-329.
- Savary, S., 1985 b. Effets du niveau de contamination et de la température sur quelques étapes du cycle de *Puccinia arachidis*

Speg. Agronomie 5 : 479-485.

Savary, S., 1986. Effects of some weather factors on aerial dispersal of *Puccinia arachidis* urediniospores. Neth. J. Pl. Path (in press).

Valentin, C., 1981. Organisations pelliculaires superficielles de quelques sols de régions subdésertiques, (Agadez, Niger). Dynamique de formation et conséquences sur l'économie de l'eau. Thèse Doctorat 3ème Cycle. Université Paris VII, 229pp.

Zadoks, J.C. & Schein, R.D., 1979. Epidemiology and plant disease management. Oxford University Press, New York : 427pp.

Zadoks, J.C. & Leemans, A.M., 1984. Bruine roest op tarwe in 1983; een verregende epidemie ? Gewasbescherming 15 : 5 (abstr).

7. The effect of age of the groundnut crop on the development of primary gradients of *Puccinia arachidis* foci

S. SAVARY, Laboratoire de Phytopathologie, ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Centre d'Adiopodoumé, BP. V-51 Abidjan, Côte d'Ivoire.

Abstract

Three plots of different ages were inoculated in their centres and the development of primary gradients around these centres were studied. Spontaneous infection of the plots was inevitable and increased with age. After correction of the observations for spontaneous infections, significant differences were found between primary gradients, mean values and slopes being higher with increasing plot age. An index for vertical distribution of disease, the relative height of infection H , was developed. H increased with increasing spontaneous infection. It was also increased by the primary gradient in the older plot. The differences observed are attributed to variations in dispersibility and accessibility, related to age-dependent differences in canopy structure. The significance of the results for the interpretation of natural epidemics is discussed.

Introduction

Groundnut rust, caused by *Puccinia arachidis* Speg., apparently a newcomer in Africa, is another factor reducing yields of groundnut, *Arachis hypogaeae* L. (Bromfield, 1974 ; Mc Donald and Emechebe, 1978). It was first observed in Ivory Coast in 1976 (M. Lourd, pers. comm.), where it is omnipresent now. Little is known about groundnut rust dispersal, either over long (Zambettakis, 1980) or over short distances. Short distance, within-crop dispersal can be studied by means of artificial foci and disease gradients initiated by these foci (Gregory, 1968).

This paper describes disease gradients in the horizontal plane and disease distribution in the vertical direction around artificial foci of groundnut rust, and their differences in response to age and/or structure of the groundnut canopy.

Material and methods

Experimental plots. A local, short-cycle cultivar (so-called Spanish type), highly susceptible to rust, was sown in three plots at the ORSTOM experimental station, Adiopodoumé, Ivory Coast. The plots measured 10 x 10 m. The three

plots differed in age and canopy structure due to staggered sowing : 2 July (plot A), 17 July (plot B) and 1 August, 1984 (plot C). The plots were separated by distances of at least 200 m. The seed rate was 166666 seeds ha⁻¹. The spacial design of the sampling scheme followed Berger and Luke (1979) : stakes were placed in each plot in eight compass directions (N, NE, E, SE, S, SW, W and NW) to mark the plants to be assessed. These plants were 0.8, 1.6, 2.4, 3.2 and 4.0 m from the plot centre. Each plot had a total of 40 marked plants.

Field inoculations. The inoculations were performed in the evening of 5 September, 1984, when the plots had reached the filling-pod (plot A), beginning-peg (plot B) and beginning-pod stage (plot C), respectively, according to Boote's (1982) growth stage scale. The inoculations were performed by dusting dry urediniospores mixed with kaolin onto the plants, as previously described (Savary, 1985a). Foci of nearly equal size, each with equal numbers of infected leaves at equal levels were desirable. Therefore, 260, 200 and 180 mg of a mixture containing approximately 500 spores mg⁻¹ were dusted onto 7, 9, and 10 plants in the center of plot A, B and C, respectively. Approximately 9 x 10⁵ spores per plot were applied. The inoculated plants were covered by a heat-sealed plastic tent (1.0 x 1.0 x 0.3 m), which was removed early in the next morning. Time was counted in days from inoculation.

Spore trapping. Spores were trapped at canopy top level in the center of each plot by means of rotating (Rotorod) spore collectors. Sampling took place from 10.00 to 10.30 a.m. on various days after inoculation. Results were expressed as spore densities (spores m⁻³), following the manufacturer's instructions.

Disease assessment. Disease severity per sample was determined by combining the disease severities of three chosen leaves along the main stem with disease incidence. Disease severity was assessed on the third (S₃), fifth (S₅) and last (S_L) leaves of the main stem of each marked plant. The mean of these observations, corrected for the proportion (1/T) of infected leaves per main stem, is used as the severity R per plant :

$$R = (1/T) \times (S_3 + S_5 + S_L) / 3, \quad [\%] \quad (1)$$

where : R : rust severity [%]
 I : number of rusted leaves per stem [N_{leaves}]
 T : number of living leaves per stem [N_{leaves}]
 S₃, S₅ and S_L : disease severities [%]

This rating system is similar to that used by Emge and Schrum (1976) in their studies on *Puccinia striiformis* of wheat.

Height of infection. A quantitative characterization of the vertical disease distribution seemed desirable. The relative height of infection (H) along the main stem (which is taken to represent the plant) can be calculated as follows :

$$H = \sum_{i=1}^I i \times S_i / (I \times \sum_{i=1}^I S_i), \quad [1] \quad (2)$$

Where i is the ranking number of the leaf layer, with $i = 1$ for the first emitted leaf and $I = i_{\max}$ for the top layer, and S_i is the rust severity of leaf in percent (if present).

In the present experiment, only three leaf layers were assessed. The equation for H becomes :

$$H = [(I-d+1) \times S_L + (I-4) \times S_5 + (I-2) \times S_3] / [I \times (S_L + S_5 + S_3)], \quad (3)$$

where d is the number of dead leaves. In both cases H is a proportion with $0 < H < 1$.

Corrections for background noise. During the experiment, inevitable spontaneous infections occurred. To correct rust severity (R) for spontaneous infections (R_c), the background noise (spontaneous infections) was subtracted from the signal (dispersal from the inoculated centre) :

$$R_c = R - R_b, \quad [\%] \quad (4)$$

where R is the severity recorded from the sample plant and R_b is the severity representing the background noise. Background noise was estimated from the sample plants, by using the last observations made before $t = 2p$, where p is the latency period as observed in the inoculated centre. The increase in background noise during the delay between the two observation days was considered to be negligible.

To correct the relative height of infection (H) for background noise (H_c), the following formula was employed :

$$H_c = (R \times H - R_b \times H_b) / (R - R_b), \quad [1] \quad (5)$$

where symbols have the same meaning as before.

Analysis of results. The variation of rust severity in the three plots with direction and distance was analyzed according to a split-plot design, considering each of the eight compass directions as a unit, and each of the five

Table 1. A study of foci of groundnut rust established in three plots of different ages. Data refer to the inoculated centres of the plots.

Plot	n^1	Number of leaf layers on day 0 ²	Rate of leaf emission ³	Rust severity ⁴	Relative height of infection			Plot age in days on day 0
					H_8^5	H_{17}^6	H_{C17}^7	
A	7	12.4±1.0 ⁹	0.31±0.18	26.2±7.7	0.43±0.08	0.50±0.06	0.46±0.14	64
B	9	8.7±0.8	0.22±0.09	8.5±2.1	0.43±0.15	0.48±0.06	0.46±0.08	49
C	10	6.7±0.4	0.23±0.12	10.5±2.2	0.19±0.09	0.39±0.04	0.43±0.06	35
F^8	—	71**	0.78	28**	4.0*	3.8*	0.08	—

¹ Number of plants in the inoculated centre assessed for rust severity.

² Per main stem, mean over n plants.

³ In leaf day⁻¹, per main stem, mean over n plants and between day 0 to 17.

⁴ In percent, on day 17.

⁵ Relative height of infection (unitless, see text) on day 8, mean over n plants.

⁶ Relative height of infection on day 17.

⁷ Relative height of infection, corrected for spontaneous infection, on day 17.

⁸ Fisher's F -values (one-way analysis of variance), when followed by * or ** are significant at $p < 0.05$ or $p < 0.01$.

⁹ Each entry is followed by its confidence interval at $p < 0.05$.

distances as a sub-unit (Cochran and Cox, 1957). The split-plot ANOVA was applied to the data of day 22. Day 22 corresponds roughly with the beginning of the third latency period after inoculation, the first latency period being needed to initiate the focus, the second to initiate the primary gradient (Gregory, 1968).

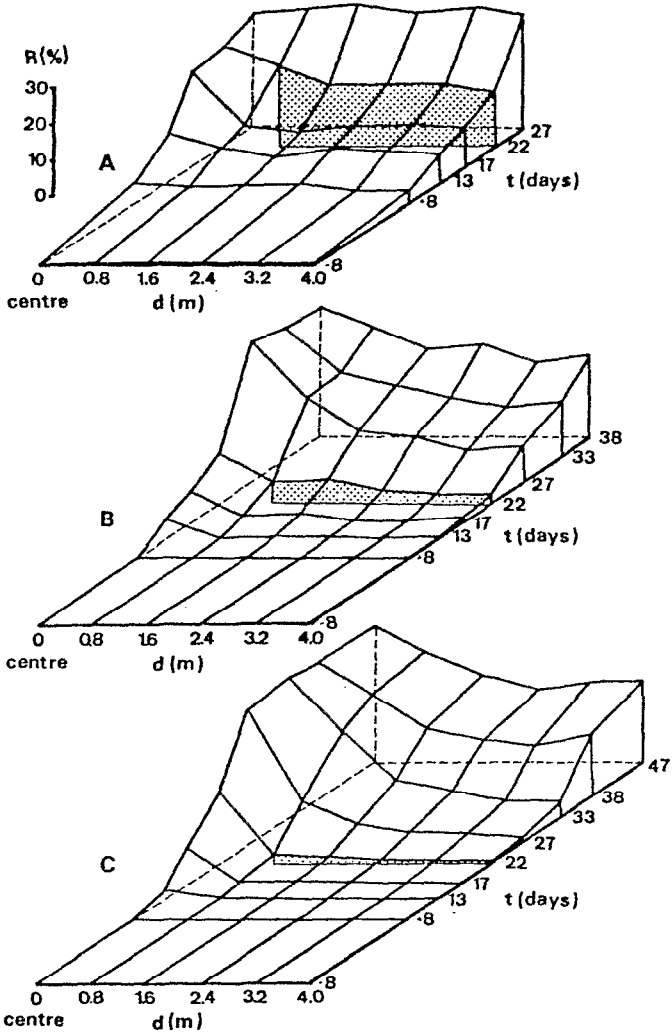
Results

Description of the foci. On inoculation day ($t = 0$) plot ages were different (Table 1), and canopy structure, as expressed by the number of leaf layers, varied accordingly. As older plots were longer subjected to spontaneous infection than younger ones, the infection already present on inoculation day differed also as illustrated by Fig. 1 (especially Fig. 1A), Fig. 2 ($t = 2$), and by the spore catches during the first sporulation wave after inoculation.

Part of the spontaneous infection was alloinfection (Robinson, 1976), but especially in plot A there was plenty of time for esoinfection. A significant effect of plot age on the relative height of infection (H) was found on day 17

Fig.1. Development of rust severity in space and time in three groundnut plots with artificial foci of rust established simultaneously in crops of different ages. The primary gradients on t = 22 are shaded.

R : rust severity in percent.
 d : distance from focal center in m.
 t : time in days from inoculation day.
 A : sowing at t = - 64.
 B : sowing at t = - 49.
 C : sowing at t = - 33.



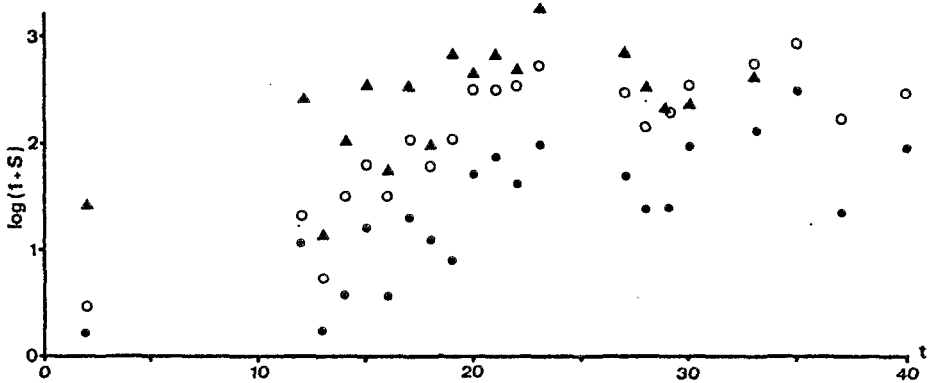
(Table 1). As the rate of leaf emission did not differ significantly between plots (Table 1), the varying amounts of alloinfection and esoinfection seem to explain the differences in vertical distribution of disease in the plot centres. The low value of H in plot C on day 17 is surprising in view of the care spent in obtaining a regular deposit of inoculum over plants and leaf layers.

When corrected for background noise (Table 1), the relative height of infection on day 17 (H_c) did not deviate significantly ($p > 0.99$). This indicates an even vertical distribution of the inoculum applied in the plot centres. Apparently, the differences in H observed at $t = 17$ were due to variations in spontaneous alloinfections and esoinfections between plots.

Aerial spore density above the foci. Strong differences between plots in aerial spore densities at canopy top level were observed during most of the duration of the experiment (Fig. 2). An important difference between plots is observed on day 2 due to the initial discrepancy in spontaneous infection between the three plots. A significant ($p < 0.05$) difference was found between the mean densities over the period $t = 12$ to $t = 18$, which represents the first sporulation

Fig. 2. Variation of spore density in the air at canopy top level in three groundnut plots of different ages. The spore traps were placed in the inoculated central areas of the plots. The results of day 2 represent spore density due to spontaneous infection only.

▲ : plot A ; ○ : plot B ; ● : plot C.



Abscissa : time t in days from inoculation day.

Ordinate : S - spore density (spore m^{-3}).

Table 2. Urediniospore density in the air at canopy top level of artificial foci of groundnut rust, established in three plots of different ages. The spore traps were placed in the inoculated centres of the plots. The period of spore trapping corresponds to the first sporulation wave after inoculation.

Plot	Mean spore density ¹
A	203 ± 179
B	44.7 ± 31.0
C	9.2 ± 6.6
<i>F</i> ²	5.8 *

¹ Entries are means of 7 days (day 12 through day 18 after inoculation); they are followed by their confidence interval at $p < 0.05$.

² Fisher's *F*-values for one-way analysis of variance: $F_{0.95}(2,18) = 3.6$; $F_{0.99}(2,18) = 6.0$.

wave (Table 2). This wave creates — after a second latency period — the primary rust gradient.

Disease development in the plot. Background noise was highest in plot A, where the differences in rust severity between the inoculated central area and the surrounding plants remained visible for few days only. In the younger plots (B and C), the artificial foci were more conspicuous. The variation of disease level with distance from the centre could still be observed at harvest time in plot C, where the inoculated plants and their neighbours showed a high proportion of wilted (lower) leaves.

Horizontal variation of rust severity. The variation of rust severity (*R*, *z*-axis) with distance to the centre (*x*-axis) is shown in Fig. 1. The horizontal variation of rust severity in the three plots was studied by means of an analysis of variance, applying a split-plot design, for $t = 17$ and 22 . Significant ($p < 0.01$) plot effects (*P*) for *R* at $t = 17$ and $t = 22$, and for R_c at $t = 22$ were found. The effect of direction (*D*) on both *R* and R_c was not significant ($p > 0.1$). In other words, the three foci were isodiametric but they differed in average severity. The difference, due to spontaneous infection prior to inoculation corresponds with the difference in age of the plot at inoculation time ($t = 0$).

The effect of distance (*d*) on *R* at $t = 17$ was not significant ($p > 0.1$), but was significant on both *R* and R_c at $t = 22$ ($p < 0.001$). No significant interaction

effect between compass direction and distance was found ($D \times d$). In other words, primary gradients were well established on day 22, possibly in plot A and certainly in plot B and C. They were still visible at $t = 27$, plot A excepted (Fig.1).

Correcting the primary gradient (day 22) for background noise (as measured as rust severity at $t = 17$) resulted in a reduction of the plot effect (P), which nevertheless remained significant (at $t = 22$, the F-value for P was 422 with R, instead of 33 with R_c). The corrected severity data therefore indicated an increase of the primary gradient with age. Correcting the primary gradient also resulted in an increase of the F-values of the distance effect (8.2 instead of 5.8). Figure 1 suggests that the primary disease gradients are the steeper in the older plot, but this suggestion (since no $P \times d$ interaction is available) cannot be corroborated by statistical analysis.

Vertical disease distribution in the three plots. A split-plot analysis of variance of the relative height of infection (H) indicated that plot effects were significant ($p < 0.01$) at $t = 17$ and 22 without, and at $t = 22$ with correction for spontaneous infection. Direction (D) and distance effect (d) nor their interaction ($D \times d$) were significant ($p > 0.1$).

The plot effect P increased between $t = 17$ and 22 (F-value at $t = 22$ was: 28.0, instead of 8.5 at $t = 17$), i.e. after the first wave of spores emitted by the inoculated centres. This is confirmed by the significance ($p < 0.001$) of the plot effect after correction for spontaneous infection. The relative height of the lesions caused by spores originating from the initial artificial infections therefore was the larger in the older plots.

Discussion

Regression equation of primary gradients. The primary gradient of a focus is the gradient of disease severity along the radius of the plot from its inoculated centre to its circumference as a result of inoculum dispersing from the inoculated centre during its first sporulation wave. Consequently, the primary gradient must be assessed during the third latency period after inoculation. Day 22, at the beginning of the third latency period (Savary, 1985b), is taken to be representative for a cross-sectional analysis (Zadoks, 1972). On day 27, the esodemic in the plot becomes troublesome and precludes any longitudinal analysis.

Table 3. Regression equations for primary gradients of three foci of groundnut rust, established in plots of different ages.

Plot	1 Equations for rust severity (R) on day 22 ¹	2 Equations for corrected rust severity (R _c = R ₂₂ - R ₁₇) on day 22
A	R = 20.2(±3.1) - 9.1(±5.0) x log d ² R ² = 0.86 -a/b = 2.2	Rc = 9.7(±0.9) - 10.0(±2.2) x log d R ² = 0.98 -a/b = 1.0
B	R = 5.9(±1.6) - 5.9(±3.9) x log d R ² = 0.81 -a/b = 1.0	Rc = 4.0(±1.1) - 4.5(±2.7) x log d R ² = 0.84 -a/b = 0.9
C	R = 2.4(±0.6) - 2.8(±1.4) x log d R ² = 0.89 -a/b = 0.9	Rc = 1.8(±0.5) - 2.4(±1.2) x log d R ² = 0.84 -a/b = 0.8

¹ The shape of the equations for primary gradients is: $y = a + b \times \log d$ (see text). a and b are followed by their confidence intervals at $p < 0.05$.

² $\log d = 10 \log d$.

Gregory (1968) employed a double logarithmic transformation to study regression lines derived from observed gradients. A simple exponential equation was chosen here to analyse the gradients. Regression equations are given in Table 3, column 1. They have the general shape :

$$y = a + b \times \log d \quad (6)$$

where a is the intercept of the y-axis and b is the regression coefficient (slope of log-line). The equation based on $n = 5$ distances have significant correlation coefficients. At least 81 percent (R^2) of the variation is explained by regression.

Differences in intercepts are significant between plots because of differences in spontaneous infections related to different plot ages. The significant difference in slopes, the older plot having the steeper gradient, is due to the same reason and/or to differences between canopies.

Regression equations of corrected primary gradients. The equation employed by Gregory (1968 ; $\log y = a + b \log d$) does not allow y (disease severity) to take zero value ; y tends to 0 when d (distance from the centre) tends to infinite. The distance limit of a measurable effect of a focus was considered by Van der Plank (1960), who called it the horizon of infection. This is a theoretical concept, which should be taken as a metaphor by field observers (Zadoks and Schein, 1979).

When the focus is the only source of inoculum, the use of equations such as those of Table 3 implies that at some distance from the infected centre, where the regression line intercepts with the abscissa, there is no more disease. This distance is :

$$d_{\max} = 10^{-a/b} \quad (7)$$

In the case of spontaneous contaminations, the end of the gradient is hidden. Therefore, background noise, in addition to reducing the slope b of the gradient, should lead to an increase of d_{\max} and of the ratio $-a/b$. As an effect of correcting for background noise, equation (6) should thus lead to : (1) an increase of the regression coefficients b , (2) a decrease of the ratio $-a/b$, and (3) more accurate estimates of a and b accompanied by an increase of the significance of the regressions.

The regression equations for the corrected ($R_c = R_{22} - R_{17}$) primary gradients are given in Table 3, column 2. In addition to the expected effects of correcting for background noise, the difference between the slopes is increased, the gradient being the steeper in the older plot (A).

Comparison of the development of the epidemics. Disease development, after correction for spontaneous infection, differed between plots in several respects. Mean severity of the primary gradients and their slopes increased with increasing plot age. These results indicate that dispersal from the inoculated plot centres increased with increasing plot age. As H_c , the corrected relative height of infection, was similar in the three plot centres, accessibility (Zadoks and Schein, 1979) of the foliage to spores dispersed over a short distance may have been the better in the older plots. As the older plots had more leaf layers, without differing in H_c , spore liberation and dispersibility in the older plots may have been better too. Differences in dispersibility and accessibility, as determined by age-dependent differences in canopy structures, might together explain the differences in dispersal between plots.

The ANOVA of the relative height of infection shows an increase in the differences between plots due to the appearance of the lesions generated by the inoculated centres ($t = 22$). Previous differences ($t = 17$) were, however, significant. The relative height of infection was the smaller in the younger plots, where esoinfection were less numerous. The hypothesis is forwarded that, in groundnut rust, the esodemic tends to increase the relative height of infection H . The effect of the exodemic, represented in this experiment by the primary gradients, would depend on the canopy structure.

Natural epidemics. The primary gradients observed during this experiment on groundnut rust are shallow in comparison to those usually obtained in similar experiments. If the double logarithmic transformation (Gregory, 1968) is applied to the corrected primary gradients, b -values ranging from -0.6 to -0.8 are obtained for their slopes, which approaches the usual range, -1 to -3 (Zadoks and Schein, 1979).

The difference between focal and general epidemics can be assigned to the initial amounts of inoculum from which they derive (Zadoks, 1961; Zadoks and Schein, 1979). In the traditional groundnut fields of Ivory Coast, the pattern of rust epidemics are rarely of the focal type, and, if so, for brief, transient periods only. This may be due to intense and rapid dispersal of the rust from its primary foci within the fields, and/or to uniform infection from strong distant or numerous nearby sources outside the fields. The relative shallowness of the gradients observed in the experiment supports the first of these two hypotheses.

Acknowledgements

Thanks are due to Professor J.C. Zadoks (Department of Phytopathology, Wageningen, the Netherlands) for his stimulating interest in this investigation, and for linguistic assistance.

Mr. H. Voortman greatly contributed to the results by collecting numerous data.

References

- Berger, R.D. & Luke, H.H., 1979. Spatial and temporal spread of oat crown rust. *Phytopathology* 69 : 1199-1201.
- Boote, K.J., 1982. Growth stages of peanut (*Arachis hypogaea* L.) Peanut Science. 9 : 35-40.
- Bromfield, K.R., 1974. Current distribution of groundnut rust and known sources of resistance. *FAO Plant Protection Bulletin* 22 : 29-31.
- Cochran, W.G. & Cox, G.M., 1957. *Experimental designs*. 2nd Ed. J. Wiley & Sons Eds., New-York, 611 pp.
- Emge, R.G. & Shrum, R.D., 1976. Epiphytology of *Puccinia striiformis* at five locations in Oregon during 1968 and 1969. *Phytopathology* 66 : 1406-1412.
- Gregory, P.H., 1968. Interpreting plant disease gradients. *Annual Review of Phytopathology* 6 : 189-212.
- McDonald, D. & Emechebe, A.M., 1978. Occurrence and preliminary survey of peanut rust in Nigeria. *Plant Disease Reporter* 62 : 5-8.

- Robinson, R.A., 1976. Plant Pathosystems. Springer Verlag, Berlin Heidelberg, New York, 184pp.
- Savary, S., 1985a. Comparaison de différentes techniques d'infections de folioles d'arachide par *Puccinia arachidis* Speg. Agronomie 5 : 325-329.
- Savary, S., 1985b. Effets du niveau de contamination et de la température sur quelques étapes du cycle de *Puccinia arachidis* Speg. Agronomie 5 : 479-485.
- Van der Plank, J.E., 1960. Analysis of epidemics. In J.G. Horsfall & A.E. Dimond, Eds. Plant Pathology, t. III, Academic Press, New York, pp. 229-289.
- Zadoks, J.C., 1961. Yellow rust on wheat. Studies in epidemiology and physiologic specialization. T. PIZiekten 67 : 69-256.
- Zadoks, J.C., 1972. Methodology of epidemiological research. Ann. Rev. Phytopathol. 10 : 253-276.
- Zadoks, J.C. & Schein, R.D., 1979. Epidemiology and plant disease management. Oxford University Press, New York. 427pp.
- Zambettakis, C., 1980. Rapport sur les problèmes posés par la rouille de l'arachide. Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris. 29pp.

8. Enquête sur les maladies fongiques de l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) en Côte d'Ivoire. II. Epidémiologie de la rouille de l'arachide (*Puccinia arachidis* Speg.)

S.SAVARY

DRSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Laboratoire de Phytopathologie, Centre d'Adiopodoumé, BP V51, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Résumé

Des données ont été rassemblées sur les maladies foliaires de l'arachide, et notamment, sur la rouille, au cours d'une enquête dans les cultures traditionnelles de Côte d'Ivoire. Des interprétations sont proposées à partir d'analyses factorielles des correspondances, et d'analyses en composantes principales. Les caractéristiques épidémiologiques de la rouille qui se dégagent de cette étude sont: des exigences assez strictes vis-à-vis du régime des pluies et de la température, un développement qui est lié au bon état physiologique de l'hôte, et une forte propension de la maladie à se disperser à moyenne et grande échelles. Ces caractéristiques s'opposent à celles des cercosporioses, et, en particulier, à la cercosporiose due à *C. arachidicola*. Cette maladie ne présente pas, en effet, d'exigences climatiques très marquées, se développe dans des stations d'aspect médiocre ou pauvre et ne possède pas les mêmes capacités de dispersion. Les résultats concernant la rouille sont en bon accord général avec les données obtenues précédemment au cours d'études monocycliques. Ils mettent, enfin, en évidence les risques probables qui accompagneraient un processus d'intensification de la culture.

Summary

A survey was conducted of small farmers' fields in Ivory Coast to study the foliar diseases of groundnut caused by fungi. The results were interpreted by use of correspondence and principal components analyses. Some epidemiological features distinguish groundnut rust from *Cercospora* leaf-spots: marked weather requirements for its optimal development, a preference for vigorous plants of well-tended crops, and strong dispersal abilities at mesoscale and macroscale. These characteristics especially contrast with those of *C. arachidicola*, which has a wider range of suitable weather conditions, and causes severe attacks in poor stands. Results are in good agreement with previous monocyclic studies. This study points at the probable risks which would accompany an intensification process in groundnut cultivation.

Introduction

Au cours d'une analyse préliminaire (Savary, 1987a), une description du statut de la culture traditionnelle de l'arachide en Côte d'Ivoire vis-à-vis de ses parasites fongiques a été proposée. L'importance des parasites foliaires, et spécialement de *Puccinia arachidis* Speg., *Cercosporidium personatum* Berk. & Curt. Deighton, et *Cercospora arachidicola* Hori y était soulignée. Plus encore que dans la première étape de l'analyse de cette enquête épidémiologique, l'accent est mis, dans la présente étude, sur la rouille de

l'arachide, en raison de son importance nouvelle en Afrique de l'Ouest et de la rareté relative des informations concernant cette maladie.

L'objectif est ici de comparer les données disponibles sur les facteurs influençant les étapes du cycle de *P.arachidis* aux résultats d'une analyse multivariée portant sur les épidémies de rouille telles qu'elles se développent dans les parcelles paysannes. Il ne s'agit pas seulement d'une tentative de validation de données sur les processus monocycliques. S'adressant à deux niveaux d'intégration (Zadoks, 1972) différents, le passage de l'un à l'autre doit s'accompagner d'une perte d'information quant aux effets individuels des facteurs de milieu, mais on peut également s'attendre à voir le tableau général s'enrichir des interactions entre ces facteurs (Zadoks et Schein, 1979).

La littérature portant sur les facteurs influençant le cycle de *P. arachidis* est peu abondante (Mallaiah et Rao, 1979, 1982; Subrahmanyam et al., 1985); on a surtout utilisé les résultats obtenus sur ce sujet au Laboratoire de Phytopathologie du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé. Les observations de terrain portant sur les épidémies de rouille de l'arachide sont, par contre, assez nombreuses (Harrison, 1972; O'Brien, 1977; Krishna Prasad et al., 1979; Subrahmanyam et Mc Donald, 1979; Reis, 1982). Ces descriptions permettent une comparaison de la situation ivoirienne avec celles d'autres régions de culture de l'arachide.

Dans les analyses présentées, les données décrivant les cercosporioses ont été incluses; elles fournissent des éléments de référence permettant des comparaisons entre les épidémies de deux types de maladies foliaires.

Méthodes

Les outils statistiques disponibles pour l'analyse multivariée de données épidémiologiques sont nombreux. Ils ont tous en commun de réduire un dossier initial complexe, et insaisissable dans son ensemble, en un tableau plus simple qui rend compte de l'essentiel de la structure du dossier initial. La structure du tableau simplifié obtenu est donnée par les quelques variables qui le composent. Ces variables peuvent être directement tirées du tableau initial (comme c'est le cas dans la régression multiple, Butt et Royle, 1974), ou peuvent être des combinaisons de certaines des variables initiales. Dans ce cas, on remplace un espace à k dimensions (s'il y a k variables dans le tableau initial) par un espace à quelques — le plus souvent, 2 — dimensions: c'est le cas des méthodes factorielles, et en particulier, de l'analyse factorielle des correspondances (AFC, Benzecri et al., 1973), et de l'analyse en composantes principales normées (ACP, Lebart et Fénelon, 1975), qui sont les méthodes de la présente

étude.

Les variables. L'ensemble des variables utilisées au cours de l'analyse a déjà été décrites (Savary, 1987a, Tab. 1). Celles qui sont utilisées dans la présente étude sont, comme variables quantitatives:

- _ les sévérités de rouille et de cercosporioses (R, P et A),
- _ l'âge (AGE) des parcelles,
- _ les indices de pluviométries antérieures (I1 et I2),
- _ la température moyenne décadaire entre 10 et 20 jours avant la date de relevé (t),
- _ la croissance foliaire (F),
- _ la densité régionale des cultures (D),
- _ la date de semis (ds),
- _ l'écart-type de la date de semis (sds),

et comme variables qualitatives:

- _ l'année et la région (AREG),
- _ le stade de développement des plantes (STD),
- _ l'établissement des cultures (BP) à plat (1) ou sur billons (2),
- _ l'enherbement parcellaire (MH) faible (1), moyen (2) ou fort (3),
- _ la densité de semis (DS) lâche (1), moyenne (2) ou forte (3),
- _ l'installation de la culture en association (PM=5) ou pure (PM=1).

La variable F a été transformée en un indice de croissance relative par rapport à la croissance foliaire moyenne au stade considéré: $F_r = F / F_{moyenne}$. Les variables BP, MH, DS, et PM n'ont été prises en compte qu'à partir de février 1983 (soit pour les deux dernières années de l'enquête: 279 champs). Toutes les autres variables sont disponibles pour l'ensemble de l'échantillon (309 champs).

Variables à expliquer et explicatives. Variables actives et complémentaires. Dans cette étude, les variables à expliquer sont bien sûr les sévérités de maladies foliaires. On admet que toutes les autres variables sont explicatives, mais en considérant qu'il existe une hiérarchie (le climat influe sur la croissance des plantes, qui peut influencer sur le développement des épidémies) et des interactions (la croissance des plantes modifie le microclimat) entre les variables.

Sont déclarées actives dans une analyse, les variables qui participent au calcul des vecteurs directeurs des axes factoriels. Les variables actives des AFC sont les variables à expliquer (R, P et A). Ce choix est fondé, d'une part, sur la manipulation de tableaux de contingence qui sont toujours de petites dimensions, et d'autre part, sur un désir d'homogénéité des graphiques obtenus. Dans les AFC, chacune des variables est représentée par une série de classes

successives (Savary, 1987a), qui constituent les individus de l'analyse. Ainsi, R, P et A sont représentées par les individus R_i , P_i et A_i (i variant de 1 à 5). Dans les ACP, la démarche choisie est inverse: les variables actives sont les variables explicatives. Cette méthode a été appliquée au cours d'une petite partie de l'analyse, qui ne comportait que peu de variables explicatives. Il était donc probable d'obtenir des axes factoriels clairement distincts et relativement faciles à interpréter. Les axes des ACP sont interprétés en fonction de leur corrélation (coefficient r de Pearson) avec les variables actives.

Critères de validité. Mesurer la valeur du résultat d'une analyse multivariée peut s'avérer difficile; c'est le cas ici. Il existe cependant quelques éléments de référence sur ce sujet :

- "On peut légitimement admettre que tout ce qui est interprétable est valide" (Benzécri et al. 1973); l'expression ressemble à un sophisme; elle signifie seulement que des fluctuations aléatoires ont peu de chance d'être interprétées comme ayant une structure dès lors que l'échantillon est suffisant. La validité du résultat est donc liée à la taille de l'échantillon. Se pose alors la question de sa représentativité.

- "Méthodologiquement, une hypothèse est acceptable seulement lorsqu'une prédiction expérimentalement vérifiable peut en être tirée" (Zadoks, 1972). La procédure d'enquête ne se prête pas aisément au respect de ce principe: bien souvent, la réduction du dossier initial est insuffisante pour aboutir à une hypothèse facilement vérifiable. A cet égard, la régression multiple occupe une place privilégiée, en raison de sa valeur prédictive.

Les analyses multivariées ne sont effectuées qu'après des analyses univariées. Dans le cas des AFC, on procède d'abord à la construction de tableaux de contingence et à des tests d'indépendance de distributions de fréquences (Chi-deux), qui permettent de calculer la probabilité p de rejeter à tort l'hypothèse d'indépendance des distributions, et dont les résultats peuvent être comparés à la structure des graphes. L'hypothèse d'indépendance des distributions de fréquences est rejetée lorsque $p < 0.10$. Enfin, la comparaison de graphes obtenus avec des sous-échantillons différents fournit une mesure de la stabilité des interprétations.

Les analyses. Une première série d'AFC est consacrée à l'étude des variables climatiques (I_1 , I_2 , t). Après codages en classes croissantes, les variables R, P et A sont rassemblées dans des tableaux de contingence (R^*P) et (R^*A), de la même manière qu'au cours de l'analyse préliminaire (Savary, 1987a). Cette analyse avait démontré une forte relation entre l'âge et le développement des plantes, d'une part, et le développement des épidémies de rouille et de cercosporioses (*C. personatum*, en particulier) d'autre part. Cette relation

représente l'accroissement de maladie au cours du temps mesuré par l'âge des plantes, la tendance épidémique. Pour tenter de réduire l'effet de la tendance épidémique, et de mesurer les effets des facteurs du milieu sur R, P et A, le fichier principal a été découpé en sous-fichiers représentant trois groupes de classes de stades. Les analyses sur ces sous-fichiers couvrent le développement complet des plantes (groupe I : STD = 1-4, avec $n = 79$; groupe II : STD = 5-8, avec $n = 122$, et groupe III : STD = 9-10, avec $n = 108$ champs). La variable AGE ne suit pas exactement les variations de STD: les stades ont des durées variables en fonction des variétés. La variable AGE a donc été ajoutée comme variable complémentaire; elle permet de mesurer l'effet résiduel de la tendance épidémique.

On aborde les effets des techniques culturales dans une seconde AFC. Parce que l'on peut supposer que ces effets doivent s'accumuler au cours de la croissance des plantes et des cycles successifs de multiplication des parasites, cette analyse est réalisée aux stades 9 et 10. Elle ne porte que sur les années 1983 et 1984, soit sur 83 champs. Dans cette analyse, les variables complémentaires sont : PM, DS, MH, BP et Fr. Etant donné l'échantillon réduit de champs dans cette analyse, des abus d'interprétation peuvent être redoutés; la règle de ne considérer que des classes des variables explicatives comprenant au moins 10 champs a été adoptée. La variable Fr ne représente pas une technique culturale mais une conséquence des techniques utilisées. Fr rend compte de la croissance cumulée des plantes au cours de la culture, et contient donc les effets possibles des quatre autres variables complémentaires, des interactions avec les variables actives (R, P et A), ainsi que les effets d'autres facteurs (fertilité du sol, façons culturales avant semis, régularité de l'alimentation hydrique des plantes, notamment).

La dernière analyse, une ACP, porte sur les calendriers culturaux (ds, sds) et les densités régionales de culture (D). L'objectif de cette ACP est d'étudier quelques facteurs influençant la dispersion de la maladie à une méso-échelle ou à une macro-échelle ("long mesoscale", "macroscale", Zadoks & Schein, 1979). L'échantillon choisi est constitué de champs jeunes, à l'époque de leur développement où les maladies ont le plus de chance d'apparaître c'est à dire (Savary, 1987a, Fig.4), les stades: 4, 5 et 6. Dans cette analyse, les variables complémentaires sont les moyennes, par année et par région (AREG), des sévérités des maladies foliaires. Ces variables sont superposées sur les points du graphe obtenu.

Résultats

Etude des facteurs climatiques. Les tests de Chi-deux réalisés entre les

Tableau 1. Tests d'indépendance des distributions de fréquences. Les résultats sont exprimés par la probabilité p d'accepter à tort l'hypothèse d'indépendance des distributions. Dans la colonne de droite sont données les structures des tableaux de contingence qui ont été utilisés. Les groupements de classes sont indiqués par des parenthèses. Le seuil d'acceptation de l'hypothèse de dépendance est $p < 0.10$; la figure 3 indique cependant des tendances qui ne sont pas démontrées ici (en particulier: la relation entre DS et P). Les groupes I, II et III correspondent aux stades de développement: 1 à 4, 5 à 8 et 9 à 10.

Variables explicatives		R	P	A	dl	Tableaux de contingence
t	$p < 0.0005$	$p < 0.05$	$p > 0.7$	2	t: (1,2), (3,4); R, P, A: 0, (1,2,3,4,5)	
I II	$p < 0.0005$	$p < 0.05$	$p > 0.6$	1	II: 1, (2,3,4); R, P, A: 0, (1,2,3,4,5)	
I2	$p < 0.01$	$p < 0.05$	$p > 0.3$	1	I2: (1,2), (3,4); R, P, A: 0, (1,2,3,4,5)	
t	$p < 0.05$	$p < 0.05$	$p < 0.0005$	6	t: 1,2,3,4; R, P, A: (0,1), (2,3), (4,5)	
II II	$p < 0.0005$	$p < 0.0005$	$p < 0.3$	4	II: 1, (2,3), 4; R, P, A: (0,1), (2,3), (4,5)	
I2	$p < 0.0005$	$p < 0.0005$	$p > 0.4$	4	I2: 1, (2,3), 4; R, P, A: (0,1), (2,3), (4,5)	
t	$p < 0.005$	$p > 0.7$	$p < 0.0005$	3	t: 1,2,3,4; R, P, A: (0,1,2), (3,4,5)	
III II	$p < 0.05$	$p > 0.6$	$p < 0.05$	2	II: 1, 2, (3,4); R, P, A: (0,1,2,3), (4,5)	
I2	$p < 0.005$	$p > 0.6$	$p < 0.005$	2	I2: 1, 2, (3,4); R, P, A: (0,1,2,3), (4,5)	
Fr	$p < 0.05$	$p < 0.01$	$p < 0.3$	6	Fr: (1,2), (3,4); R, P, A: (0,1,2), 3,4,5	
DS	$p < 0.3$	$p > 0.5$	$p > 0.5$	2	DS: 1, 2, 3; R, P, A: (0,1,2), (3,4,5)	
PM	$p > 0.5$	$p > 0.5$	$p > 0.5$	1	PM: 1, 5; R, P, A: (0,1,2), (3,4,5)	
MH	$p < 0.10$	$p < 0.3$	$p < 0.1$	2	MH: 1, 2, 3; R, P, A: (0,1,2), (3,4,5)	
BP	$p > 0.5$	$p > 0.5$	$p > 0.5$	1	BP: 0, 1; R, P, A: (0,1,2), (3,4,5)	

Table 1. Tests of independence of frequency distributions. Figures indicate the significance levels p for acceptance of dependence hypotheses. The lines (explanatory variables) and the columns (variables to be explained: R, P, or A) of the contingency tables are given in the right-hand column. Grouping of classes is indicated by brackets. The significance level for acceptance of the non-independence hypothesis is: $p < 0.10$; figure 3 shows trends which are not supported by these tests (e.g. the relation between DS and P). Three groups of development stages are considered to study the weather variables: I (STD= 1-4), II (STD= 5-8), and III (STD= 9-10).

variables climatiques et les variables R, P et A sont rassemblées dans le tableau 1. D'une manière générale, les tableaux de contingence font apparaître des relations d'optimum entre R et t, II, ou I2; les tests indiquent la non-indépendance de ces variables dans les trois groupes de stades considérés

(I, II et III). La variable P n'est liée à t, I1, ou I2 que dans les groupes I et II; des températures modérées et des indices de pluies élevés y sont associés à de fortes valeurs de P. Dans le groupe III, les valeurs élevées de A sont plus fréquentes lorsque les valeurs de I1 ou I2 sont extrêmes, et lorsque la température est modérée; dans ce groupe, l'indépendance des variables est rejetée.

Les graphes de la figure 1 représentent les trois AFC réalisées sur les différents groupes de stades. Les graphes de la colonne de gauche (A) donnent les positions des variables actives (R0 à R5, P0 à P5 et A0 à A5), et les itinéraires correspondants. Le tracé d'un itinéraire correspond à l'apparition d'un gradient d'accroissement de maladie sur l'un (ou les deux) des axes. Dans tous ces graphes, l'axe 1 (horizontal) correspond à une opposition entre des valeurs élevées de R et P (à gauche) et des valeurs basses de ces variables (à droite). Dans les analyses I (STD = 1-4) et III (STD = 9-10), l'axe 2 (vertical) oppose des valeurs faibles de A (en haut) à des valeurs fortes (en bas); dans les trois analyses, cet axe oppose également les valeurs extrêmes de R (en haut) aux valeurs moyennes de R (en bas), ce qui produit sur les trois graphiques l'itinéraire incurvé de R. Dans l'analyse II, les contributions absolues des individus Ai aux axes sont très faibles (axe 1 : de 0.1 à 2.7%, axe 2 : de 0.04 à 20.9%); l'itinéraire correspondant est erratique.

La colonne centrale (B) montre la projection de la variable AGE sur les axes de la colonne A. Ces graphes indiquent que la part de AGE expliquée par les axes obtenus décroît à mesure que l'on s'intéresse à des stades plus avancés: plus les plantes sont proches de la récolte, moins les variations de R,P et A observées sont associées à l'âge des parcelles. En s'adressant au groupe III, l'on a donc moins de risques d'interférences avec les tendances épidémiques.

Les variables climatiques (I1, I2 et t) sont rassemblées dans la colonne C. Dans la plupart des cas (à l'exception de I2 dans la ligne I), les niveaux élevés de R (en haut à gauche) s'opposent aux niveaux extrêmes de I1 et I2 (en bas). Les itinéraires de I1 et I2 passent presque toujours par un point médian voisin de la classe maxima de R. Les valeurs de t élevées indiquent, dans les lignes I et II, que des températures fortes s'opposent aux valeurs fortes de R; par contre, dans le dernier graphe (III C) l'itinéraire de t indique, comme pour I1 et I2, l'existence d'un point médian proche de R5, les valeurs extrêmes de t s'y opposant. Ces graphiques indiquent donc l'existence d'une classe optimale des valeurs de I1 et I2 pour une valeur maximale de R. D'autre part, les valeurs t élevées s'opposent aux fortes valeurs de R; la présence d'un optimum de t pour R est suggérée par l'un des graphes (graphe III C). Le développement des épidémies de rouille apparaît donc lié à des conditions optimales de pluviométrie, d'une

Fig. 1. Effets des conditions climatiques sur les sévérités des maladies foliaires de l'arachide: analyses factorielles des correspondances.

Variables actives: R, P, et A. Variables complémentaires: AGE, II, I2, et t.

Chaque ligne représente le résultat d'une AFC sur trois groupes de stades de développement: I : plantes jeunes (STD = 1-4, $n = 78$ champs); II : plantes d'âge moyen (STD = 5-8, $n = 122$ champs); III : plantes âgées (STD = 9-10, $n = 109$ champs). Les pourcentages d'inertie expliquée sont donnés à proximité de chaque axe. Pour l'interprétation des axes, voir le texte.

A : itinéraires des variables actives; B : itinéraires de AGE (tendances épidémiques résiduelles); C : itinéraires des variables II, I2 et t.

Les itinéraires correspondant à des contributions faibles n'ont pas été tracés (variable A, graphique II A). Les unités sur les axes sont constantes en longueur dans chaque ligne.

Fig. 1. Effects of weather variables on severities of groundnut foliar diseases: correspondence analyses.

Active variables: R, P, and A. Complementary variables: AGE, II, I2, and t.

Each line represents the result of a separate correspondence analysis with a group of development stages: I : young plants (STD = 1-4, $n = 78$ fields); II : medium plants (STD = 5-8, $n = 122$ fields); III : old plants (STD = 9-10, $n = 109$ fields). Figures indicate the percentages of inertia accounted for by axes. For interpretation of axes, see text.

A : paths of active variables; B : paths of AGE (residual epidemic trends); C : paths of weather variables : II, I2, and t.

Paths which correspond to low contributions to axes were not drawn (e.g., variable A: graph II A). Units on axes have constant lengths in lines I, II, or III.

part, ainsi que de température, d'autre part.

L'itinéraire de P étant grossièrement parallèle à celui de R dans deux cas sur trois (Fig. 1, I A et II A), son interprétation vis-à-vis de II, I2 et t est similaire, tandis que la notion d'optimum de t n'apparaît pas dans ce cas. Les interprétations pour A sont plus délicates. Les résultats (surtout la ligne III) indiquent que les valeurs de A sont associées aux valeurs extrêmes des variables climatiques, qu'il s'agisse de II, I2 ou t. Il convient de noter que les contributions des A_i, dans toutes ces analyses, sont inférieures à celles de R_i et P_i. Des interprétations complémentaires des variations de A doivent être recherchées ailleurs que dans ces graphes.

Etude des effets des techniques culturales. Le tableau 1 indique que la distribution de la variable Fr est liée à celles de R et P. De même, celle de MH est liée à celles de R et A. Les seuils de signification obtenus pour les tests concernant Fr et P, DS et R, ainsi que MH et P ($0.10 < p < 0.30$) ne suggèrent que des tendances. Dans le cas du couple DS-R, la classe DS1 (semis peu dense, $n=5$ champs) est très faiblement représentée. Une tendance similaire à celle indiquée dans le tableau 1 est retrouvée lorsque l'ensemble des stades ($n = 279$ champs) est considéré (DS-R : $p < 0.3$). Par exception, la gradation: DS1, DS2, DS3 a été maintenue dans la suite de l'analyse.

Les graphes de la figure 2 rassemblent les résultats de cette AFC. Dans la

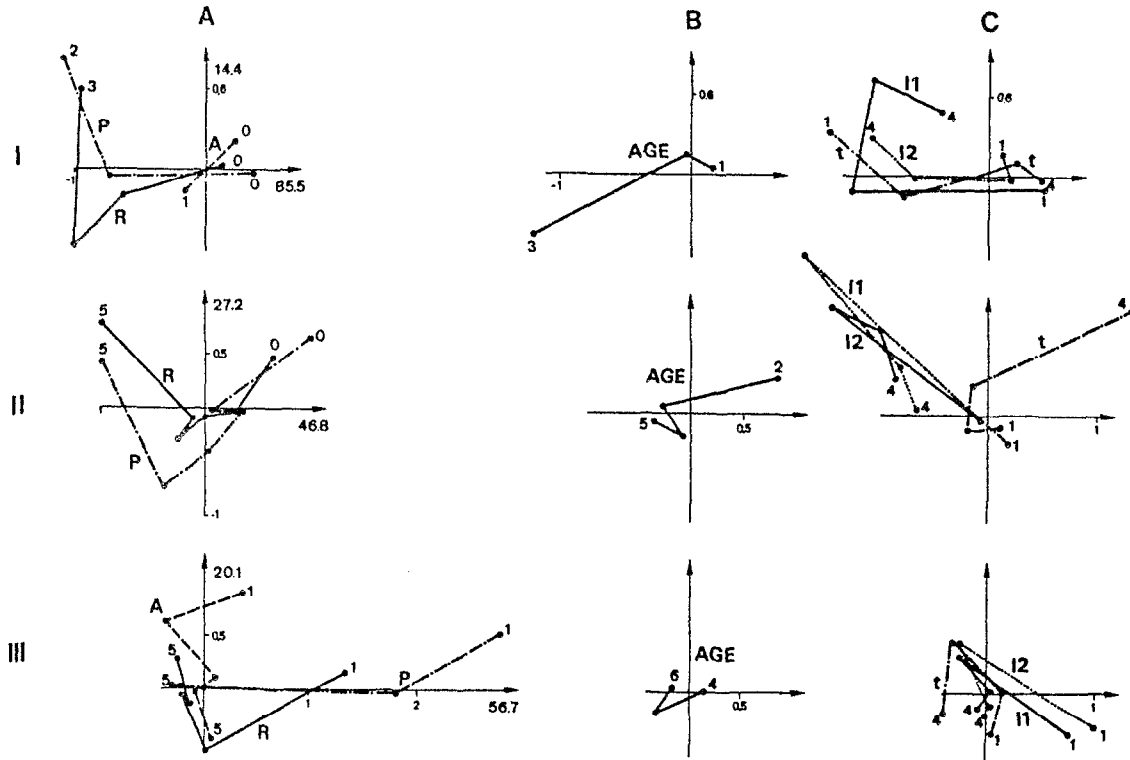


Fig. 2. Effets des techniques culturales et de la croissance foliaire relative des plantes sur les sévérités des maladies foliaires de l'arachide: analyse factorielle des correspondances.

Variables actives: R, P et A. Variables complémentaires: Fr, DS, PM, MH et BP (voir le texte).

Les points indiquent les positions des classes de chaque variable. Seules les classes initiales et finales sont indiquées sur les graphiques, de même que, s'il y a lieu, les classes qui ont été regroupées. Les pourcentages d'inertie expliquée sont donnés à proximité de chaque axe. Pour l'interprétation des axes, voir le texte.

A : itinéraire des variables actives (les classes R0 et R1; R3 et R4; P0, P1 et P2 et A0, A1 et A2 ont été regroupées). B : itinéraires de Fr. C : itinéraires de DS et PM. D : itinéraires de BP et MH.

L'analyse porte sur $n = 63$ champs aux stades STD = 9-10, visités en 1963 et 1964.

Fig. 2. Effects of cultural practices and relative plant growth on severities of groundnut foliar diseases: a correspondance analysis.

Active variables: R, P, and A. Complementary variables: Fr, DS, PM, MH, and BP (see text).

Dots indicate the positions of classes for each variable. The first and the last classes of a series are indicated, as well as, when necessary, classes which have been grouped previously to analysis. Figures indicate the percentages of inertia accounted for by axes. For interpretation of axes, see text.

A : paths of active variables (the following classes have been grouped: R0 and R1; R3 and R4; P0, P1 and P2; A0, A1 and A2). B : path of Fr. C : paths of DS and PM. D : paths of BP and MH. The analysis includes $n = 63$ field ratings, at development stages STD = 9-10, rated in 1963 and 64.

figure 2A sont représentés les axes obtenus et les itinéraires des variables actives. L'axe 1 oppose des valeurs fortes de R et P (à gauche) à des valeurs basses de ces variables (à droite). L'axe 2 oppose des valeurs fortes de A et des valeurs moyennes de R (en bas) à des valeurs faibles de A et des valeurs extrêmes de R (en haut). Ces axes sont donc identiques, dans leurs interprétations, à ceux obtenus dans la précédente analyse. On note, en particulier, la similitude entre ce graphe ($n = 63$ champs) et le graphe de la figure 1 III A ($n = 106$ champs).

Les forts niveaux de R sont associés (Fig. 2B) à une bonne croissance des plantes; les itinéraires de Fr et R sont, à une homothétie et une translation près, comparables. De même, mais à un moindre degré, l'accroissement de R peut être associé à celui de DS (Fig. 2C) et à une décroissance de MH (Fig. 2D). Les variables BP et PM ne peuvent pas être clairement reliées aux variations de R. L'accroissement de P correspond à celui de DS (Fig. 2C). L'accroissement de Fr (Fig. 2B) et le passage de PM1 (culture pure) à PM5 (culture en association, Fig. 2C) peuvent également, mais moins nettement, lui être associé. Les autres variables ne présentent pas de correspondances nettes avec P. Les itinéraires des variables A et MH (Fig. 2A et 2D) sont associés. Les fortes valeurs de A sont, par contre, éloignées des fortes valeurs de Fr. Il n'y a pas de lien apparent entre A, d'une part, et DS, PM et BP, d'autre part.

Ces graphes mettent en évidence des associations entre les sévérités et

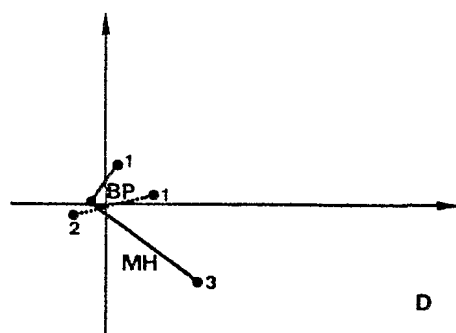
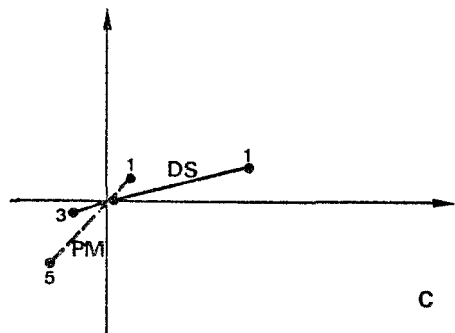
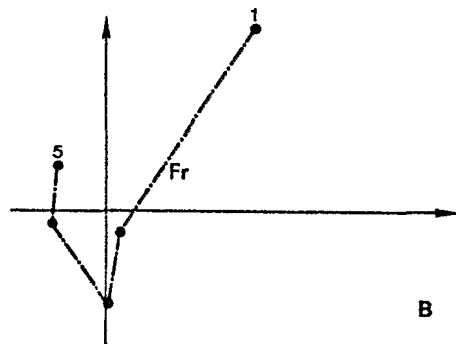
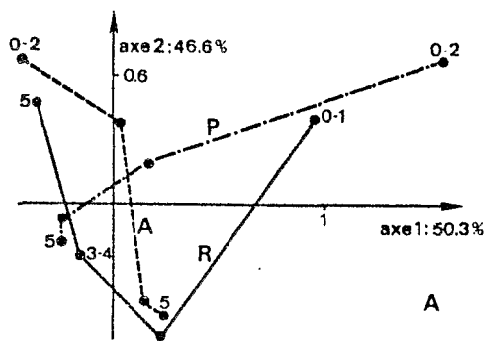


Fig. 3 . Effets du calendrier cultural et de la densité des cultures sur les sévérités moyennes, par années et par régions, des maladies foliaires de l'arachide.

Variables actives : AGE (tendance épidémique résiduelle), ds, sds et D.

Variables complémentaires: AREG (années et régions, les indices 1 et 2 correspondent à 1983 et 84), R, P et A (voir le texte).

Les pourcentages d'inertie expliquée sont donnés à proximité de chaque axe. Pour l'interprétation des axes, voir le texte.

A : variable AREG ; B : R ; C : P ; D : A.

Les sévérités moyennes sont superposées sur les points du graphe sous forme de points de tailles différentes.

L'analyse porte sur $n = 71$ champs, regroupés en 18 années-régions, aux stades STD = 4-6.

Fig. 3 . Effects of sowing dates and of regional density of crop on the mean regional severities of groundnut foliar diseases.

Active variables: AGE (residual epidemic trend), ds, sds, and D.

Complementary variables: AREG (years/regions; the subscripts 2 and 3 denote 1983 and 1984, respectively), R, P, and A (see text).

Figures indicate the percentages of inertia accounted for by axes. For interpretation of axes, see text.

A : variable AREG; B : R ; C : P ; D : A.

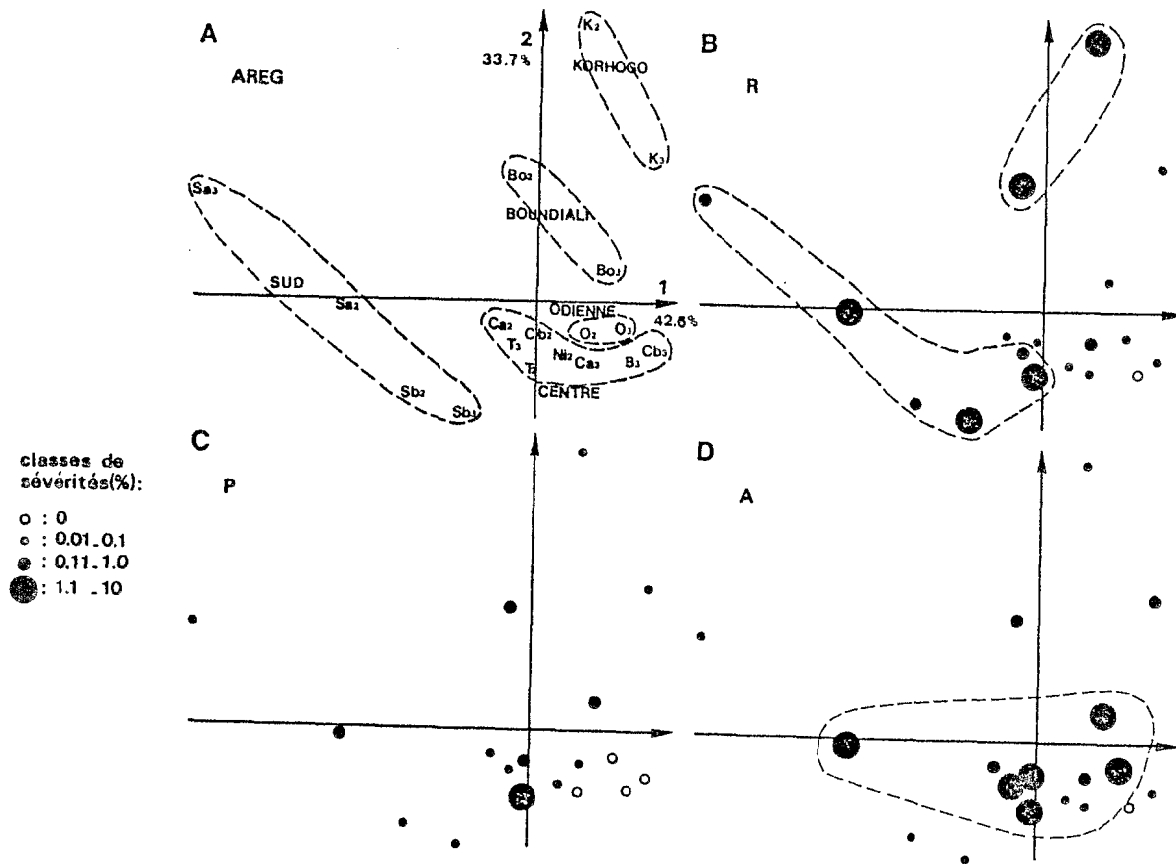
Mean severities are superimposed on the points of the graph as dots of varying diameters.

The analysis includes $n = 71$ field ratings, grouped into 18 region/years, at development stages STD = 4-6.

des variables caractéristiques de chaque maladie. Ils indiquent donc un effet important des techniques culturales et de l'état général de la culture (Fr) sur le spectre parasitaire. Parmi les associations entre variables, il convient de distinguer celles qui apparaissent, séparément, significatives, de celles qui ne peuvent être considérées que comme des tendances non confirmées par l'analyse univariée. Dans ce dernier cas, on trouve notamment les associations: DS-R, DS-P, ainsi que Fr-A. Ces tendances, qui s'insèrent dans un schéma général qui paraît cohérent, seront néanmoins prises en considération dans l'interprétation des résultats.

Etude des effets du calendrier cultural et des densités des cultures.

La figure 3 représente l'ACP portant sur les calendriers culturaux (ds et sds) et les densités régionales de culture (D). Le premier facteur (1, axe horizontal) de cette analyse est, de manière prépondérante, un facteur de groupement (sds) du semis dans le temps ($r(1, \text{sds}) = -0.80$) ; la date de semis lui est néanmoins fortement corrélée ($r(1, \text{ds}) = -0.73$). Le second facteur (2, axe vertical) correspond essentiellement à un gradient croissant de la densité régionale des cultures d'arachide ($r(2, D) = 0.80$). Les corrélations entre AGE et les facteurs 1 et 2 sont modérées : $r(1, \text{AGE}) = -0.59$ et $r(2, \text{AGE}) = 0.55$. Dans cette analyse, la variable AGE joue un rôle analogue à celui qu'elle occupe dans les AFC. Selon le système d'axes défini par les facteurs 1 et 2, il est possible de représenter les 18 points régions-années de l'analyse (Fig. 3A) et de figurer, sous forme de classes, les sévérités moyennes leur correspondant (Fig. 3B, 3C et 3D).



Deux nuages de points à forte sévérité de rouille peuvent être délimités dans la figure 3B. Le premier (en bas) correspond à des régions où la densité des cultures est faible ou moyenne avec des semis étalés (et souvent tardifs); le second (en haut), à des régions de densités de culture forte, où le semis est relativement groupé (et assez précoce). La proximité des champs, dans l'espace (D élevé) ou dans le temps (sds petit), est donc un facteur favorisant des moyennes régionales élevées de R, ce qui est interprété comme le reflet d'une dispersion de la maladie entre les champs à une méso-échelle.

Cette interprétation n'est pas possible à partir des figures 3C et 3D. La figure 3D indique une concentration de fortes sévérités de A à des densités de culture faibles ou moyennes; nous ne lui fournissons pas d'interprétation épidémiologique.

Les corrélations de AGE avec les facteurs 1 et 2 mentionnées ci-dessus correspondent à l'existence d'un axe d'âge croissant selon la 2^e bissectrice du repère, du bas à droite vers le haut à gauche. Les sévérités ne suivent pas de gradient dans ce sens; des interférences importantes entre R, P, A et AGE peuvent donc être écartées.

Discussion

Confrontation des résultats de l'enquête à des données expérimentales concernant la rouille de l'arachide. La théorie épidémiologique postule qu'une épidémie peut être entièrement caractérisée par les paramètres suivants: R_c , le taux de base corrigé d'infection, ρ , la durée de la période de latence, et i , la durée de la période infectieuse (Van der Plank, 1963, équation 8.3). Ces paramètres sont également à la base de l'analyse des systèmes en phytopathologie (Zadoks, 1971). Dans cette discussion, on a tenté de rapporter les effets des variables explicatives à des modifications de ces trois paramètres.

L'existence de conditions optimales de pluviométrie pour la sévérité de rouille est indiquée dans les trois analyses de la figure 1. A la suite d'une série d'essais en plein champ, Krishna Prasad et al. (1979) ont noté un développement plus important de la rouille lorsque les pluies sont intermittentes. Par ailleurs, des expériences réalisées sur des foyers artificiels de rouille à l'aide d'un simulateur de pluies (Savary et Janeau, 1986) ont permis d'analyser l'effet des pluies sur la dissémination des spores de rouille. Les résultats suggèrent que des pluies modérées (2.5 à 5 mm en 5 à 10 mn) favorisent la dispersion (donc augmentent R_c), tandis que des pluies violentes (10 à 20 mm en 10 mn) ont un

effet défavorable. Le mouillage d'un couvert, par ailleurs, accroît sa capacité de rétention en spores (et R_c , Chamberlain et Chadwick, 1972). Il en est souvent de même lorsque l'humidité relative au voisinage des feuilles augmente (Rapilly et Foucault, 1976). Enfin, la pluviométrie, en influant sur la physiologie des plantes, est liée à p chez *P. brachidis* : des essais en serre sur des plantes infectées artificiellement (Savary, données non publiées) ont montré qu'un stress hydrique accroît p de plus de 100%. L'optimum indiqué par l'analyse de l'enquête peut donc s'interpréter ainsi: aux fortes valeurs de I1 et I2, la dispersion de la maladie est gênée notamment parce que les spores sont en grande partie entraînées au sol (R_c diminuée); lorsque I1 et I2 prennent des valeurs moyennes (ce qui peut être interprété comme une succession régulière d'averses), la dissémination des spores est stimulée, leur dépôt est accru, leur efficacité est augmentée par de plus longues périodes où l'humidité relative est forte (R_c augmente); lorsque I1 et I2 sont faibles, les taux de survie au cours des trois étapes précédentes sont diminués, et la durée de la période de latence augmente (R_c diminue, p augmente).

Des expériences en laboratoire ont montré qu'il existe un optimum thermique voisin de 27°C pour le développement de *P. brachidis*. Au voisinage de cette température, en effet, R_c est maximal (l'efficacité de l'inoculum est élevée, de même que l'intensité de sporulation) p est minimal, et i est maximal (Savary, 1985b). Ces résultats sont en accord avec ceux de Mallaiiah et Rao (1979), qui indiquent qu'une température comprise entre 20 et 30°C est favorable au développement du parasite. L'analyse de l'enquête indique (Fig. 1) un effet négatif des températures élevées sur la rouille; l'existence d'un optimum est suggérée par l'un des graphes (Fig. 1 III C). Il convient cependant de noter que dans le dossier de données, les températures inférieures à 24°C (Savary, 1987a, Tab. 3) sont rares.

A partir des données expérimentales et de la littérature concernant R_c , p et i , il est possible de construire quelques hypothèses sur les conséquences que peuvent avoir les conditions et les techniques culturales sur le développement de la rouille. Une forte croissance relative des plantes (Fr) implique l'absence de stress, notamment hydrique, des plantes, ainsi qu'une densité d'hôte élevée et une forte humidité du couvert. Elle correspond donc à une valeur faible ou moyenne de p , ainsi qu'à une valeur forte de R_c : la probabilité de rencontre entre l'hôte et le parasite augmente (Zadoks, 1972), ainsi que l'efficacité de l'inoculum (Mallaiiah et Rao, 1979, Savary, 1985a). Une augmentation de Fr est donc favorable pour la rouille. Une densité de semis (DS) forte entraîne, comme précédemment, une densité d'hôte et du couvert plus grandes, donc une valeur

élevée de R_c . Par contre, cela n'implique pas nécessairement l'absence de stress. Dans l'ensemble, les valeurs élevées de DS sont donc assez favorables pour le développement de la rouille. Un enherbement élevé (MH) correspond à une densité d'hôte réduite, donc à une dissipation de l'énergie fournie par le parasite pour sa dispersion (Zadoks et Schein, 1979), et à une diminution de R_c . Une augmentation de MH correspond également à une compétition vis-à-vis des ressources du sol, notamment en eau, donc à une augmentation possible de p . Par contre, l'enherbement entraîne une augmentation de la densité du couvert, donc de son humidité; il tend donc à accroître l'efficacité de l'inoculum, donc R_c . Globalement, on peut considérer qu'un enherbement élevé constitue, *a priori*, une circonstance assez défavorable pour le développement de la rouille. La présence d'une autre plante cultivée en association avec l'arachide (PM), peut se traduire par des conséquences analogues à celles de l'enherbement. Enfin, l'implantation de la culture sur billons ou à plat (BP) n'est probablement pas un facteur susceptible de modifier profondément le déroulement des épidémies.

Ces hypothèses correspondent assez bien au graphe de la figure 2. Il convient, cependant, de noter la différence imprévue entre les itinéraires de MH et PM. Sur ce point au moins, le raisonnement théorique précédent est insuffisant.

L'*extension* et la *dispersion* ("Spread and dispersal", Vanderplank, 1975, Zadoks et Schein, 1979) de la rouille de l'arachide sont les thèmes de la dernière analyse. Une expérience réalisée sur des foyers artificiels (Savary, 1987b) a permis de démontrer la puissante capacité de cette maladie à se disperser à une méso-échelle (dans la parcelle et hors de la parcelle). Selon plusieurs auteurs, cette maladie présente également une forte propension à se disperser sur une macro-échelle (Porter *et al.* 1984). Le graphe de la figure 3B peut être interprété en termes de dispersion de rouille à une méso-échelle. On y note, cependant, deux points (BO_3 et K_3 , deux régions du Nord de la Côte d'Ivoire) correspondant à des semis groupés — et très précoces — ainsi qu'à des densités fortes, pour lesquels les valeurs moyennes de R sont basées. Dans ce cas, c'est peut être la précocité des semis qui a joué : semés très tôt, les champs n'ont pas été contaminés. On fait alors appel aux notions d'endémicité dans le Sud de la Côte d'Ivoire, et de dispersion à une macro-échelle, qui avaient été développés dans la première partie de l'analyse (Savary, 1987a).

L'état général des parcelles en relation avec les maladies foliaires. A bien des égards, l'état général des parcelles d'arachide en Côte d'Ivoire ressemble à celui que l'on observe dans d'autres pays d'Afrique: les variétés sont des cultivars locaux (sensibles aux principales maladies), les densités de

semis sont généralement faibles, on n'apporte ni de fumure ni de produits chimiques pour protéger la culture. Ces conditions se retrouvent, au moins en partie, au Mali et au Burkina Faso (Gillier et Silvestre, 1969) ainsi qu'au Mozambique (Malithano *et al.*, 1985). Dans bien des cas, on peut considérer que les rendements *effectifs* de l'arachide sont au niveau des rendements *primitifs* (Zadoks et Schein, 1979). L'itinéraire d'intensification retenu par l'IDESSA (Institut de Recherches pour les Savanes) inclut: l'accroissement des densités de semis, l'introduction de variétés plus performantes, la vulgarisation d'une fumure, une protection insecticide pour les graines, et une protection contre les principaux parasites foliaires, dans l'ordre décroissant des priorités (J.P. Busnardo, comm. pers.). Une autre contrainte importante de la culture est l'enherbement. Une course s'engage, pendant le cycle cultural, entre la croissance des adventices et l'agriculteur. Progressivement, celui-ci adapte sa capacité d'intervention, en délaissant les parcelles qu'il soit ne plus pouvoir entretenir, ou celles dont la mauvaise croissance laisse présager une mauvaise production (en raison, par exemple, d'une sécheresse). Ainsi, de nombreuses parcelles notées "enherbées" (MH=3) au cours de l'enquête sont des parcelles abandonnées, qui ne seront pas récoltées. Cette remarque permet d'éclairer la divergence entre les itinéraires de MH et PM dans la figure 2. En effet, Fr s'oppose, en fin de parcours, à MH, mais pas à PM: les cultures fortement enherbées ont, en général, peu de rouille; mais celles qui sont mixtes (PM=5) peuvent être soigneusement entretenues, et présenter des sévérités variables.

Les graphes de la figure 2 permettent de distinguer deux types de parcelles, qui diffèrent par leurs sévérités de maladies foliaires, et par leur état général. Les parcelles fortement affectées par la rouille (et assez fortement par *C. personatum*) sont, habituellement, des parcelles en bon état: croissance importante des plantes, enherbement réduit, densité de semis élevée. A l'opposé, les parcelles où la croissance est réduite, l'enherbement fort, et la densité faible, sont des parcelles sévèrement affectées par *C. arachidicola*. Il apparaît donc un nouvel exemple de la "Phytopathologie du changement" (Zadoks, 1974), lié aux conditions culturales. Il existe une relation forte (avec un optimum) entre la croissance foliaire et la production de l'arachide (Forestier, 1976). En pratique, on peut considérer que cet optimum n'est pas atteint dans les parcelles paysannes; l'itinéraire de la variable Fr correspond donc, grossièrement, à un itinéraire de rendements réels croissants.

Epidémiologies comparées de la rouille et des cercosporioses. Les relations (d'optimum), qui lient *P. arachidis* aux conditions de pluviométrie et de température, sont assez similaires à celles correspondant à *C. personatum*. Dans ce dernier cas, cependant, ces liens sont moins nets. *C. arachidicola*, par ailleurs, apparaît susceptible de s'adapter à une large gamme de conditions. Les

exigences écologiques de la rouille, quant aux facteurs de climat, paraissent donc les plus étroites, et correspondent assez bien aux données obtenues au cours d'études monocycliques.

L'analyse comparée des conditions culturales et des sévérités (Fig. 2) indique un lien entre les conditions culturales et le développement de la rouille. En particulier, le lien entre la croissance des plantes et la rouille est fort, et positif. Il est moins net dans le cas de *C. personatum*, et même négatif dans celui de *C. arachidicola*.

La comparaison de ces deux premières analyses suggère que les interactions climat-plante-parasite ne sont pas d'intensités équivalentes pour chacun des trois parasites, et ne jouent probablement pas dans des sens identiques. On peut admettre l'hypothèse générale qu'un bon état physiologique de l'hôte soit favorable à la rouille (causée par un parasite biotrophe), tandis que les cercosporioses (dues à des nécrotrophes) sont probablement favorisées lorsqu'une déficience physiologique de l'hôte apparaît (Zadoks et Schein, 1979). Chez *P. arachidis*, des conditions climatiques défavorables à la croissance des plantes seront alors indirectement défavorables pour la rouille. Vraisemblablement, ces conditions climatiques seront aussi directement défavorables au parasite lui-même. Par contre, chez *C. arachidicola*, des conditions défavorables pour la plante sont indirectement favorables au parasite. Ces mêmes conditions climatiques seront sans doute directement défavorables pour le champignon. Les effets directs et indirects du climat sur le parasite sont donc, dans ce cas, contradictoires. Le raisonnement peut être tenu à partir de conditions favorables à la plante; il aboutit à une contradiction similaire pour *C. arachidicola*. Ces effets contradictoires du milieu sur le couple hôte-parasite peuvent ainsi expliquer, au moins en partie, la difficulté de leur interprétation dans le cas des cercosporioses, et notamment, de *C. arachidicola*.

La dispersion de la rouille à une macro-échelle a été évoquée au cours d'une analyse préliminaire (Savary, 1987a). A une échelle moyenne, la dispersion entre champs apparaît comme une caractéristique importante de cette maladie (Fig. 3A). D'une manière analogue, des données expérimentales indiquent qu'à une petite échelle, les gradients de dispersion de ce parasite sont assez plats (Savary, 1987b), ce qui explique l'absence, en Côte d'Ivoire, de foyers nets dans les parcelles. Il convient cependant, de noter que plusieurs auteurs ont souligné l'existence de foyers clairement délimités aux Etats-Unis (Harrison, 1972) et en Australie (O'Brien, 1977). Les résultats obtenus au cours de cette enquête ne permettent pas de mettre en évidence une dispersion à grande (Savary, 1987a) ou à moyenne (Fig. 3B et C) échelle pour les cercosporioses. Deux mécanismes de

libération et de transport (Rapilly, 1983) des spores différents seraient essentiellement responsables de la dispersion de ces maladies : une libération passive et un transport par le vent pour la rouille (Mallaiah et Rao, 1982, Savary, 1986), une dissémination par le mécanisme de rejaillissement pour les cercosporioses. Ces mécanismes correspondent à des distances de transport différentes.

Validité des conclusions. La validité des conclusions de cette enquête est liée à la représentativité de l'échantillon de champs visités. En admettant que chacun d'entre eux représente, en moyenne, 0,5 ha, la surface échantillonnée peut être estimée à 0,08 %, seulement, de la surface cultivée en arachide pendant ces trois années en Côte d'Ivoire. Ceci, de même que le biais inévitable introduit par un échantillonnage de champs situés près des routes, est partiellement compensé par l'étendue de la zone enquêtée. On note, d'autre part, la cohérence des interprétations attribuées aux axes des trois analyses de la figure 1, ainsi que la similarité entre les figures 1 III A et 2 A (cette dernière correspond à un sous-échantillon de la première analyse). Cette stabilité des interprétations suggère leur validité.

Conclusion

Au cours de cette enquête, des données concernant la culture de l'arachide dans son contexte traditionnel ont été rassemblées, afin d'analyser les conditions de développement des principales maladies foliaires. Ces conditions apparaissent différentes pour la rouille et les cercosporioses, d'où de grandes variations dans les sévérités des maladies selon les régions (Savary, 1987a), les climats et les techniques culturales.

Dans le cas de la rouille, l'analyse de cette enquête permet d'évaluer qualitativement des informations relevant de niveaux d'intégration plus bas. Dans l'ensemble, les données concernant une ou quelques étapes du cycle de *P. arachidis* permettent assez bien de prévoir et d'interpréter les résultats de l'analyse multivariée. L'étape prochaine de ces études pourrait aborder la synthèse quantitative de ces études monocycliques; la démarche serait alors l'analyse des systèmes, et la simulation (Zadoks, 1972 ; Kranz et Hau, 1980).

L'épidémiologie de la rouille de l'arachide, d'après les données actuelles, peut être caractérisée par quelques faits saillants de cette analyse: (1) les exigences climatiques du parasite sont relativement strictes, (2) la capacité de dispersion de la maladie à petite, moyenne et grande échelle est considérable, et (3) le développement de la rouille est étroitement lié à un bon état physiologique de l'hôte.

Ce dernier point devrait attirer l'attention du développeur. L'intensification des cultures en vue d'accroître les rendements (Janzen, 1973) qui est en cours en Côte d'Ivoire, passera sans doute par plusieurs de ces étapes: agrandissement et rapprochement des parcelles, accroissement des densités de semis, uniformisation des variétés, apport de fumure, et désherbage. Celles-ci favorisent les maladies des plantes, en général (Waggoner, 1962; Zadoks et Schein, 1979), et la rouille de l'arachide en particulier. Ainsi, les efforts actuels (Porter et al., 1984; Subrahmanyam et al., 1985) en vue d'accroître la résistance partielle de l'arachide vis-à-vis de *P. arachidis* se justifient-ils pleinement.

Remerciements

Monsieur le Professeur J.C. Zadoks (Département de Phytopathologie, Wageningen, Pays-Bas) est vivement remercié pour l'intérêt stimulant qu'il a porté à la réalisation et l'analyse de cette enquête. L'auteur remercie également Monsieur M. Noirot (Laboratoire de Génétique, Centre d'Adiopodoumé) pour l'assistance qu'il a apportée dans l'utilisation de son logiciel statistique, "NDMS". Une partie de cette étude a bénéficié de l'appui de la Compagnie Ivoirienne pour le Développement des Textiles (C.I.D.T.) et des conseils de Monsieur J.P. Busnardo (Filière Arachide, IDESSA). L'auteur leur en exprime ses remerciements.

Références

- Benzecri, J.P. et collaborateurs, 1973. L'analyse des données, t. II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris. 632pp.
- Butt, D.J., & Royle, D.J., 1974. Multiple regression analysis in the epidemiology of plant diseases. In: Epidemics of plant diseases. J. Kranz, Ed. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York. pp. 76-114.
- Chamberlain, A.C. & Chadwick, R.C., 1972. Deposition of spores and other particles on vegetation and soil. Ann. Appl. Biol. 71 : 141-156.
- Forestier, J., 1976. Résumé d'une bibliographie de l'arachide. ONAREST-ORSTOM, Yaoundé, 194pp.
- Gillier, P. & Silvestre, P., 1969. L'arachide. Maisonneuve et Larose, Paris, 292pp.
- Harrison, A.L., 1972. Observations on the development and spread of peanut rust in South Texas in 1971. Plant Dis. Rep. 56 : 873-874.
- Janzen, D.H., 1973. Tropical agroecosystems. Science 182 : 1212-1219.
- Kranz, J. & Hau, B., 1980. Systems analysis in epidemiology. Annual Review of Phytopathology. 18 : 67-83.
- Krishna Prasad, K.S., Siddaramaiah, A.L. & Hegde, R.K., 1979. Development of peanut (groundnut) rust in Karnataka State, India. Plant Dis. Rep., 63 :

692-695.

- Lebert, L. & Fénelon, J.P., 1975. *Statistiques et informatiques appliquées*. Dunod, Paris, 439pp.
- Malithano, A.D., Ramanaiah, K.V., Monjana, A.M., Chilengue, B.S. & Uaiene, R.N., 1985. Factors affecting groundnut production in Mozambique. In. ICRISAT: Proceed. Regional groundnut workshop for Southern Africa. D. McDonald & S.R.Beckerman, Eds, pp. 61-65.
- Malliah, K.V. & Rao, A.S., 1979. Groundnut rust: factors influencing disease development, sporulation and germination of uredospores. *Indian Phytopathol.* 32: 382-388.
- Malliah, K.V. & Rao, A.S., 1982. Aerial dissemination of urediniospores of groundnut rust. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 78 : 21-28.
- O'Brien, R.G., 1977. Observations on the development of groundnut rust in Australia. *PANS* 23 : 297-299.
- Porter, D.M., Smith, D.H. & Rodriguez-Kabana, R., 1984. *Compendium of peanut diseases*. The American Phytopathological Society, St Paul, USA, 73pp.
- Rapilly, F. & Foucault, B., 1976. Premières études sur la rétention de spores fongiques par des épidermes foliaires. *Ann. Phytopathol.* 8 : 31-40.
- Rapilly, F., 1983. Effets de quelques facteurs physiques du climat sur diverses séquences épidémiques. *EPPD Bulletin* 13 : 63-66.
- Reis, L.G.L., 1982. Observations on groundnut rust (*Puccinia arachidis*) in Mozambique. *Garcia de Orta, Sér. Est. Agron. Lisboa* 9 : 61-70.
- Savary, S. 1985a. Comparaison de différentes techniques d'infection de folioles d'arachide par *Puccinia arachidis* Speg. *Agronomie* 5 : 325-329.
- Savary, S., 1985b. Effets du niveau de contamination et de la température sur quelques étapes du cycle de *Puccinia arachidis* Speg. *Agronomie* 5 : 479-485.
- Savary, S., 1987a. Enquête sur les maladies fongiques de l'arachide (*Arachis hypogaea*, L.) en Côte d'Ivoire. I. Méthodes d'enquête et étude descriptive : les conditions culturales et les principales maladies. (En préparation).
- Savary, S., 1987b. The effect of age of the groundnut crop on the development of primary gradients of *Puccinia arachidis* foci. (En préparation).
- Savary, S., 1986. Relative humidity and wind velocity associated with diurnal rhythmicity of aerial dispersal of *Puccinia arachidis* urediniospores. *Neth. J. Plant. Pathol.* (sous presse).
- Savary, S. & Janeau, J.L., 1986. Rain-induced dispersal of *Puccinia arachidis* studied by means of a rainfall simulator. *Neth. J. Plant Pathol.* (sous presse)
- Subrahmanyam, P. & McDonald, D., 1982. Groundnut rust. Its survival and carry-over in India. *Proc. Indian Acad. Sci.* 91 : 93-100.
- 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 : 813-819.

- Van der Plank, J.E., 1963. Plant diseases. Epidemics and control. Academic Press. New York, 349pp.
- Vanderplank, J.E., 1975. Principles of plant infection. Academic Press. New York, London. 216pp.
- Waggoner, P.E., 1962. Weather, space, time, and chance of infection. *Phytopathology*, 52 : 1100-1108.
- Zadoks, J.C., 1971. Systems analysis and the dynamic of epidemics. *Phytopathology*, 61 : 600-610.
- Zadoks, J.C., 1972. Methodology in epidemiological research. *Ann. Rev. Phytopathol.* 10: 253-276.
- Zadoks, J.C., 1974. The role of Epidemiology in modern Phytopathology. *Phytopathology* 64 : 918-923.
- Zadoks, J.C. & Schein, R.D., 1979. Epidemiology and plant disease management. Oxford Univ. Press. New York. 427pp.

Discussion générale

Au cours de ces études sur l'épidémiologie de la rouille de l'arachide, plusieurs *séquences épidémiques* (Rapilly, 1983) ont été abordées: la germination des spores, l'infection (Butt et Royle, 1978), les étapes de latence et infectieuse (chapitres 2, 3 et 4), la libération et le transport des spores (chapitres 5 et 6). L'établissement d'un gradient primaire de dispersion de maladie (chapitre 7) recouvre les séquences de libération, de transport, de dépôt, d'infection et de latence. Pour chacune de ces séquences, les effets de quelques facteurs sont envisagés; il s'agit là d'études monocycliques menées selon une approche expérimentale classique en épidémiologie (Zadoks, 1972a). Les chapitres 1 et 8 de cette thèse ne relèvent ni d'une approche expérimentale, ni d'une approche diachronique (Zadoks, 1972a); il s'agit en effet des résultats d'une enquête phytopathologique, où l'on essaie de situer la rouille parmi les autres maladies de l'arachide et d'interpréter les sévérités en fonction des conditions de milieu et de culture. L'objet des enquêtes phytopathologiques (Stynes, 1980; Wiese, 1982) est, le plus souvent, d'évaluer l'impact des parasites et ravageurs sur le rendement. Ici, les rendements ne sont pas pris en considération, mais seulement les intensités de maladies, suivant une démarche analogue à celle décrite par Wiese (1982), quant aux variables prises en considération. Il s'agit notamment: (1) des techniques culturales (date et densité de semis, préparation du sol), (2) de la culture (cultivar et stade de développement), (3) du climat (température et pluviométrie), (4) des contraintes biologiques (incidence et sévérités des maladies fongiques, enherbement).

Cet ensemble d'articles fournit une information quantitative sur le déroulement de séquences épidémiques, ainsi qu'une description des niveaux de maladies observés en Côte d'Ivoire. L'accumulation de données ponctuelles, étape indispensable en épidémiologie, ne vaut que par l'effort de synthèse auquel elle donne lieu, qui doit aboutir à l'utilisation ou à la mise en évidence de principes généraux (Yarwood, 1973).

Synthèse

Un schéma général représentant les épidémies de rouille de l'arachide. Il est possible d'aborder la synthèse des données disponibles sur la rouille de l'arachide en tentant de les rassembler de manière qualitative et figurée. En remplaçant les quatre points du tétraèdre de maladie par les cycles de développement de l'hôte, du parasite, le cycle climatique et les interventions humaines, et en figurant les relations entre ces quatre composantes structura-

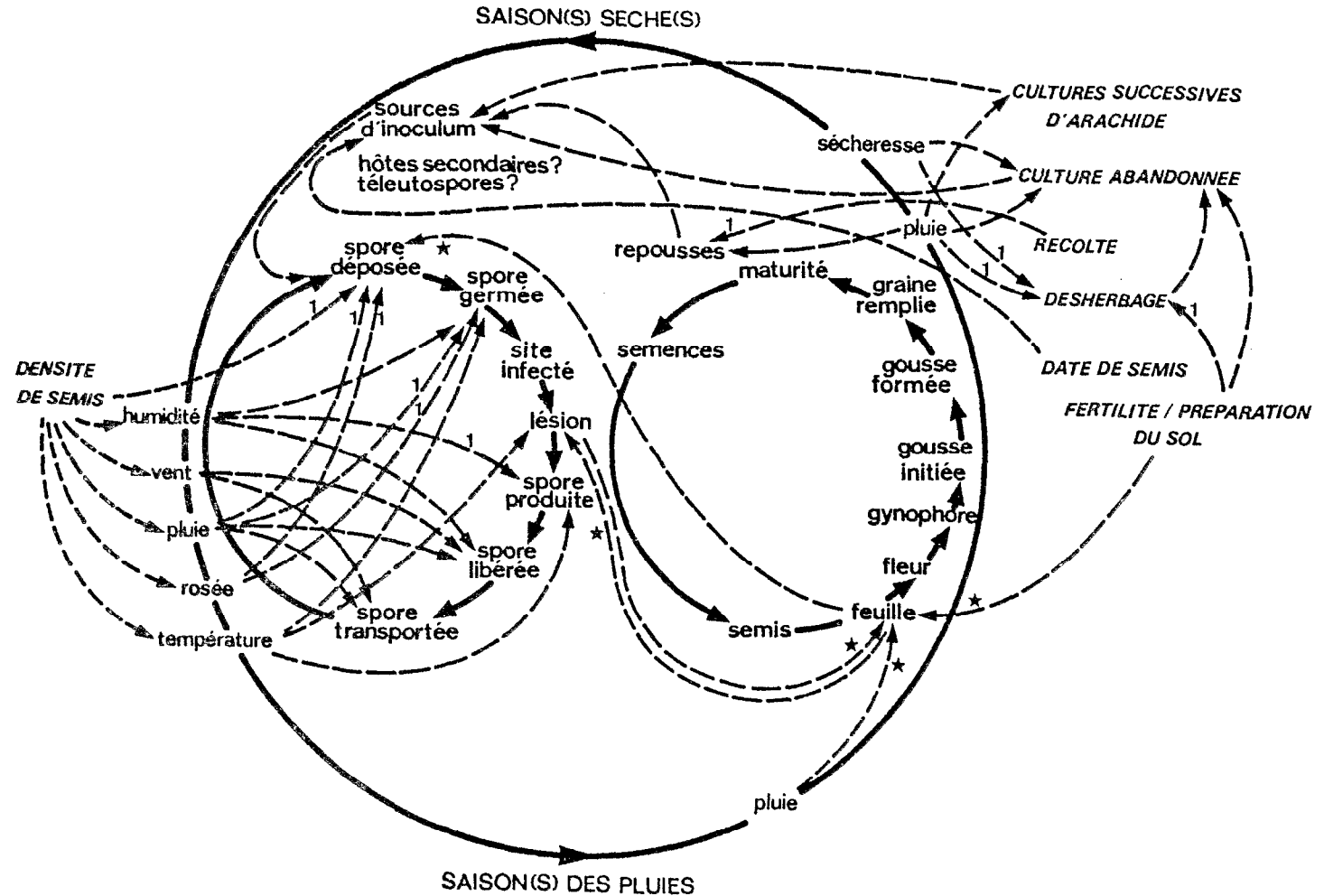
Figure 1. Ethographe de la rouille de l'arachide. Les flèches en trait continu indiquent l'évolution des différents éléments du pathosystème, c'est-à-dire, les cycles de l'hôte, du parasite, et le climat. Seules quelques-unes des interventions agricoles ont été mentionnées. Les relations qualitatives entre les éléments du pathosystème (les effets du climat sur le cycle parasitaire, par exemple) sont indiquées avec des flèches discontinues. Ces relations peuvent être positives ou négatives. Les flèches marquées d'un ¹ indiquent des hypothèses non documentées. Les flèches marquées d'une étoile correspondent également à des relations quantitatives déterminantes dans le développement de l'épidémie (par exemple les relations lésion-feuille introduisent celles entre la sévérité et le couvert, voir Fig. 2 et 3).

Figure 1. An ethograph of groundnut rust. Drawn arrows indicate the development of components of the pathosystem, i.e., host, parasite, and climatic cycles. Only few agricultural practices are mentioned. Broken arrows indicate qualitative (positive or negative) relations between components of the pathosystem (e.g., weather effects on the infection cycle). ¹ indicates non-documented hypotheses. Stars indicate qualitative relations implying quantitative relations of major importance in the epidemic build-up (e.g., the relations between leaf and pustule imply those between canopy and severity, see Fig. 2 and 3).

les, il est possible d'obtenir un schéma qui rend compte du comportement du *pathosystème* (Robinson, 1976). Il est possible d'appeler un tel schéma un *éthographe* (Putter, comm. pers.). La figure 1 représente l'éthographe de la rouille de l'arachide. Y ont été inclus les éléments structuraux (étapes des cycles, interventions humaines, climat) et les effets qui ont été mis en évidence, ou qui sont proposés comme hypothèses de travail.

Le cycle de l'arachide est représenté par les principaux stades de développement successifs (Gillier et Silvestre, 1969; Boote, 1982). Celui de *P. arachidis*, par le processus monocyclique (Zadoks et Schein, 1979) qui mène de la libération d'une spore produite par une lésion-mère à l'apparition et au développement d'une lésion-fille. Autour de ces deux cycles, on peut représenter le cycle des saisons, et quelques-unes des interventions agricoles.

Parmi les principaux effets des facteurs du milieu sur les épidémies de rouille qui sont figurés, certains correspondent à des résultats expérimentaux, comme les effets de la température sur la plupart des étapes du processus monocyclique (chapitre 3), ou comme l'effet de l'humidité sur la libération des spores (Mallaiah et Rao, 1982; chapitre 5). D'autres parties du schéma relèvent d'hypothèses plus ou moins documentées, comme l'établissement de sources d'inoculum (chapitre 8). Il en est également ainsi de la germination des spores, étape essentielle, mais dont l'étude est très délicate (Rapilly, 1979), et pour laquelle peu d'informations sont disponibles (Cook, 1980; chapitres 2 et 3). La germination n'a lieu (sur folioles détachées et lames de verre) que lorsque l'humidité est saturante; dans ces conditions, elle répond à une loi d'optimum vis-à-vis de la température. La littérature fournit une assez large information sur la germination des urédospores des rouilles, notamment celles des céréales (Chester, 1946; Burrage, 1969; Simkin et Wheeler, 1974; Rapilly, 1979); pour le



genre *Puccinia*, la règle semble être une dépendance vis-à-vis de l'humidité relative, qui doit être saturante. Souvent, la présence de gouttelettes d'eau au contact desquelles les spores germent (Burrage, 1969: *P. graminis*; Rappilly, 1978: *P. striiformis*) est un puissant facteur stimulant. En réalité, on peut admettre que les deux circonstances: présence de gouttelettes sur les feuilles et humidité saturante au voisinage des spores se superposent presque parfaitement; d'où la relation entre pluie, humidité ou rosée, et la germination des spores qui est indiquée dans la figure 1.

Une telle représentation permet de rassembler des résultats ou des hypothèses, de les positionner au long des cycles de développement. Elle permet également d'identifier les lacunes de l'information. Elles sont nombreuses encore: l'effet de l'humidité sur l'intensité de la sporulation (Rotem et al., 1978; Rappilly, 1979), les effets du climat sur le dépôt des spores (Chamberlain et Chadwick, 1972; Rappilly et Foucault, 1976; Zadoks et Schein, 1979; Rappilly, 1983), ou sur leur survie (Eversmeyer et Burleigh, 1968; Zadoks et Van Hees-Boukema, 1985; Van Hees-Boukema et Zadoks, 1985), pour ne citer que quelques aspects qui n'ont pas été abordés. Une limite de cette approche est de ne pas rendre compte de la chaîne d'infection (Gaeumann, 1946), due à la succession des cycles infectieux dans le processus polycyclique (Zadoks et Schein, 1979) qui donne naissance à une épidémie. Au cours du processus polycyclique, les effets du milieu (Fig. 1) s'accumulent, interagissent, et façonnent l'épidémie. Inversement, l'évolution quantitative de l'épidémie laisse transparaître les effets des facteurs qui l'ont influencée, avec des délais plus ou moins longs, c'est à dire avec un effet de mémoire (Van der Plank, 1963). L'étude des processus polycycliques fait donc appel à des méthodes quantitatives; les techniques de simulation permettent d'effectuer une synthèse quantitative de données épidémiologiques.

Simulation dynamique des épidémies de rouille de l'arachide. L'élaboration d'un modèle de simulation comporte plusieurs étapes (Teng et Bowen, 1985). Quelques-unes de ces étapes ont été abordées dans la perspective de construire un modèle préliminaire (Penning de Vries, 1982) afin d'analyser l'épidémiologie de la rouille de l'arachide au niveau de la parcelle (Savary, 1985). L'objectif, dans le cadre de cette discussion, se limite à présenter le plan général qui a été adopté pour construire ce modèle, et d'indiquer la démarche qui peut être suivie pour intégrer les informations disponibles. Le programme du modèle est rédigé en CSMP (Continuous System Modelling Program, Program, IBM, 1975), langage qui est dérivé du FORTRAN.

Une épidémie peut être considérée comme un système, c'est à dire une

Figure 2. Architecture générale d'un modèle de simulation pour un parasite foliaire, appliqué au cas de la rouille de l'arachide. Les flèches en trait continu représentent des flux d'informations, d'objets ou de matière. Les flèches discontinues représentent la production de résultats par le modèle.

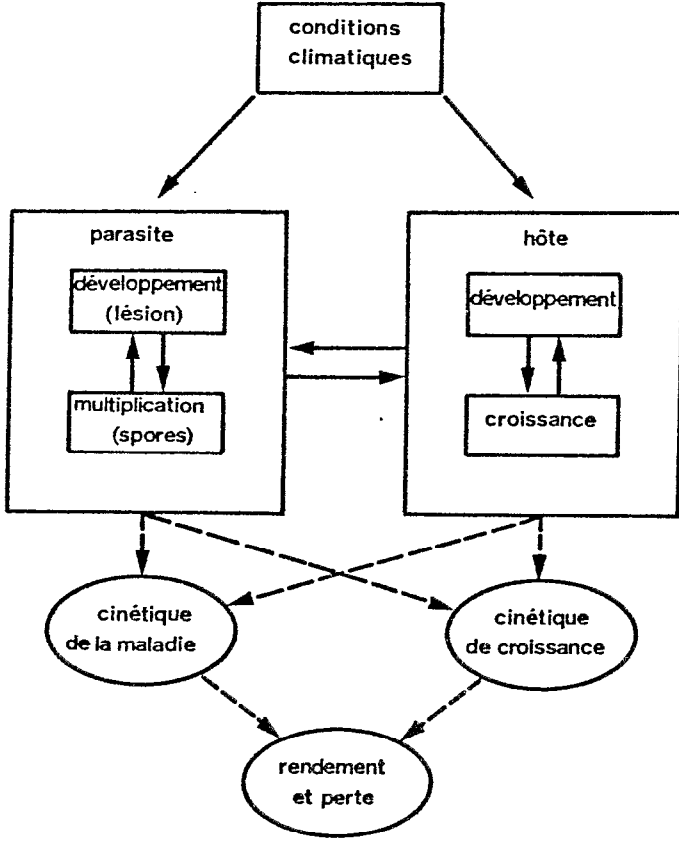


Figure 2. General scheme for a simulation model of a foliar pathogen, used in the case of groundnut rust. Drawn arrows indicate flows of biomass, individuals (spores or lesions), or information. Broken arrows indicate outputs of the model.

Figure 3. Structure d'un modèle de simulation de la rouille de l'arachide: développement et multiplication des lésions. Le couvert végétal (d'indice foliaire LAI) est représenté par un flux de sites qui peuvent appartenir à l'une des quatre sous-populations successives: disponible (XVAC), latent (XLAT), infectieux (XINF) et éliminé (XCTR). Les étapes de latence et infectieuse sont simulées par des successions d'états transitoires (BOXLAT et BOXINF), qui sont alimentées chacune par un taux d'influx de sites (ROCC et OUTLP); la durée de chaque processus est fonction d'un délai de présence (la période de latence NLPD et la période infectieuse NIPD). NLPD et NIPD sont fonction de la température (TEMP). La sévérité de maladie est définie par: $XSEV = XLAT + XCTR$. Le taux d'infection est $ROCC = DMFR * XINF * COFR + START$, où START est une fonction permettant d'initier le développement de l'épidémie à une date donnée avec un nombre arbitraire d'infections primaires. Cette dernière équation (la fonction START exclue) est équivalente à:

$$dx_t/dt = R_c \cdot (x_{t-p} - x_{t-p-1}) \cdot (1 - x_t)$$

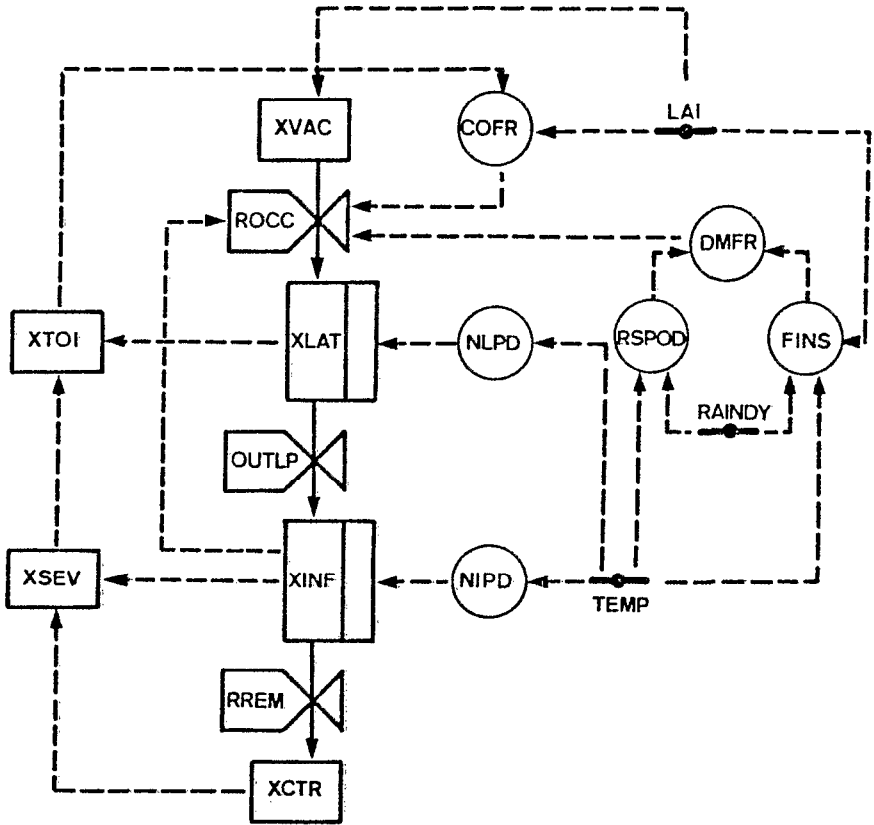
(Van der Plank, 1963; Zadoks, 1971). Le taux quotidien de multiplication de maladie (DMFR) est le produit du taux de dispersion de spores par lésion (RSPOD) et de la proportion de spores déposées efficaces (FINS), qui sont fonctions de la température et de la pluviométrie (RAINDY) quotidiennes.

Figure 3. A flow-diagram describing the development and multiplication of groundnut rust in a simulation model. The canopy is represented by a flow of sites which may belong to four successive categories: vacant (XVAC), latent (XLAT), infectious (XINF), or removed (XCTR) sites. Latent and infectious stages are simulated by two boxcar-trains (BOXLAT and BOXINF) with inflows ROCC and OUTLP. The residence times in the two stages (NLPD and NIPD) vary with temperature (TEMP). Severity is defined as: $XSEV = XLAT + XCTR$. The infection rate is: $ROCC = DMFR * XINF * COFR + START$, where START is a function allowing to initiate an epidemic with a known number of primary infections. Apart of the function START, the latter equation is equivalent to:

$$dx_t/dt = R_c \cdot (x_{t-p} - x_{t-p-1}) \cdot (1 - x_t)$$

(Van der Plank, 1963; Zadoks, 1971). The daily multiplication factor, DMFR, is the product of the rate of spore dispersal (RSPOD) and of the effective/deposited spore ratio (FINS); both are functions of daily temperature (TEMP) and rainfall (RAINDY).

fraction de la réalité dont les limites sont clairement définies, et qui inclut : le parasite, l'hôte, et leur environnement (Zadoks, 1971; Kranz, 1974; Zadoks et Schein, 1979; Kranz et Hau, 1980; Teng et Bowen, 1985). Comme tout système biologique, celui-ci possède une structure, qui est définie par ses éléments, et un comportement, qui est régi par des règles de fonctionnement (Kranz, 1978). A ce titre, on peut considérer la figure 1 comme un modèle _ qualitatif, celui-là (Zadoks, 1972a). La structure du modèle de simulation (de Wit et Goudriaan, 1978) qui est envisagé ici est représentée par des variables d'état, qui caractérisent le système à un instant donné, et des règles, qui décrivent l'évolution des variables d'état, la logique du modèle. A cette structure déterministe, qui est constituée par les conclusions et les hypothèses tirées des études expérimentales sur la rouille de l'arachide, il convient d'ajouter des conditions initiales et des contraintes qui imposent des limites aux valeurs que peuvent prendre les variables (Zadoks et Schein, 1979). Ce modèle est destiné à une simulation dynamique: à chaque intervalle successif de temps, qui correspond à une étape de calcul, l'état du système est réévalué en fonction de



sa logique propre et des données du milieu, qui lui sont apportées séquentiellement (fonctions directrices). Ce système considéré est donc semi-ouvert: il est influencé par son environnement, mais non l'inverse (Zadoks et Schein, 1979). L'architecture générale du modèle est représenté dans la figure 2.

Les études épidémiologiques concernent des échelles, des niveaux d'intégration différents auxquels correspondent des constantes de temps (∂) également variables (Zadoks et Schein, 1979). Ainsi, dans ce mémoire, l'étude de la rouille de l'arachide a été abordée à l'échelle de la spore individuelle (chapitres 2 et 3: germination et infection; chapitres 5 et 6: libération et transport; ∂ : en secondes, minutes ou heures), de la lésion (chapitres 2, 3 et 4; ∂ : en heures), de la parcelle infectée (chapitre 7, ∂ : en jours), et de la région ou du pays (chapitres 1 et 8; ∂ : en mois ou années). Des décisions préliminaires s'imposent donc quant à l'échelle et l'intervalle de temps de fonctionnement du modèle. Le choix s'est porté sur 1m² de culture avec un intervalle de temps de 1 jour (commençant à 8 h).

Le cycle parasitaire (Fig. 2) est représenté par deux sections, l'une rendant compte du développement des lésions (l'unité y est la lésion individuelle, $[N_l]$), l'autre, de leur multiplication (l'unité de base y est la spore, $[N_s]$). Le couplage (Zadoks et Rabbinge, 1985) entre ces sections est assuré d'une part par le taux de dissémination relatif à une lésion, RSPOD ($[N_s \cdot N_l^{-1} \cdot T^{-1}]$) et d'autre part, par la proportion quotidienne de spores efficaces, FINS $[N_l \cdot N_s^{-1}]$. Leur produit : DMFR = RSPOD*FINS $[T^{-1}]$ est le facteur quotidien de multiplication du parasite (Zadoks, 1971), qui est la traduction en termes de simulation dynamique de R_0 , le taux d'infection de base corrigé (Van der Plank, 1963, équation 8.3).

La figure 3 indique la structure du modèle qui a été choisie pour représenter le développement des lésions, et qui reprend celle décrite par Zadoks (1971). Cette section gère quatre catégories de sites d'infection : des sites disponibles (XVAC), latents (XLAT), infectieux (XINF), et éliminés du processus monocyclique (XCTR). Les tailles de ces quatre sous-populations fluctuent au cours du temps en fonction de taux de transfert d'un état à un autre, et des délais de résidence dans un état donné. En particulier, l'évolution des sites latents et infectieux (BOXLAT et BOXINF) est simulée grâce à un sous-programme (BOXCAR) permettant de rendre compte d'une dispersion aléatoire des individus autour d'un délai variable d'évolution, et d'un taux de mortalité variable au cours de l'étape de développement considérée (de Wit et Goudriaan, 1978). L'élimination des sites infectés est représentée par le taux RREM. Les sites infectieux et éliminés (XINF et XCTR) sont cumulés pour représenter la

sévérité de maladie (XSEV). Le taux d'occupation ROCC est proportionnel à la proportion de sites disponibles (COFR), qui est calculée à partir de l'indice foliaire LAI et du nombre total de sites infectés: $XTOI = XSEV + XLAT$.

A ce cadre général, quelques-unes des caractéristiques propres à *P. arachidis* ont pu être ajoutées: les durées des périodes de latence et infectieuse, variables en fonction de la température auxquelles on peut adjoindre l'effet de la température sur la sporulation (chapitre 3), les conditions de libération des spores (chapitres 5 et 6), qui influent sur RSPOD, ainsi que l'effet des conditions de dépôt (Chamberlain et Chadwick, 1972; Mallalah et Rao, 1982), et de germination des spores (chapitres 2 et 3), qui influent sur FINS.

Le choix de la journée comme intervalle de temps (d'intégration) ne va pas sans causer des difficultés; celles rencontrées pour représenter la dissémination des spores sont assez classiques. La libération des spores résulte en effet de mécanismes nombreux, qui dépendent du climat, et dont les constantes de temps sont différentes, et très inférieures à 24 h (chapitres 5 et 6). Aux conditions climatiques, il faut également associer le devenir des spores libérées, notamment en termes de dépôt et d'infection. La démarche qui a été adoptée (tableau 1), la distinction de types de climats quotidiens, se fonde sur celle décrite par Waggoner (1974). Le calcul des variables du tableau 1 est effectué en fonction des valeurs de RAINDY, la pluviométrie quotidienne, distribuées en trois classes. Ainsi, pour $0 < RAINDY < 5$, la valeur journalière de RLOS est le quart du contenu actuel de la lésion. Celle de LSPOD vaut celle du taux de dissémination par temps sec (16% de spores libérées par jour, en moyenne, chapitre 5), accru de 10% en raison de la dispersion à sec liée à l'impact des gouttes (chapitre 6). RSPOP est une fonction de la température (chapitre 3). Le dépôt de spores sur le couvert humide est multiplié par un coefficient 3 (Chamberlain et Chadwick, 1972; Mallalah et Rao, 1982), et l'on pose l'hypothèse que l'efficacité des infections est alors quatre fois plus grande (coefficient 0.8 contre 0.2) que par temps sec.

Comparée à la démarche précédente, la construction d'un éthographe, l'élaboration d'un modèle de simulation permet d'intégrer les données quantitatives qui ont été obtenues sous forme de flux d'individus ou de matière, ainsi que les effets directs ou rétroactifs de facteurs sur les variations de ces flux. L'essentiel des données obtenues sur le processus monocyclique de *P. arachidis*, à l'exception des effets de l'âge de feuilles et du stade de développement (chapitre 4), ont pu être insérées dans le diagramme de la figure 3, ainsi que dans un programme préliminaire de simulation (Savary, résultats non publiés).

Tableau 1 : Un algorithme préliminaire permettant de calculer les variations du contenu des lésions (LSPOC), l'indice de dépôt des spores (SDI) et leur efficacité (IEI) en fonction des valeurs de RAINDY, distribuées en 3 classes. Les variables calculées sont ensuite utilisées pour le calcul du taux de variation du contenu des lésions: RSPO; du contenu des lésions: LSPOC; de l'indice de dépôt des spores: DEPI; de l'efficacité des infections: INEFF; de la proportion de spores déposées efficaces: FINS; du facteur quotidien de multiplication du parasite : DMFR.

	Variables	Valeurs prises par les variables			Dimensions
Pluviométrie quotidienne	RAINDY	0.	0.<RAINDY≤5.	>5.	[-]
Type de climat quotidien		sec	pluie légère	averse	[-]
Taux de lessivage des spores	RLOS	0.	LSPOC/4.	LSPOC/2.	$[N_s \cdot N_f^{-1} \cdot T^{-1}]$
Taux de dissémination des spores	RSPOD	LSPOC*0.16	LSPOC*0.16*1.1	0.	$[N_s \cdot N_f^{-1} \cdot T^{-1}]$
Taux de production de spores	RSPOP	fonction de la température			$[N_s \cdot N_f^{-1} \cdot T^{-1}]$
Indice de dépôt sur le couvert	SDI	1.	3.	3.	[1]
Indice d'efficacité des infections	IEI	0.2 (?)	0.8 (?)	0.8 (?)	[1]
Equations:	RSPO = RSPOP - RLOS - RSPOD				$[N_s \cdot N_f^{-1} \cdot T^{-1}]$
	LSPOC = INTGRL (0. , RSPO)				$[N_s \cdot N_f^{-1}]$
	DEPI = SDI * LAI/LAIX				$[N_s \cdot N_s^{-1}]$
	(avec: LAI: indice foliaire actuel, LAIX: LAI maximal, Teng et Bowen, 1986)				
	INEFF = IEI * INEFD				$[N_f \cdot N_s^{-1}]$
	avec INEFD = AFGEN (INEFTB, TEMP) (3e article),				$[N_f \cdot N_s^{-1}]$
	FINS = DEPI * INEFF				$[N_f \cdot N_s^{-1}]$
	DMFR = FINS * RSPOD				$[T^{-1}]$

Table 1. A preliminary set of rules allowing to compute the variations of the spore content of the lesions (LSPOC), the spore deposition index (SDI), and the infection efficiency index (IEI), according to the daily rainfall conditions (RAINDY), distributed over three classes. The tabulated rules allow the calculation of the rate of change of the lesion spore content (RSPO), of the current spore content (LSPOC), of the spore deposition index (DEPI, with LAI: current leaf area index, and LAIX: maximum LAI, Teng & Bowen 1986), of the infection efficiency (INEFF), of the proportion of deposited spores which are efficient (FINS), and of the daily multiplication factor (DMFR).

Evaluation

Une série de règles a été proposée pour l'évaluation de données quantitatives en épidémiologie (Zadoks, 1972a):

1. La source d'inoculum doit être connue au début de l'épidémie, et la quantité d'inoculum dans la source doit être quantifiée.
2. L'effet des conditions de milieu sur le développement de l'épidémie doit être connu en termes de relations quantitatives entre variables indépendantes (généralement abiotiques) et dépendantes (biotiques).
3. La vitesse de l'épidémie doit être calculée en fonction de ces relations quantitatives.
4. Les niveaux successifs de maladie doivent être calculés à partir de la quantité d'inoculum de la source et des vitesses calculées de l'épidémie.
5. Les niveaux intermédiaires et le niveau de maladie final qui sont calculés doivent être égaux aux niveaux observés.

Le premier point a été abordé (chapitres 1 et 8) d'une manière qualitative seulement. La région méridionale, en Côte d'Ivoire, serait une source d'inoculum pour les régions du Centre et du Nord. Cette hypothèse s'accorde avec celle proposée par Subrahmanyam et Mc Donald (1982) et Mayee et Ekbote (1983), pour *P. arachidis* en Inde. Les arguments en faveur d'un transport à longue distance à partir d'une source d'inoculum peuvent être comparés à une série de critères (Zadoks et Bouwman, 1985) qu'idéalement, ils devraient satisfaire. En réalité, cette situation est rare; mentionnons le cas de la rouille noire du blé aux Etats-Unis (*the Puccinia path in North America*, Stakman et Harrar, 1957; Van der Plank, 1963), (Zadoks et Schein, 1979) et en Inde (*the Indian Stem Rust Rules*; Nagarajan et Singh, 1975).

C'est le second point qui constitue le thème principal de ces études sur la rouille de l'arachide. La construction d'un éthographe, puis la formulation de la structure d'un modèle préliminaire, permettent d'évaluer la quantité d'information rassemblée, mais aussi d'identifier les processus qui n'ont pas été étudiés ou suffisamment décrits; le dépôt, la survie et la germination des spores en fonction de l'humidité ou de l'humectation du couvert ont déjà été mentionnés. L'introduction, avec la modélisation, du concept de couplage permet, d'une part, d'identifier les éléments disponibles qui doivent être insérés dans le modèle: l'effet de l'âge des feuilles et du stade de développement des plantes (chapitre 4), l'effet de la structure du couvert (chapitre 7) sur le développement de la rouille, ainsi que, d'autre part, les éléments qui manquent pour la construction d'un modèle complet. Parmi ces derniers, on peut spécialement

mentionner l'effet de la rouille sur les composantes et l'élaboration du rendement. S'ajoutant à des compléments sur le développement du parasite, ce sont donc des données sur le développement de l'hôte et sur l'interface hôte-parasite qui s'avèrent donc nécessaires pour achever ce modèle.

Les trois derniers points constituent une phase de déduction, de test et d'évaluation. Elle peut être abordée quantitativement par la modélisation. Qualitativement, un certain nombre de résultats obtenus au cours de l'étape 2 ont pu être évalués par l'analyse des résultats de l'enquête (chapitre 8). Dans l'ensemble, les déductions tirées des études expérimentales sont en bon accord avec les résultats de cette analyse. Il convient de noter ici qu'une approche synoptique a été décrite (Stynes, 1980), qui permet une progression simultanée des démarches expérimentale et par enquête, grâce à des évaluations itératives et réciproques.

Ainsi, les cinq critères mentionnés ont successivement été pris en considération; le premier, au travers d'une étude globale et circonstancielle (chapitre 1), le second, quantitativement, avec cependant des lacunes (chapters 2 à 7), et les trois derniers, d'une manière ponctuelle et qualitative seulement (chapitre 8).

Perspectives

Intensification agricole et risque épidémique. L'interprétation des enquêtes en Côte d'Ivoire en relation avec les conclusions des études monocycliques conduit à une hypothèse : l'intensification de la culture entraîne une aggravation des épidémies de rouille de l'arachide (chapitre 8). Le développement agricole peut être considéré à deux échelles: la parcelle et la région (Zadoks et Schein, 1979); dans les deux cas, il peut entraîner des conséquences épidémiologiques qu'il convient d'envisager pour tester cette hypothèse.

A l'échelle de la parcelle, des expérimentations peuvent être entreprises, impliquant soit quelques facteurs d'intensification (fumure et densité, par exemple; Raven et Voortman, résultats non publiés), soit un itinéraire technique complet (Busnardo et Savary, données non publiées). Généralement, un bon accord est obtenu entre l'hypothèse et les résultats. Cependant, la représentativité des observations sur des essais en petites parcelles rapprochées (Van der Plank, 1963) est probablement faible en raison de la dispersion importante de *P. arachidis*; les données obtenues ne sont donc pas directement extrapolables à des champs de taille moyenne et relativement isolés.

A l'échelle de la région, les effets de l'intensification ne peuvent pas être étudiés expérimentalement. Les conséquences de l'accroissement de la surface assignée à une culture dans une région donnée ont été envisagées notamment par Van der Plank (1963) et Waggoner (1962, 1977). Le déploiement sur de grandes surfaces de cultures génétiquement homogènes a donné naissance au terme *vulnérabilité* (Committee, 1972), qui peut être défini comme le risque encouru par une culture d'être affectée par une épidémie. Ce concept a reçu une définition opérationnelle, proposée par Zadoks et Kampmeijer (1977) :

$$V = c \cdot [a \cdot LAI \cdot x_0 / DIV] \cdot [HALF / DIST] \cdot \mu \cdot r \cdot \Delta t, [L^2 T^{-1}]$$

où $a[L^2]$ est la surface couverte par la culture, $LAI[1]$ son indice foliaire moyen, $x_0[1]$ la sévérité initiale de maladie, $DIV[1]$ la diversité génétique de l'hôte, $HALF[L]$ un paramètre de dispersion, $DIST[L]$ la distance moyenne entre deux champs, $\mu [T^{-1}]$ le taux de mutation du parasite, $r [T^{-1}]$ le taux apparent d'infection, $\Delta t [T]$ la durée de l'épidémie. Selon cette équation, la vulnérabilité V a pour dimension: $[L^2 T^{-1}]$ et peut donc s'exprimer comme la vitesse d'expansion d'une maladie. Sa primitive en fonction du temps, dont la dimension est: $[L^2]$, peut être considérée comme la surface cultivée qui peut être affectée par la maladie. L'intensification agricole implique des modifications de LAI , a , DIV , et $DIST$; elle peut aussi induire des modifications des valeurs prises par les variables épidémiologiques qui interviennent dans V , x_0 et r , en particulier. Ainsi, V permet également de représenter la vulnérabilité d'une culture pour un niveau d'intensification donné. Dans le cas de la rouille de l'arachide, l'intensification à une méso-échelle (en provoquant une augmentation de LAI et de r), comme à une macro-échelle (accompagnée d'une augmentation de a et d'une diminution de DIV et $DIST$) entraînerait donc, selon cette équation, une augmentation de la vulnérabilité.

Avec la notion de vulnérabilité se dessine une voie de recherches qui n'a pas été encore largement exploitée. Pourtant il s'agit certainement là d'un thème de première importance, tout spécialement pour les pays en développement.

Les pertes de rendement actuelles et les perspectives de risques liés à un processus d'intensification agricole conduisent à envisager les stratégies de lutte contre la rouille de l'arachide.

Lutte chimique. Les possibilités de lutte contre la rouille de l'arachide au moyen de produits fongicides ont largement été étudiées (Mayee et al., 1977;

Harrison, 1973; Siddaramalah et al., 1977; Subrahmanyam et al., 1984). La nature des produits et les doses d'emploi connues, se pose encore la question des conditions d'application des fongicides.

Le *théorème du seuil épidémique* (Van der Plank, 1963) postule qu'une épidémie ne peut pas se développer si $i \cdot R_c < 1$, où i [T] est la durée de période infectieuse et R_c [T⁻¹] est le taux corrigé de base d'infection. Le principe de la lutte chimique est de maintenir le produit $i \cdot R_c$ inférieur à 1. A partir de cas particuliers d'épidémies considérées dans leur phase logarithmique, et en utilisant des valeurs estimées de i et de ρ , Van der Plank (1963) a comparé deux valeurs de $i \cdot R_c$: $i \cdot R_c = 7$ (avec : $i = 1$ jour, $\rho = 4$ jours et $r_f = 0.44$ jour⁻¹) dans le cas de *Phytophthora infestans*, et $i \cdot R_c = 360$ (avec : $i = 10$ jours, $\rho = 10$ jours, et $r_f = 0.44$ jour⁻¹) dans le cas de *Puccinia graminis*. Ainsi, pour contrôler une épidémie due à *P. graminis*, il faut qu'un fongicide soit beaucoup plus efficace que pour contrôler une épidémie due à *P. infestans*.

Différentes valeurs de r_f peuvent être calculées à partir d'observations effectuées sur des épidémies spontanées de rouille de l'arachide suivies dans quatre régions écologiquement très différentes de Côte d'Ivoire (Savary, données non publiées) : $r_f = 0.27, 0.11, 0.21$ et 0.28 jour⁻¹ respectivement à Ferkéssédougou, Niakaramandougou, Bouaké et Adiopodounmé. En adoptant comme valeurs moyennes (chapitre 3) : $i = 10.5$ jours et $\rho = 20$ jours, on obtient les valeurs successives suivantes pour $i \cdot R_c$: 112, 8, 49 et 148.

Dans deux cas, l'ordre de grandeur de $i \cdot R_c$ est donc de l'ordre de celui atteint par une maladie réputée difficile à combattre par des moyens chimiques, et l'on peut conclure qu'il est fréquemment nécessaire d'obtenir une couverture fongicide très efficace pour contrôler la rouille de l'arachide en Côte d'Ivoire. Cet objectif se heurte à des difficultés techniques (le transport du produit jusqu'au champ à traiter, notamment), des aléas commerciaux (l'approvisionnement du marché ivoirien en produits), et aux contraintes économiques d'une telle stratégie de contrôle dans le milieu agricole traditionnel.

Amélioration de la résistance des variétés d'arachide à la rouille. Beaucoup d'espoirs se fondent sur la sélection de variétés d'arachide présentant une résistance vis-à-vis de la rouille; la vulgarisation de tels cultivars pourrait en effet s'avérer la méthode de lutte la plus économique à l'échelle de l'agriculteur individuel, tout en présentant une forte efficacité (Porter et al., 1984; Subrahmanyam et al., 1985). La combinaison d'un niveau modéré de résistance et

de traitements fongicides peut également être envisagée. La résistance à la rouille chez les variétés cultivées d'arachide semble liée à une réaction analogue au *slow rusting* des céréales (Subrahmanyam et al., 1985). Plusieurs composantes de résistance (Zadoks, 1972b) ont été mesurées, et de fortes corrélations avec les sévérités observées sur essais ont été obtenues (Subrahmanyam et al., 1982). Les composantes de résistance mesurées au cours d'expériences monocycliques peuvent être introduites dans des équations de régressions multiples permettant de prédire les niveaux de maladie (Subrahmanyam et al., 1982). Elles peuvent également être insérées dans un modèle de simulation dynamique (Zadoks, 1972b) permettant d'étudier leurs effets individuels (Parlevliet, 1979) ainsi que de prédire le développement des épidémies en fonction d'une combinaison de ces composantes. La simulation deviendrait alors un outil supplémentaire de sélection pour la résistance de l'arachide à la rouille. Il s'agit là de l'application principale qui est visée dans l'effort actuel de modélisation.

Références

- Boote, K.J., 1982. Growth stages of peanut (*Arachis hypogaea* L.). Peanut Science 9 : 35-40.
- Burrage, S.W., 1969. Dew and growth of uredospore germ tube of *Puccinia graminis* on the wheat leaf. Ann. appl. Biol. 64 : 495-501.
- Butt, D.J. & Royle, D.J., 1978. The importance of terms and definitions for a conceptually unified epidemiology. In: Comparative epidemiology. A tool for better disease management. J. Palti & J. Kranz Eds. pp. 29-45.
- Chamberlain, A.C. & Chadwick, R.C., 1972. Deposition of spores and other particles on vegetation and soil. Ann. appl. Biol. 71 : 141-158.
- Chester, K.S., 1946. The nature and prevention of cereal rusts as exemplified by the leaf rust of wheat. Chronica Botanica Company. Waltham (Mass.). 269pp.
- Committee on Genetic Vulnerability of Major Crops, 1972. Genetic vulnerability of major crops. National Academy of Science, Washington, D.C. 307pp.
- Cook, M., 1980. Host-parasite relations in uredial infections of peanut by *Puccinia arachidis* Phytopathology 70 : 822-826.
- Eversmeyer, M.G. & Burleigh, J.R., 1968. Effect of temperature on longevity of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* on dry wheat foliage. Plant Dis. Reporter 52 : 186-188.
- Gaeumann, E., 1946. Pflanzliche Infektionslehre. Birkhaeuser, Basel. 681pp.
- Gillier, P. & Silvestre, P., 1969. L'arachide. Maisonneuve et Larose, Paris, 292pp.
- Harrison, A.L., 1973. Control of peanut leaf rust alone or in combination with cercospora leafspot. Phytopathology 63 : 668-673.

- Kranz, J., 1974. The role and scope of mathematical analysis and modeling in epidemiology. In: Epidemics of plant diseases. Mathematical analysis and modeling. J. Kranz, Ed. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, pp.1-54.
- Kranz, J., 1978. Comparative anatomy of epidemics. In: Plant disease, an advanced treatise. J.G. Horsfall & E.B. Cowling, Eds. pp. 33-62
- Kranz, J. & Hau, B., 1980. Systems analysis in epidemiology. Annu. Rev. Phytopathol. 18 : 67-83.
- Mallalah, K.V. & Rao, A.S., 1982. Aerial dissemination of urediniospores of groundnut rust. Trans. Brit. mycol. Soc. 78 : 21-28.
- Mayee, C.D. ; Godbole, G.M. & Patil, F.S., 1977. Appraisal of groundnut rust in India : problems and approach. PANS 23 : 162-165.
- Mayee, C.D. & Ekbote, A.V., 1983. Life cycle and microepidemiology of *Puccinia arachidis* Speg. : rust of groundnut in Maharashtra. Indian J. Plant Pathol. 1 : 62-67.
- Nagarajan, S. & Singh, H., 1975. The Indian stem rust rules. A concept on the spread of wheat stem rust. Plant Dis. Rep. 59 : 133-136.
- Parlevliet, J.E., 1979. Components of resistance that reduce the rate of epidemic development. Annu. Rev. Phytopathol. 17 : 203-232.
- Penning de Vries, F.W.T., 1982. Phases of development of models. In: Simulation of plant growth and crop production. F.W.T. Penning de Vries & H.H. Van Laar, Eds. Pudoc, Wageningen. pp. 20-25.
- Porter, D.M.; Smith, D.H. & Rodríguez-Kabana, R., 1984. Compendium of peanut diseases. American Phytopathological Society. St Paul, Min. 73p.
- Rapilly, F. & Foucault, B., 1976. Premières études sur la rétention de spores fongiques par les épidermes foliaires. Ann. Phytopathol. 8 : 31-40.
- Rapilly, F., 1979. Yellow rust epidemiology. Annu. Rev. Phytopathol. 17 : 59-73.
- Rapilly, F., 1983. Effets de quelques facteurs physiques du climat sur diverses séquences épidémiques. EPPO Bull. 13 : 63-68.
- Robinson, R.A., 1976. Plant Pathosystems. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, 184pp.
- Rotem, E.; Cohen, Y. & Bashi, E., 1978. Host and environmental influences on sporulation in vivo. Annu. Rev. Phytopathol. 16 : 83-101.
- Stynes, B.A., 1980. Synoptic methodologies for crop loss assessment. In: Crop loss assessment. Misc. publ. Univ. Minn. agric. exp. stn. 7: 166-175.
- Siddaramaiah, A.L.; Krishna Prasad, K.S. & Hegde, R.K., 1977. Chemical control of groundnut rust. Pesticides 11 : 38-39.
- Simkin, M.B. & Wheeler, B.E.J., 1974. The development of *Puccinia hordei* on Barley, cv. Zephyr. Ann. appl. Biol. 78 : 225-235.
- Subrahmanyam, P. & Mc Donald, D., 1982. Groundnut rust. Its survival and carry over in India. Proc. Indian Acad. Sci. 91 : 93-100.
- Subrahmanyam, P.; Mc Donald, D.; Gibbons, R.W.. & Subba Rao, P.V., 1983.

- Components of resistance to *Puccinia arachidis* in peanuts. *Phytopathology* 73 : 253-256.
- Subrahmanyam, P.; Williams, J.H.; Mc Donald, D. & Gibbons, R.W., 1984. The influence of foliar diseases and their control by selective fungicides on a range of groundnut (*Arachis hypogaea*) genotypes. *Ann. appl. Biol.* 104 : 467-476.
- Subrahmanyam, P.; Reddy, L.J.; Gibbons, R.W. & Mc Donald, D., 1985. Peanut rust: a major threat to peanut production in the semi-arid tropics. *Plant Disease* 69 : 813-819.
- Stakman, E.C. & Harrar, J.G., 1957. *Principles of Plant Pathology*. Ronald Press, New York. 581p.
- Teng, P.S. & Bowen, K.L., 1985. Disease modeling and simulation. In: *The cereal rusts*, Vol. II. A.P. Roelfs & W.R. Bushnell, Eds. pp. 435-466.
- Van der Plank, J.E., 1963. *Plant diseases. Epidemics and control*. Academic Press. New York. 349p.
- Van Hees-Boukema, E.M. & Zadoks, J.C., 1985. Postponed germination of *Puccinia recondita* urediospores deposited on wheat seedlings. II. Infectivity of urediospores after postponed germination. *Neth. J. Plant Path.* 92: 71-80.
- Waggoner, P.E., 1962. Weather, space, time and chance of infection. *Phytopathology* 52 : 1100-1108.
- Waggoner, P.E., 1974. Simulation of epidemics. In: *Epidemics of plant diseases*. J. Kranz, Ed. pp 137-160.
- Waggoner, P.E., 1977. Contributions of mathematical models to epidemiology. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 287 : 191-206.
- Wiese, M.V., 1982. Crop management by comprehensive appraisal of yield determining variables. *Annu. Rev. Phytopathol.* 20: 419-432.
- de Wit, C.T. & Goudriaan, J.G., 1978. *Simulation of ecological processes*. PUDOC, Wageningen, 175pp.
- Yarwood, C.E., 1973. Some principles of Plant Pathology. II. *Phytopathology* 63 : 1324-1325.
- Zadoks, J.C., 1972a. Methodology in epidemiological research. *Annu. Rev. Phytopathol.* 10 : 253-276.
- Zadoks, J.C., 1972b. Modern concepts in disease resistance in cereals. In: Lupton, F.A.G.H., Jenkins, G & Johnson, R., Eds. *The way ahead in plant breeding*. Eucarpia, Cambridge, pp. 89-98.
- Zadoks, J.C., 1971. Systems analysis and the dynamics of epidemics. *Phytopathology* 61 : 600-610.
- Zadoks, J.C. & Schein, R.D., 1979. *Epidemiology and plant disease management*. Oxford Univ. Press. New York. 427pp.
- Zadoks, J.C. & Kampmeijer, P., 1977. The role of crop populations and their deployment, illustrated by means of a simulator, EPIMUL 76. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 287 : 164-190.

- Zadoks, J.C. & Van Hees-Bourkema, E.M., 1985. Postponed germination of *Puccinia recondita* urediospores deposited on wheat seedlings. I. Ripening and longevity of urediospores with postponed germination. Neth. J. Pl. Path. 92: 57-69.
- Zadoks, J.C. & Rabbinge, R., 1985. Modelling to a purpose. In: Advances in Plant Pathology, Vol. III. Mathematical modelling of crop diseases. C.A. Gilligan, Ed. Academic Press. London. pp. 231-244.
- Zadoks, J.C. & Bouwman, J.J., 1985. Epidemiology in Europe. In: The cereal rusts. Vol. II. A.P. Roelfs & W.R. Bushnell, Eds. Academic Press. New York, London. pp. 329-369.

Résumé

L'étude du pathosystème *Arachis hypogaea* - *Puccinia arachidis* est abordée à différentes échelles: la feuille, la plante, la parcelle, la région, au niveau desquelles le processus monocyclique (feuille, plante) et le processus polycyclique (parcelle, région) sont envisagés. Plusieurs séquences épidémiques sont ainsi envisagées, de même que leur succession au cours du développement d'une épidémie. A l'échelle de la région, les autres maladies fongiques importantes de l'arachide sont considérées, et notamment, le pathosystème multiple: *Arachis hypogaea* - *Puccinia arachidis* - *Cercosporidium personatum* - *Cercospora arachidicola*.

L'analyse préliminaire des données recueillies au cours d'une enquête dans différentes régions de Côte d'Ivoire où l'arachide est cultivée montre que la rouille y est partout répandue. Au-delà de la diversité des conditions climatiques, des techniques culturales traditionnelles et des situations sanitaires, il est possible de produire un schéma de l'évolution du faciès parasitaire moyen d'une parcelle paysannale, grâce à une analyse factorielle des correspondances. Le développement, chaque année, d'épidémies de rouille dans le Centre et le Nord de la Côte d'Ivoire est, pour la plus large part attribué à l'endémicité de la maladie dans la région Sud, laquelle constituerait une source d'inoculum pour les autres régions.

Différentes techniques d'infection de folioles détachées d'arachide par *P. arachidis* sont testées en laboratoire. L'efficacité des infections est maximale avec un inoculum sec et à faible dose, minimale avec une suspension de spores et à forte dose.

L'effet de la température et des doses d'inoculum sur le processus monocyclique est étudié. Une zone de température voisine de 27°C paraît optimale pour le développement du parasite. En effet, l'efficacité des infections, la période infectieuse, ainsi que l'intensité de la sporulation sont alors maximales, tandis que la période de latence est minimale. Ces résultats sont comparés à ceux concernant d'autres couples hôte-parasite et suggèrent d'importants effets du régime des températures sur le déroulement des épidémies.

Les effets de l'âge des feuilles et du développement des plantes sur le développement de *P. arachidis* sont étudiés dans le cas d'une variété sensible. Les résultats indiquent une diminution de l'efficacité des infections avec l'âge des feuilles, et une augmentation de la période de latence avec l'âge des feuilles.

et le développement des plantes. Il conviendrait alors de distinguer plusieurs strates de sensibilités différentes au sein du couvert végétal.

Trois séries d'expériences sur le processus monocyclique de *P. arachidis* sont principalement réalisées sur des folioles détachées. Elles sont complétées par des expériences sur plantes en pots qui aboutissent, dans le cas de la variété locale sensible considérée, aux mêmes conclusions générales, mais avec cependant des différences quant aux valeurs absolues des variables (l'efficacité des infections et la période de latence, notamment), dont l'origine est discutée.

La dissémination aérienne à sec des spores de rouille est étudiée à partir de foyers artificiels de rouille. Les résultats obtenus permettent de construire une loi de régression linéaire entre le logit de la densité relative de spores dans l'air et le logit de la densité de lésions par m^{-2} de parcelle. Par ailleurs, ces expériences permettent d'identifier l'humidité relative, en premier lieu, et la vitesse du vent, en second lieu, comme variables explicatives de la périodicité de la densité aérienne de spores. Cette périodicité est supposée affecter toute la gamme des densités de spores mesurées aux différentes sévérités de rouille.

L'établissement de foyers artificiels de rouille donne également lieu à une étude sur la dissémination de spores causée par la pluie, réalisée à l'aide d'un simulateur de pluies. Différentes techniques de piégeage sont employées afin de considérer la dispersion à sec (due à l'impact des gouttes), par rejaillissement de gouttelettes et par ruissellement. Les flux de spores transportées, ainsi que les mécanismes de libération qui leur donnent naissance sont considérés à l'échelle du couvert et à l'échelle de la lésion. L'interprétation des résultats indique que le mécanisme de libération à sec, produisant un flux de spores dans l'air, est prédominant. L'accroissement du lessivage des spores du couvert vers le sol lorsque l'intensité et le volume des pluies augmentent suggère d'autre part que des pluies légères pourraient avoir un effet très favorable, tandis que des averses abondantes pourraient avoir un effet défavorable sur la dispersion de la maladie.

La dispersion de la rouille à partir de foyers artificiels est étudiée en fonction des variations de la structure du couvert végétal avec l'âge de la parcelle considérée. Le gradient primaire de dispersion a une valeur moyenne et une pente plus forte lorsqu'il se développe à partir d'un foyer établi dans une parcelle âgée. La hauteur moyenne d'infection, qui représente la distribution verticale de la maladie, est également plus élevée sur les parcelles âgées. Ces différences sont attribuées aux différences de dispersibilité de l'inoculum du foyer et d'accessibilité du couvert aux contaminations. Par ailleurs, les

résultats montrent que la rouille de l'arachide présente une forte capacité de dispersion à une moyenne échelle.

La poursuite de l'analyse des données d'enquête est centrée sur la rouille de l'arachide. Cette maladie présente des exigences assez strictes quant aux conditions de pluie et de température, se développe rapidement sur des parcelles en bon état, et se disperse aisément à moyenne et à grande échelle. Ces caractéristiques diffèrent sensiblement de celles des cercosporioses, en particulier celle due à *C. arachidicola*. Les résultats expérimentaux s'accordent avec les interprétations générales de cette enquête. Celles-ci suggèrent, par ailleurs, que l'intensification de la culture de l'arachide à une micro-échelle comme à une macro-échelle constitue un scénario favorable pour le développement d'épidémies de rouille.

Les résultats rassemblés sur l'épidémiologie de la rouille de l'arachide en Côte d'Ivoire peuvent être rassemblés dans un modèle schématique, qualitatif, de comportement, ou encore dans un modèle quantitatif, simplifié, de simulation dynamique. L'une et l'autre démarches permettent d'identifier les lacunes de l'information disponible, et d'évaluer les résultats rapportés dans cette thèse.

Summary

The study of the pathosystem: *Arachis hypogaea* - *Puccinia arachidis* was undertaken at different scales: the leaf, the plant, the field, the region, which allow to consider the monocyclic (leaf and plant) and polycyclic (field and region) processes. Several epidemiological processes were investigated as well as their succession during the epidemic build-up. At the region scale, some other important diseases of groundnut were considered, leading to a study of the multiple pathosystem: *Arachis hypogaea* - *Puccinia arachidis* - *Cercosporidium personatum* - *Cercospora arachidicola*.

A preliminary analysis of the data from a survey in the various regions of Ivory Coast where groundnut is cultivated showed that rust was omnipresent. A correspondence analysis allowed to unravel the large variations of weather, cropping, and pathological situations, and to produce a general picture of the development of an average small farmer's field in time. Every year, general epidemics of groundnut rust developed in the Northern and Central regions. These were, to a large extent, ascribed to the endemicity of groundnut rust in the Southern region, which is a permanent source of inoculum.

Several inoculation methods of detached leaflets with groundnut rust were compared under laboratory conditions. The infection efficiency is highest with dry urediniospores at low inoculum level and lowest with suspended urediniospores at high inoculum level.

The effects of temperature and inoculum level on the monocyclic process were investigated. Temperatures of about 27°C appeared to be optimal for rust development: infection efficiency, infectious period, and sporulation intensity were then highest, while latency period was lowest. Temperature effects on groundnut rust were compared to those on other host-rust systems. The results suggested that temperature variation has a strong effect on the development of groundnut rust epidemics.

Leaf age and plant development stage were also considered as influencing factors on rust development on a susceptible groundnut cultivar. The results, a reduction of infection efficiency with increasing leaf age and an increase of latency period with increasing leaf age and development stage, indicated that different leaf layers in the canopy could differ in their epidemiological parameters.

The monocyclic studies on detached leaflets were accompanied by experiments on potted plants, which yielded the same general conclusions on

the effects of some factors. Differences in values of variables were found (for the infection efficiency and latency period), which were discussed.

Aerial dispersal of dry spores was studied in artificial groundnut rust foci. A significant linear regression was found of the logit of the relative spore content of the air on the logit of rust intensity expressed as the number of lesions m^{-2} of field. A major explanatory variable of the diurnal rhythmicity of the aerial spore density was relative humidity, and a secondary one was wind velocity. The hypothesis was put forward that these variables affect rhythmicity over the whole range of variation of the aerial spore density as measured at different rust intensities.

Rain-induced dispersal of groundnut rust urediniospores was studied in artificially infected plots on which variable rainfall amounts and intensities were applied, using a rainfall simulator. Several trapping methods allowed to compare dry, splash and drip dispersal. The spore liberation mechanisms and the resulting spore flows were considered at the canopy and at the individual lesion scales. The results indicated that dry dispersal was predominant. The observed increase of the flow of spores dripping from the canopy to the soil with increasing rainfall amounts suggested that light rain showers were favourable, whereas heavy showers were unfavourable to rust dispersal.

Disease dispersal from artificial foci was studied with respect of variation in canopy structure with increasing plot age. The primary gradients of rust which developed in older plots had higher mean values and slopes. The relative height of infection was also higher in older plots. These age-dependant variations were attributed to variations in dispersibility and accessibility. The results also indicated a strong ability of groundnut rust to disperse at mesoscale.

The analysis of survey data was resumed, focusing on groundnut rust epidemiology. This disease exhibited marked weather (temperature and rainfall) requirements, strong dispersal abilities at mesoscale and macroscale, and intensified quickly in well-tended crops. These characteristics differed much from those of leaf-spot diseases, especially *C. arachidicola* leaf-spot. The conclusions of this analysis were in agreement with previous results from monocyclic experiments. The hypothesis is forwarded that intensification in groundnut cultivation would enhance rust epidemics build-up.

The results of this thesis on groundnut rust epidemiology may be assembled to build a pictorial, qualitative model or a quantitative summary model for dynamic simulation. Both approaches allow to identify gaps in the available information and to evaluate the results of these studies.

Samenvatting

Het onderzoek naar het pathosysteem *Arachis hypogaea* - *Puccinia arachidis* werd uitgevoerd op verschillende niveaus: het blad, de plant, het perceel en de streek. Aldus konden zowel monocyclische (blad en plant) als polycyclische processen (perceel en streek) bestudeerd worden. Een aantal reeksen van fasen uit de infectiecyclus en hun opeenvolging tijdens een epidemie werden bestudeerd. Op regionale schaal werd ook gekeken naar enkele andere belangrijke ziekten van de aardnoot, zodat een beeld ontstond van het multi-pele pathosysteem: *Arachis hypogaea* - *Puccinia arachidis* - *Cercosporidium personatum* - *Cercospora arachidicola*.

Een eerste analyse van de gegevens verzameld tijdens surveys in de verschillende streken van Ivoorkust, waar aardnoot geteeld wordt, liet zien dat de aardnootroest alom aanwezig was. Met behulp van correspondentie analyse werden de grote variaties in weer, teelt en fytopathologische situaties geordend teneinde een overzichtsbeeld te krijgen van de ontwikkeling van de ziekten in de tijd bij een gemiddeld perceel van een kleine boer. Jaarlijks onstonden wijdverbreide epidemieën van aardnootroest in noordelijk en centraal Ivoorkust. Deze worden in belangrijke mate toegeschreven aan het endemisch voorkomen van de roest in het zuiden, dat een voortdurende bron van inoculum zou kunnen vormen.

Verscheidene methoden werden vergeleken om afgesneden blaadjes met roest te inoculeren. De efficiëntie van de infectie is het hoogst bij gebruik van droge uredosporen in een lage dosering en het laagst bij gebruik van een uredosporen-suspensie in een hoge dosering.

De effecten van temperatuur en inoculum dosering op de monocyclische processen werden onderzocht. Temperaturen rond 27°C bleken optimaal te zijn voor roestontwikkeling: infectie efficiëntie, infectieuze periode en sporulatie-intensiteit waren dan het hoogst, de latentie periode het kortst. De effecten van de temperatuur op aardnootroest werden vergeleken met die van andere waard-roest systemen. Het resultaat gaf aan dat de temperatuur een krachtige invloed uitoefent op de ontwikkeling van epidemieën van aardnootroest.

De leeftijd van het blad en het ontwikkelingsstadium van de plant werden ook gezien als factoren van invloed op de roestontwikkeling bij een vatbare

aardnoot-cultivar. De resultaten, een vermindering van de infectie efficiëntie met toenemende bladleeftijd en een toename van de latentie periode met toenemende bladleeftijd en ontwikkelingsstadium, gaven aan dat verschillende bladlagen zouden kunnen verschillen in hun epidemiologische parameters.

De monocyclische proeven met afgesneden blaadjes werden aangevuld door proeven met potplanten, die, voor een plaatselijk en vatbaar ras, tot de zelfde algemene gevolgtrekkingen leidden over het effect van enkele factoren. Verschillen in de getalswaarde van variabelen (infectie efficiëntie en latentie periode) werden gevonden en besproken.

Verspreiding van droge sporen door de lucht werd bestudeerd in kunstmatige haarden van aardnootroest. Een significante lineaire regressie werd gevonden van de logit van de relatieve sporendichtheid in de lucht op de logit van de roestintensiteit (uitgedrukt als het aantal lesies per m^2 grondoppervlak). Een belangrijke verklarende variabele van de dagelijkse gang in de sporendichtheid van de lucht was de relatieve luchtvochtigheid en een tweede was de windsnelheid. Als hypothese werd gesteld dat deze dagelijkse gang aanwezig is over de hele variatiebreedte van sporendichtheden in de lucht zoals gemeten bij verschillende roestintensiteiten.

Verspreiding van uredosporen van de aardnootroest door regen werd bestudeerd in kunstmatig geïnfecteerde veldjes met regenhoeveelheden en regenintensiteiten gevarieerd met behulp van een regensimulator. Met verschillende vangtechnieken werden droge verspreiding (tengevolge van de impuls van druppels) spat- en druijverspreiding vergeleken. De sporenstart-mechanismen en de resulterende fluxen van sporen werden gezien op twee niveaus, het bladerdek en de individuele lesie. De resultaten gaven aan, dat droge verspreiding overheerste. De waargenomen toename van de sporenflux, die van het bladerdek op de grond druipst, met de toename van de neerslaghoeveelheid en neerslagintensiteit gaf aan dat lichte regenbuien gunstig en zware buien ongunstig kunnen zijn voor de verspreiding van roest.

De ziekte verspreiding vanuit kunstmatige haarden werd in verband gebracht met veranderingen in de gewasstructuur bij toenemende gewasleeftijd. In oudere veldjes hadden de primaire gradienten van de roest hogere gemiddelde waarden en grotere hellingshoeken. In oudere veldjes was ook de relatieve hoogte van de ziekte groter. Deze leeftijdsafhankelijke variaties werden toegeschreven aan variatie in verspreidbaarheid van en toegankelijkheid voor de

roest. De resultaten wezen bovendien op een groot vermogen van de aardnootroest te verspreiden op mesoschaal.

De analyse van de survey gegevens werd hervat, met speciale aandacht voor de epidemiologie van aardnootroest. Deze ziekte stelde duidelijke eisen aan het weer (temperatuur en regen), liet een groot verspreidingsvermogen zien op meso- en macroschaal, en nam snel toe in goed verzorgde percelen. Deze kenmerken verschilden aanzienlijk van die der bladvlekkenziekten, vooral van die veroorzaakt door *Cercospora arachidicola*. De experimentele resultaten stemden overeen met algemene inzichten uit de survey. Als hypothese werd gesteld dat intensivering van de aardnootteelt, op micro- zowel als op macro-niveau de opbouw van roest-epidemieën zou bevorderen.

De resultaten van deze studies over de epidemiologie van aardnootroest kunnen worden samengevoegd om een geschematiseerd kwalitatief model te maken of zelfs een kwantitatief overzichtsmodel voor dynamische simulatie. Beide benaderingen staan toe om leemten in de beschikbare informatie op te sporen en om de resultaten uit dit proefschrift te evalueren.

Curriculum vitæ

Serge Savary est né en 1957 à Addis-Abeba. Il a effectué ses études secondaires au Lycée P. de Fermat de Toulouse. Entré à l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier (ENSAM) en 1977, il a été recruté comme Elève de l'ORSTOM en 1979. Après une année de spécialisation (Diplôme d'études approfondies de Phytopathologie à l'Université de Toulouse) et l'obtention de son diplôme d'Ingénieur Agronome de l'ENSAM, il a été affecté au Laboratoire de Phytopathologie du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, en Côte d'Ivoire. Chercheur de l'ORSTOM depuis 1981, il y est chargé du programme de recherches sur les maladies des légumineuses annuelles depuis 1982.

Table des matières

Introduction	page 1
Chapitre 1. Enquête sur les maladies fongiques de l'arachide (<i>Arachis hypogaea</i> L.) en Côte d'Ivoire. I. Méthodes d'enquête et étude descriptive: les conditions culturales et les principales maladies. <i>A survey of fungal diseases of groundnut (Arachis hypogaea L.) in Ivory Coast. I. A descriptive study of the cropping techniques and of the epidemiological characteristics of the main diseases.</i> Soumis pour publication à Netherlands Journal of Plant Pathology (Mai 1986).....	page 3
Chapitre 2. Comparaison de différentes techniques d'infection de folioles d'arachide par <i>Puccinia arachidis</i> Speg. <i>A comparison of different techniques for inoculating groundnut leaflets with Puccinia arachidis Speg.</i> Agronomie 5 : 325-32.....	page 31
Chapitre 3. Effets du niveau de contamination et de la température sur quelques étapes du développement de <i>Puccinia arachidis</i> Speg. <i>Effects of infection level and temperature on development stages of Puccinia arachidis Speg.</i> Agronomie 5 : 479-485.....	page 41
Chapitre 4. <i>Decrease by plant development and leaf age of susceptibility of groundnut to rust (Puccinia arachidis Speg.) in a susceptible cultivar.</i> Effets du stade de développement et de l'âge des feuilles sur la sensibilité de l'arachide à la rouille (<i>Puccinia arachidis</i> Speg.) chez une variété sensible. Accepté pour publication par Netherlands Journal of Plant Pathology (Octobre 1986).....	page 59
Chapitre 5. <i>Relative humidity and wind velocity associated with diurnal periodicity of aerial dispersal of Puccinia arachidis urediniospores.</i> La périodicité de la dissémination aérienne des spores de <i>Puccinia arachidis</i> , en relation avec les variations de l'humidité relative et de la vitesse du vent. Netherlands Journal of Plant Pathology 92: 115-125.....	page 67

Chapitre 6.	<i>Rain-induced dispersal of Puccinia arachidis studied by means of a rainfall simulator. Etude de la dispersion de la rouille de l'arachide par la pluie à l'aide d'un simulateur de pluies. Accepté pour publication par Netherlands Journal of Plant Pathology (Juillet 1986).....</i>	page 79
Chapitre 7.	<i>The effects of age of the groundnut crop on the development of primary gradients of Puccinia arachidis foci. Effet de l'âge d'un couvert d'arachide sur l'établissement d'un gradient primaire à partir d'un foyer de rouille (Puccinia arachidis). Accepté pour publication à Netherlands Journal of Plant Pathology (Octobre 1986).....</i>	page 95
Chapitre 8.	<i>Enquête sur les maladies fongiques de l'arachide (Arachis hypogaea L.) en Côte d'Ivoire. II. Epidémiologie de la rouille de l'arachide (Puccinia arachidis Speg.). A survey of fungal diseases of groundnut (Arachis hypogaea L.) in Ivory Coast. II. epidemiology of groundnut rust (Puccinia arachidis Speg.) Soumis pour publication à Netherlands Journal of Plant Pathology (Juin 1986).....</i>	page 107
Discussion générale	page 129
Résumé	page 147
Summary	page 150
Samenvatting	page 152
Curriculum vitæ	page 155

ORSTOM Éditeur
Dépôt légal : Janvier 1987
Impression
ORSTOM BONDY

ISSN : 0767-2888
ISBN : 2-7099-0834-4
Éditions de l'ORSTOM
70, route d'Aulnay F-93140 BONDY