Un exemple d'interactions entre populations naturelles : les Coffea et les rouilles : $Hemileia\ vastatrix\ Berk$. et Br. et $H.\ coffeicola\ Maubl$. et Rog.

par Maurice GOUJON

Services Scientifiques Centraux de l'O.R.S.T.O.M., 70-74, route d'Aulnay, 93140 Bondy, France.

Résumé. — Les caféiers supportent les attaques de deux rouilles: H. vastatrix et H. coffeicola. La première, sans doute née en Ethiopie, communément appelée rouille orangée ou défoliatrice, est la plus redoutable et la mieux étudiée. Une grande partie des travaux qui lui furent consacrés sont dus à l'équipe du C.I.F.C. au Portugal dont les résultats démontrent que les interactions C. arabica-H. vastatrix se situent dans un cadre vertical (au sens de Vanderplank). Dans les conditions générales de culture du caféier en Afrique, les races de H. vastatrix témoignent d'une agressivité à l'égard des variétés sensibles de C. arabica qui semble prouver que ces plantes ne possèdent qu'une résistance horizontale (toujours au sens de Vanderplank) très limitée. Cela n'est pas le cas en Amérique du Sud ou dans certaines régions d'altitude élevée d'Afrique, ce qui met en évidence le rôle important que joue le milieu dans les phénomènes de résistance.

A l'égard des espèces de caféier autres que *C. arabica*, le comportement de *H. vastatrix* est différent : chez *C. canephora* on constate l'intervention d'une résistance horizontale souvent élevée, couplée avec la résistance verticale. Chez *C. racemosa*, *C. humilis* et d'autres espèces diploïdes originaires du centre de l'Afrique, seule est connue pour l'instant la résistance

horizontale.

H. coffeicola, probablement né en Afrique centrale, paraît en revanche être virulent à l'égard de tous les C. arabica mais se comporte de façon différentielle à l'égard des caféiers diploïdes.

Les mécanismes qui sont à l'origine de la variation du pouvoir pathogène chez les deux parasites sont inconnus. Une reproduction sexuée n'a jamais été observée mais son intervention n'est cependant pas absolument à exclure car on ignore le cycle biologique des rouilles sur de nombreuses Rubiacées sauvages. Par ailleurs, si l'hétérocaryose est possible lors de la confluence des sores celle-ci n'intervient en général que tardivement, au moment de la chute des feuilles, chez H. vastatrix et paraît ne jamais se produire chez H. coffeicola. La probabilité de l'existence d'un cycle para-sexuel est donc faible et, a priori, c'est la mutation qui paraît devoir être invoquée.

Les différences qui apparaissent au niveau des interactions caféiers-rouilles peuvent s'expliquer par la durée de leur vie en commun. Il semble que lorsque le berceau des deux protagonistes est le même, ce qui est le cas pour C. arabica et H. vastatrix ou pour les caféiers centre-africains et H. coffeicola, une longue confrontation entraîne l'apparition de la résistance verticale. En revanche les rencontres plus récentes se traduisent par la manifestation de la seule résistance horizontale peut-être parce qu'elle fait intervenir des réactions moins spécifiques. L'établissement de la résistance verticale postérieure à celui de la résistance horizontale témoignerait donc qu'une étape évolutive d'un degré supérieur est atteinte. Il va de soi, cependant, que cette conclusion ne saurait, sur le plan pratique, privilégier un type de résistance aux dépens de l'autre.

Summary. — The variations noted in the relations between coffee-trees and rusts can be explained by the length of their common life. It seems that when both organisms originate from the same region, like C. arabica and H. vastatrix or centrafrican Coffea and H. coffeicola, a vertical resistance appears. On the other hand, if both organisms have met more recently, only horizontal reistance has appeared, may be because less specific reactions are necessary for its establishment. The setting up of vertical resistance after horizontal resistance would show that a higher evolution level has been reached. However, it is evident that this conclusion, from a practical point of view, must not favour a type of resistance at the expense of the other.

0. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

25.2.82

No: 99/79/09902

Cote: 13 (ex)

Les espèces du genre Coffea L. supportent les attaques de deux Urédinales : Hemileia vastatrix Berk et Br. ou rouille orangée et H. coffeicola Maubl. et Rog. ou rouille farineuse. Pour comprendre les interactions qui lient ces plantes à leurs parasites, un peu d'histoire est nécessaire. Le C. arabica L., le premier des caféiers cultivés, est originaire d'Ethiopie où ses fruits et ses graines sont consommés par l'homme depuis très longtemps. Installé en Arabie avant le Moyen âge, il fut transporté au xviie siècle à Ceylan, à un petit nombre d'exemplaires, et répandu dans toute l'Asie par les Hollandais. En 1675, après le traité d'Utrecht, le bourgmestre d'Amsterdam fit présent à Louis XIV d'un pied de C. arabica descendant de ces caféiers asiatiques et c'est de ce seul arbuste que proviennent toutes les variétés cultivées aux Antilles et en Amérique du Sud (Coste, 1955) où il est multiplié à l'échelle d'un continent.

A la fin du xixe siècle, seul est cultivé le caféier d'Arabie et comme nous venons de le voir les variétés utilisées descendent d'un très petit nombre de géniteurs. C'est alors que la première des rouilles, H. vastatrix, fait son apparition à Ceylan et cette apparition est dramatique. Certaines plantations sont entièrement détruites, leurs propriétaires se reconvertissent à la culture du théier, s'expatrient ou même, entièrement ruinés, se donnent la mort. En quelques années, la culture du caféier disparaît complètement de Ceylan. Elle cesse ensuite progressivement, avec l'extension de la rouille, dans la presque totalité du vieux monde.

L'Amérique du Sud demeure indemne jusqu'en 1970, si l'on excepte une brève apparition de H. vastatrix à Porto Rico où une intervention énergique permit de la détruire (Diehl, 1955). Lorsqu'elle est découverte au Brésil en 1970 (Wellman, 1970a) elle est déjà trop répandue (Wellman, 1970b) pour qu'on puisse espérer l'éradiquer mais, chose curieuse, elle ne provoque pas le désastre que la terrible efficacité dont elle avait fait preuve à Ceylan pouvait faire craindre. Certes, la rouille orangée se répand au Brésil mais ses attaques, si elles réduisent un peu la production, demeurent d'une gravité limitée. Pourquoi cette différence de comportement ? Elle pourrait s'expliquer par la résistance élevée des variétés sud-américaines mais on sait, pour les avoir importées dans des régions où existe la rouille orangée, qu'elles sont toutes très sensibles. Peut-être, comme le suggère Barat (in Coste, 1955), la catastrophe qui s'est produite à Ceylan résulte-t-elle du mode de culture : clean weeding qui, en favorisant l'érosion, diminuait la couche humifère, absence d'ombrage, tailles sévères et épuisantes destinées à accroître la production fruitière, etc. Les Brésiliens, meilleurs agronomes que les planteurs de Ceylan, ont, en effet, obtenu des arbres en bon état physiologique. Enfin, peut-être le développement relativement faible du parasite est-il dû à des conditions de milieu, climatiques ou édaphiques qui lui sont défavorables. On sait, par exemple, que les caféiers cultivés dans les régions dont l'altitude est supérieure à 800 mètres résistent assez bien à la rouille (Rodrigues, 1956).

Mais, pour avoir renoncé au *C. arabica*, ni l'Afrique ni l'Asie n'avaient abandonné la culture du caféier en général et dès le début du xxe siècle des essais furent effectués avec d'autres espèces. Ces espèces diploïdes, alors que le *C. arabica* est tétraploïde, sont essentiellement : *C. canephora* Pierre, *C. liberica* Bull. ex Hiern., *C. excelsa* A. Chev. et *C. stenophylla* C. Don. A l'heure actuelle la plus répandue est *C. canephora* et sa variété *robusta* (Linden) A. Chev. qui joignent une bonne tolérance à l'égard de la rouille orangée à des qualités agronomiques certaines. Bien que la valeur gustative de leurs produits soit inférieure, ils concurrencent le caféier d'Arabie, en particulier sur le marché des cafés solubles.

Enfin, il existe dans le centre de l'Afrique des peuplements sauvages ou subspontanés de diverses espèces de Coffea et de Rubiacées voisines qui, éventuellement, M. GOILION 9

pourraient être attaquées par *H. vastatrix*. Il a été possible, en effet (RENAUD, communic. pers.), d'infecter artificiellement avec cette rouille un clone de *Polyspaeria congesta* L. cultivé dans les serres des Services Scientifiques Centraux de l'O.B.S.T.O.M.

La deuxième rouille, *H. coffeicola*, fut découverte par Maublanc et Roger (1934) sur des échantillons de *C. arabica* en provenance du Cameroun. Cette rouille, dite farineuse, beaucoup moins dangereuse que *H. vastatrix* car, contrairement à cette dernière, elle ne provoque pas de défoliation, fut signalée par la suite à Sao Tomé, en République Centrafricaine, au Nigéria, en Angola et nous l'avons trouvée en 1975 sur un clone de *C. robusta* cultivé sur le mont Tonkoui en Côte d'Ivoire. La rouille farineuse paraissait donc avoir franchi d'un bond le Dahomey, le Togo et le Ghana où elle n'est toujours pas signalée. Des prospections effectuées par M. Lourd (communic. pers.) devaient montrer par la suite que la rouille farineuse est présente dans toutes les régions caféicoles de Côte d'Ivoire mais que ses manifestations sont très discrètes. Ces prospections permirent de constater de surcroît que le parasite est hébergé par de nombreux hôtes sauvages : et ceci nous amène à traiter du problème posé par l'apparition des rouilles.

I — L'APPARITION DES ROUILLES DU CAFÉIER

Lors de l'invasion des plantations de Ceylan, Ward (1882) émit l'hypothèse que H. vastatrix est né de la transformation d'une Urédinale portée par une espèce sauvage. Cette hypothèse ne fut pas retenue car les travaux de Ciccarone (1940) en Ethiopie devaient montrer que la rouille était présente dans ce pays bien avant qu'elle sévisse à Ceylan. On en conclut qu'elle avait été introduite mais que son berceau, comme celui du C. arabica, était, de toute évidence, l'Ethiopie. Cela paraît raisonnable mais l'exemple de H. coffeicola laisse planer un doute. En effet, la rouille farineuse est présente, au moins en Côte d'Ivoire, sur des populations sauvages de Paracoffea ebracteolata (Hiern.) J. F. Ler. et d'autres Rubiacées sans intérêt économique (Tableau I). Ces groupements végétaux sont souvent enclavés en forêt dense, loin de toute plantation de caféiers. De surcroît le pouvoir pathogène des isolats ivoiriens de H. coffeicola est plus faible que celui des isolats du Cameroun ou de Sao Tomé.

Les recherches effectuées dans l'est de la Côte d'Ivoire ont permis de découvrir sur *Psilanthus manii*, espèce apparentée aux *Coffea*, la présence d'une rouille de type *H. coffeicola*. Si les symptômes en sont identiques, quelques différences morphologiques apparaissent cependant à l'observation microscopique. Elles portent essentiellement sur les vésicules mycéliennes sous-stomatiques, plus nombreuses, et sur la forme des suçoirs. De ce fait, sa détermination demeure encore incertaine.

Le parasite a été de nouveau observé sur le clone AO_3 de C. canephora en plein champ à la station I.F.C.C. de Divo, alors que les Paracoffea existant dans la forêt environnante étaient apparemment indemnes.

Enfin, il faut noter qu'un pied de *C. liberica* en collection à la station de Man a été infecté par la rouille alors qu'il se trouvait au voisinage de *Paracoffea* porteur du champignon.

Toutes ces observations permettent de penser que la rouille farineuse peut être endémique en Côte d'Ivoire et dans de nombreuses régions où elle est inoffensive pour les caféiers cultivés mais où une simple mutation peut la rendre agressive. Il semble donc que l'hypothèse de Ward ne sera définitivement caduque qu'après

Plante-hôte	Statut de la plante-hôte	Localité	Position géographique
Paracoffea ebracteolata C.canephora AO3	- spontanée - en plantation expárimen- tale	Mont Tonkoui	10 km Ouest de Man
Paracoffea ebracteolata	- spontanée	Zala	90 km Nord de Man
Paracoffea ebracteolata	- spontanée	Guéoulé	50 km N•O• de Man
C. humilis	présence simul- - spontanée tanée de <u>H.</u> vastatrix	Forêt de Tiapleu	70 km Ouest de Man
C. canephora	- plantation villageoise. présence de <u>H.vastatrix</u>	Trokolimpleu	70 km Ouest de Man
C. canephora	- plantation villageoise. présence de <u>H.vastatrix</u>	Sipilou	70 km N•O• de Man
I .	ı		

TABLEAU I. — Hemileia coffeicola: plantes-hôtes et localisations géographiques en Côte d'Ivoire.

une prospection sérieuse des Urédinales qui parasitent les Coffea sauvages et les genres voisins.

Man

Forêt de

Mazan

Station IFCC

Station ORSTOM

90 km

Sud Abengourou

- plantation expérimentale

plant de collection

- spontanée

C. canephora AO,

liberica

Psil<u>anthus</u>

nannii

Quoi qu'il en soit, il reste que c'est en Ethiopie que des relations stables existent depuis très longtemps entre C. arabica et H. vastatrix et que c'est dans le centre de l'Afrique que voisinent, depuis des temps probablement très anciens, les caféiers diploïdes H. coffeicola. Mais quelles sont donc les interactions véritables qui lient ces plantes et leurs parasites ? Un des moyens de le savoir est de se placer à l'abri des influences extérieures et d'analyser sur le seul plan pathologique l'intervention des génomes des protagonistes.

II — Interactions hôte-parasite dans le cas de la rouille orangée

Les Portugais ont été très préoccupés par le comportement à l'égard de la rouille des caféiers qu'ils cultivaient dans leurs territoires africains. Par ailleurs, ils avaient conservé de nombreux liens avec les Brésiliens qui redoutaient son introduction. Ceci explique que dès 1951 une équipe dirigée par le Prof. B. de OLIVEIRA, implantée près de Lisbonne, se soit intéressée à la recherche de caféiers résistants. Cette équipe, sous la direction de l'Ing. Dr. C. Rodrigues, poursuit, à l'heure actuelle, ses travaux. Au départ, la seule façon de procéder consistait à confronter des isolats d'H. vastatrix provenant de tous les pays avec le plus grand nombre possible de variétés du genre Coffea.

Un préliminaire essentiel à ce travail consistait à mettre au point une méthode standard d'inoculation artificielle et à définir une échelle de lecture permettant d'évaluer le comportement parasitaire de chaque isolat à l'égard de chaque clone. La

11

technique d'infection devait être reproductible, elle le fut rapidement dans les conditions portugaises. Quant à l'échelle de lecture (B. de OLIVEIRA, 1954), elle rendit compte très vite du comportement des isolats parasites à l'égard des clones testés (Tableau II). Cependant, cette grille pourrait être considérée comme trop perfectionniste. Elle tient compte en effet de deux phénomènes différents, comme on allait s'en rendre compte avec les travaux de Flor (1955), de Person (1959, 1966) et surtout de Vanderplank (1968).

TABLEAU II. — Echelle de lecture utilisée pour H. vastatrix (Extrait de Oliveira (Branquinho de), 1954).

- i : immunité : aucun signe d'infection ;
- fl: flecks: réaction d'hypersensibilité caractérisée par de petites taches translucides;
- ; : réaction d'hypersensibilité caractérisée par de petites nécroses sombres ;
- T: tuméfactions locales de petites dimensions;
- 0 : taches chlorotiques jaune clair sans apparition d'urédospores ;
- 1 : taches chlorotiques accompagnées de rares sores à urédospores et fréquemment de zones nécrotiques de taille réduite ;
- 2 : pustules de petites ou moyennes dimensions produisant des urédospores et entourées d'une aire chlorotique ;
- 3 : pustules de taille moyenne ou grande accompagnées de chlorose ;
- 4 : grandes pustules, aucun signe d'hypersensibilité;
- X : réaction hétérogène montrant, à côté de pustules de tailles et de formes variables, des chloroses, des nécroses et parfois des tuméfactions.

Flor (loc. cit.) démontra grâce au système Melampsora lini-Linum usitatissimum qu'il existe entre le lin et sa rouille des interactions qualitatives : le lin est ou non sensible au M. lini. L'étude génétique de la plante et du parasite montra que la résistance des variétés immunes était gouvernée par un petit nombre de gènes dominants auxquels correspondaient nombre pour nombre, chez le parasite, des gènes récessifs responsables de son pouvoir pathogène. Person (loc. cit.) a tenté de codifier ces interactions en proposant la théorie du gene for gene system. Enfin, Vanderplank a complété cette théorie en définissant deux modes de résistance des plantes aux parasites.

Le premier est le mode vertical dans lequel la plante est résistante ou sensible selon que son génome comporte ou non un certain nombre de gènes, dits gènes majeurs, à l'état dominant. Lorsque le parasite est capable de s'attaquer à l'hôte il est dit virulent et sa virulence est commandée par un nombre de gènes, à l'état récessif, correspondant au nombre de gènes majeurs de résistance possédés par la plante qu'il infecte.

Le second est le mode *horizontal*. Dans son cadre la résistance n'est plus qualitative mais quantitative. La plante est plus ou moins sensible à un parasite qui est plus ou moins *agressif* à son égard. Agressivité comme résistance horizontale dépendent d'un nombre élevé de gènes dits *polygènes*.

Si nous revenons à l'échelle de lecture (Tableau II) définie par les Portugais, nous constatons qu'elle tient compte des deux types d'interactions: un caféier peut être ou non sensible à la rouille orangée mais s'il l'est, il l'est plus ou moins. Toute-fois, l'équipe de B. de Oliveira décida de s'en tenir au schéma vertical et de considérer qu'une race de rouille orangée est virulente lorsque ses effets sont supérieurs ou égaux au degré 2 de l'échelle de lecture et avirulente lorsqu'ils sont inférieurs à

ce degré. Ceci a pour corollaire qu'un caféier est sensible lorsqu'il présente des réactions supérieures ou égales au degré 2 et résistant lorsque la note est inférieure.

Ce postulat porta ses fruits et il fut bientôt possible de vérifier que les caféiers d'Arabie, les *C. canephora* et certains de leurs hybrides, manifestaient une résistance

TABLEAU III. — Identifications des races d'H. vastatrix (Communiqué par le C.I.F.C., 1968).

		L									C	offea	ı ara	bica												Co	offea	sp.		
		A	R	s	T	U	o	v	x	Y	z	w	I	н	L	J	γ!	G	С	α	D	E	β	Q	Р	М	к	В	N	,
Races physiologiques de Mayne	Races physiologiques d'Hemileia vasiatitz et numéro de chaque culture type	832/1 (Hybride de Timor)	1343/269 (Hybride de Timor)	HW. $18/21 = 34/13$ (S. $3534/5) \times 134/4$ (S. 12 KAFFA)	H. $147/1 = 34/13$ (S. $3534/5$) × $110/5$ (S. 4 Agaro)	H. $148/5 = 33/1$ (S. 288-23) × 134/4 (S. 12 KAFFA)	HW. 17/12 = 35/2 (S. 286-7) × 134/4 (S. 12 KAFFA)	H. 150/8 = 87/1 (Geisha) × 34/13 (S. 353 4/5)	H. 151/1-33/1 (S. 288-23) × 110/5 (S. 4 Agaro)	H. 152/3 = 32/1 (DK 1/6) × 110/5 (S. 4 Agaro)	$\text{H. }153/2 = 87/1 \text{ (Geisha)} \times 33/1 \text{ (S. }288-23)$	635/3 (S. 12 KAFFA)	134/4 (S. 12 KAFFA)	34/13 (S. 353 4/5)	1006/10 (KP, 532, Arbre 31)	110/5 (S. 4 Agaro)	635/2 (S. 12 KAFFA)	33/1 (S. 288-23)	87/2 (Geisha)	128/2 (Dilla & Alghe)	32/1 (DK 1/6) (Kent's type)	63/1 (Bourbon)	849/1 (Matari)	1621/13 C. congensis Uganda	681/7 C. canephora v. Ugandae	644/18 Hybride de Kawisari	829/1 C. canephora	263/1 C. congensis Uganda	168/12 C, excelsa Longkhoi	369/3 C ratemasa
2	I (22)													[]					_		s	s	s	Γ	_				s	5
1	II (15)	_	_	_	一		一	-		一	_	-	-		-	┢			_	_	<u> </u>	s	s	-	<u> </u>	<u> </u>	_	<u> </u>	s	\- \\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\
	III (37)	_	_	_		_	_	_	_	\vdash	_	-		-	_	I	_	_	s	s	-	s	s	<u> </u>	┢	-	┢	-	s	S
	IV (32)	_		_	_		_	_			-	_		<u> </u>		<u> </u>	-		-		_		MS	_	_	┝	\vdash	<u> </u>	s	S
	VI (71)		_	_	ı —	_		-	_	_	_	_	Г	_	_	_		_			_	<u> </u>	_	一		-		-	s	S
	VII (130a)	_		_	_	_		_	_			_				_		MS		_	_	s	S	\vdash	\vdash	Г		-	s	s
4	VIII (166)		_					_			_			S	_	_		s		_	s	s	s	_	_				s	S
	X (137a)							_				s	s			s	s		s	s		s	s	-					s	S
	XI (221)	_												_			_						MS	_		_	s		s	5
	XII (167a)		_				_	s			s			s	s			s	s	s	s	s	s				_	П	s	S
	XIII (138a)			_	_	_		_			_	_										S	S		i	s			s	5
	XIV (178a)	_	_		s	<u> </u>	_		s	s				s		s	S	s			s	s	s						s	S
	XV (70)	_	_		_	_			_		_		_	_	_	s	s			_		s	S			_			S	s
	XVI (178c)	-	_	s	s	<u>s</u>	s	_S	s	S	_s	S	S	<u>s</u>	<u>s</u>	S	S	s	S	s	s	S	_S	_			_		<u>s</u>	S
	XVII (292)	_	_					_	<u> </u>	_			_		<u>s</u>				S	<u>s</u>	S	S	_S	_			MR		<u>s</u>	S
	XVIII (92)	-1	_				_			_					_			_		_			_		_	_				S
	XIX (264)	_	_	_		_	_	_	_	_	_		MS	_			MS		—	MS			MS			_		s	s	8
	XX (394) XXI (256)					_		_	_		_	_	MR —	_	_	_	MR		_	MR	-	_	MS	_	s	_		s	<u>s</u>	s
	XXI (256) XXII (535)		<u> </u>	-		<u> </u>		_	-	-	_	_	<u> </u>		_	_		_				_	MS	MS —	_			s	S	S
	XXIII (292a)	-	_		_	<u> </u>	MS	_			_	3.50			_				_	_	_	S	<u>s</u>	_	_		_	_	S	s
	XXIV (22a)	-	-1		<u> </u>		112	-	-	MS MS		MS					MS MS		_s 	s	S	S	<u>s</u>	_		_	MR	_	<u>s</u>	S
	XXV (815)	-	<u>s</u>		—	—	-	_		mo	-				-	MS	m8		_	_	s s	s	<u>s</u>	_		_			<u>s</u>	s
	XXVI (816)		s		—		<u> </u>								-1	<u>_</u>		_		_	<u>-</u>	s s	s		_		_	_[s	S

S = sensibleMS = movennement sensible blanc = réaction de résistance MR = moyennement résistant différentielle à l'égard de la rouille orangée. Noronha-Wagner et Bettencourt (1967) purent démontrer que cette résistance était de nature oligogénique dominante et mirent en évidence les gènes qui en étaient responsables. Le C.I.F.C. (Centro de investigação das ferrugens do cafeeiro) fut ainsi à même de publier un tableau de clones différentiels permettant de caractériser ces races (Tableau III) et une carte

TABLEAU IV. — Gènes de résistance des groupes différentiels de Caféier d'Arabie et gènes de virulence des races d'*Hemileia vastatrix* (Extrait de Bettencourt et Carvalho *in* C.R.R.C. Progress Report 1960-1965).

-	1\				_			Géne	otype	pro	bable	des	grou	ipes	de C	. arc	ıbica	en i	onct	ion o	le le	ur sj	pectr	e de	réa	tion	
Races physiologiques de <i>Hemileia vastatrix</i> et numéro de chaque culture type		\	\	\	Facteurs de résistance		849/2 (Matari)	128/2 (Dilla & Alghe)	635/2 (S. 12 Kaffa)	63/1 (Bourbon)	134/4 (S. 12 Kaffa)	87/1 (Geisha)	32/1 (D. K. 1/6)	33/1 (S. 288-23)	110/5 (S. 4 Agaro)	1343/269 (Hybride de Timor)	1006/10 (KP. 532 arbre 31)	87/1 (Geisha) × 33/1 (S. 288-23)	635/3 (S. 12 Kaffa)	34/13 (S. 353 4/5)	32/1 (D. K. 1/6) × 110/5 (S. 4 Agaro)	33/1 (S. 298-23) × 110/5 (S. 4 Agaro)	87/1 (Geisha) × 34/13 (S. 353 4/5)	35/2 (S. 286-7) × 134/4 (S. 12 Kaffa)	33/1 (S. 288-23) × 134/4 (S. 12 Kaffa)	.34/13 (S. 353 4/5) × 110/5 (S. 4 Agaro)	34/13 (S. 353 4/5) × 134/4 (S. 12 Kaffa)
physio numér				1	\		β	α	Υ	E	I	С	D	G	J	R	L	z	w	H	Y	x	v	0	U	т	s
aces		Facteurs de virulence					_	S _H 1		_	S _H 1	S _H 1		\Box			S _H 1	S _H 1	S _H 1				SH1	SH1	SH1		SH1
й	j	II,			1		-	<u> </u>	_				S _H 2	┞	\vdash		S _H 2	-	_	S _{H2}	S _{H2}			S _{H2}		SH2	SHI
	1	de v			-\			_		-		[—	_	S _H 3	_		<u> </u>	S _H 3	 	S _H 3		S _H 3		<u> </u>	S _H 3	—	
		urs			,		\vdash	_	S _H 4		S _H 4	_			S _H 4				S _H 4		S _H 4	S _H 4	┝	S _H 4	SH4	S _H 4	<u> </u>
		acte					_	_	-	S _H 5	_	S _H 5	S _H 5	S _H 5	S _H 5	S _H 5	S _H 5	S _H 5	$S_{H}5$	SH5	S _H 5	S _H 5	S _H 5	S _H 5	Ь.	—i	
		E				\			-		_		_	_		S _H 6	_	_	_		_	_	_	_		-	\vdash
IV (32)	_]_		<u>l</u>	1_	ì	s	_			_			_	_		<u> </u>		_		_		_	\vdash	_		\vdash
II (15)	_				V_{δ}	_	s	_	\Box	s	_		_			-	一				-		_	_	_	_	
XIX (264)	V ₁		_	V			s	s	S	_	s			_					_		_		_	_	_	_	_
III (37)	V ₁	_	_		V5		s	s		s		s													-		
I (22)	_	V2	L	L	V ₅	Γ	S		_	s			s							_							
VII (130a)			V ₃	L	V ₅		s			s				s	_							-					_
XV (70)	_			V4	V ₅		S		s	s					s	_	_										一
XXII (535)	_		L	_	V.	V6	S			S						s		_	_			_			_		Γ.
XVII (292)	V ₁	V ₂	L		V ₅		S	S		s		S	S				s										Γ.
X (137a)	V ₁		_	V.	V ₅		S	S	S	s	s	S			S				s								
VIII (166)		V ₂	V ₃	_	V,	_	S			s			S	s						s			_				Γ.
XXIV (22a)	_	V ₂	Ŀ	V4	V5		S		S	s			S		s						s						Γ
XXV (815)	_	V ₂	L	L	V.	V,	S			S			S			s											Γ.
XXVI (816)	_	_	_	V4	V ₆	٧٠	S		s	8					s	s				_							\Box
XII (167a)	V ₁	V2	V ₃	_	V.		S	s		8		s	s	s			s	s		s			s				
XXIII (292a)	V ₁	V2	_	V.	V ₅		S	s	s	s	s	ş	s		s		S		s		s			s			
XIV (178a)	_	V ₂	V ₃	V.	V,	_	S		s	s			s	S	s					S	s	s				s	S
XVI (178c)	V1	V ₂	V ₃	V.	V ₅	_	s	s	S	s	s	s	s	S	S	_	s	s	S	s	S	s	s	s	s	s	_

 $[\]begin{array}{l} \text{blanc} \ = \ \text{r\'eaction de r\'esistance} \\ S \ = \ \text{sensible, moyennement sensible et moyennement r\'esistant} \end{array}$

de la répartition des races de rouilles (Fig. 1). Il put même proposer, avec certitude pour les clones, en raison des résultats des croisements et, par analogie avec les résultats de Flor (loc. cit.). pour les isolats de rouille, des génomes de résistance et, des génomes de virulence (Tableau IV).

Il apparaît donc qu'il existe entre la rouille orangée et les caféiers cultivés des interactions de type vertical mais, si l'on se souvient de l'échelle de lecture établie par le C.I.F.C., ces interactions ne dénient pas les relations de type horizontal. C'est-à-dire, et cela est vérifié, que des races de rouille de même virulence peuvent avoir une agressivité différente à l'égard d'un clone.

Il faut préciser que cette agressivité est particulièrement faible lorsque la rouille est confrontée au C. canephora.

Qu'en est-il maintenant des interactions entre *H. vastatrix* et les caféiers sauvages diploïdes originaires du centre de l'Afrique ? Si l'on en juge par les essais effectués par le C.I.F.C. et ceux qui furent réalisés au centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire), la situation est différente. Des espèces comme *C. racemosa* Lour., *C. humilis* A. Chev., par exemple, s'avèrent sensibles à toutes les races de rouille orangée et ne réagissent que dans un cadre strictement horizontal, c'est-à-dire que leurs variétés ne présentent que des réactions quantitativement différentes à l'infection.

III — Interactions hôte-parasite dans le cas de la rouille farineuse

Rodrigues (1956) a effectué avec les isolats d'H. coffeicola provenant de Sao Tomé les mêmes essais que ceux que nous venons de relater pour la rouille orangée. Nous avons résumé ses résultats dans le Tableau V. Ils montrent que toutes les variétés de C. arabica qu'il a testées sont sensibles aux échantillons de rouille farineuse en provenance de Sao Tomé. Les essais que nous avons effectués en 1976-1977 en Côte d'Ivoire aboutissent au même résultat, encore que les isolats ivoiriens paraissent moins agressifs. En revanche, nous constatons que les Coffea d'origine centreafricaine : C. canephora Pierre, C. eugenioides S. Moore, etc. (Tableau V), réagissent de façon différentielle à la rouille farineuse. Cette conclusion ressort de l'examen de ce tableau et des résultats obtenus en Côte d'Ivoire avec les C. canephora de la collection du Centre O.R.S.T.O.M. de Man.

Il semble donc que le type d'interactions verticale ou horizontale exprimé par $H.\ coffeicola$ diffère de celui qui caractérise $H.\ vastatrix$. Les relations différentielles lient chacun des parasites avec les espèces qu'il fréquente depuis le plus long temps. Elles sont décelables en effet dans le système $H.\ vastatrix$ - $G.\ arabica$ où elles prédominent, la résistance horizontale du $G.\ arabica$ étant le plus souvent très faible. Dans le système $H.\ vastatrix$ - $G.\ canephora$ elles existent mais sont presque masquées par la résistance horizontale. Enfin, bien que l'on ne puisse proposer d'analyse exhaustive, les résultats partiels obtenus avec les autres espèces de caféiers centreafricains semblent démontrer que les relations qui les unissent à $H.\ vastatrix$ sont, de façon prédominante, de type horizontal.

Si l'on considère à présent le cas de *H. coffeicola* il apparaît, bien que là encore les essais soient trop peu nombreux pour que l'on ait une certitude, que cette rouille a noué des relations de type vertical avec les caféiers originaires du centre de l'Afrique, alors qu'elle ne manifeste que des interactions de type horizontal avec les cultivars de *C. arabica* avec lequel elle n'a été que récemment en contact.

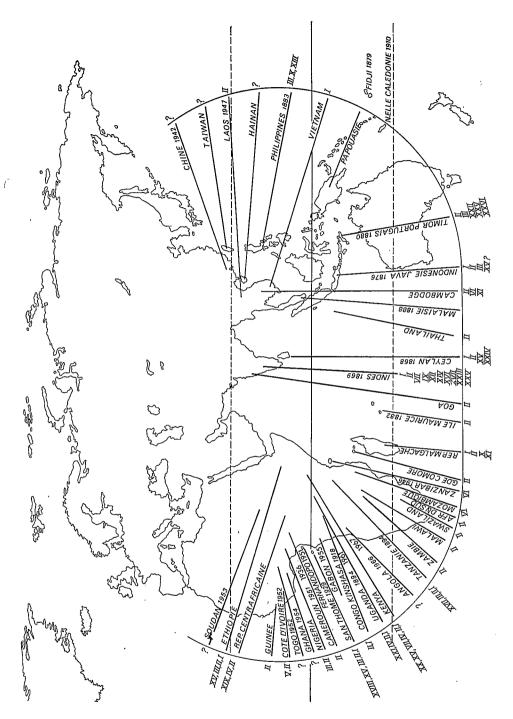
TABLEAU V. — Réactions de divers caféiers infectés artificiellement par H. coffeicola Maubl. Rog. (Adapté de Rodrigues, 1956).

L'échelle de sensibilité ne comprend que 3 degrés : $i=immunité,\ t=tuméfaction$ et s=sensibilité.

Caféier		Réactions		Nbre de plants mis à				
Gareter	i	t	s	mis a l'épreuve				
Coffea arabica L.			155	155				
C. canephora Pierre	9		1	10				
C. robusta Pierre	7	2		9				
C. kleinii Pierre		1		1				
C. eugenioides S. Moore		4	1	5				
C. excelsa Chev.	3	1		4				
C. congensis Froehn,	3	1		4				
G. racemosa Lour.	1			1				
C. ugandae Cram.	2	1		3				
C. aruwimiensis De Wild			1	1				
C. salvatrix Swyn. et Phil.	1			1				
C. abeokutae Cram.	2		2	4				
C. liberica Hiern	5	1	1	7				

IV — LES INTERACTIONS ENTRE LES ROUILLES ET LES POPULATIONS SAUVAGES DE CAFÉIER

Mais une question se pose. Nous avons dit au début de cet exposé que H. vasfatrix avait été à l'origine d'un véritable désastre à Ceylan, puis qu'il vivait au contact des C. arabica éthiopiens depuis la plus haute antiquité. Quelles sont donc les relations qui unissent la rouille orangée au caféier en Ethiopie ? Pour le savoir, il faut faire appel aux résultats obtenus par le C.I.F.C. lorsqu'il caractérisa les types de résistance des clones ramenés d'Ethiopie par une mission de prospection (de Oliveira et Rodrigues, 1959) à l'initiative de la F.A.O., et à ceux qui proviennent des études de Renaud (non publié) à partir des clones récoltés par la mission Halle-Guil-LAUMET en 1966. Tous montrent qu'il existe dans la population naturelle éthiopienne les groupes de résistance E, C, J, I, D. Si l'on se reporte au tableau IV, on constate que ces groupes correspondent aux combinaisons des gènes S_H1, S_H2, S_H4 (que l'on ne trouve qu'en Ethiopie) et S_H5 (qui est présent dans toutes les régions de caféiculture du monde) et que ces gènes sont soit isolés (groupe E) soit groupés par deux (C, D, J, I). Par ailleurs, les races de rouille qui ont été récoltées en Ethiopie (Fig. 1) portent les numéros I, II, III et XV, c'est-à-dire que leur génome déduit de la théorie de Flor (loc. cit.) contient respectivement les gènes de virulence V2 V5, V5, V1 V5 et V₄ V₅. Toutes ces rouilles peuvent infecter les caféiers du groupe E mais, seule la race II ne possède pas de gène de virulence inutile à leur égard. En revanche les



(,

Fig. 1. — Répartition géographique des différentes races de rouille. Les dates correspondant à la première découverte de l'H. vastatrix sont en caractères droits, celles qui sont relatives à la découverte de l'H. coffeicola, en italiques.

M. GOUJON 17

variétés du groupe C supportent uniquement les attaques de la race III, celles du groupe D ne sont sensibles qu'à la race I, celles du groupe J, n'hébergent pas la race XV et celles du groupe I sont entièrement résistantes. Les relevés des prospecteurs démontrent que les pieds sauvages appartenant aux différents groupes de résistance sont intimement mêlés au sein des populations sauvages. Celles-ci représentent donc des mosaïques qui constituent pour les races d'H. vastatrix de véritables labyrinthes dans les méandres desquels se perd une quantité considérable d'inoculum. La rouille ne disparaît pas mais les pertes qu'elle provoque sont très limitées.

Il est possible qu'un tel système d'interactions puisse être mis en évidence en analysant le comportement des caféiers sauvages centre-africains à l'égard d'H. coffeicola. Mais l'étude des relations qui lient la rouille farineuse à ses hôtes n'a encore été qu'ébauchée. Elle se poursuit actuellement au Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, en Côte d'Ivoire.

V - LES MÉCANISMES DE LA VARIATION

Nous avons vu que les deux rouilles des caféiers interagissent de façon complexe avec leurs hôtes. Ce phénomène témoigne d'une longue évolution hôte-parasite et il est logique de se demander quels mécanismes conduisent aux situations actuelles. Dans l'état de nos connaissances l'intervention de la méiose est improbable. On ignore en effet le devenir des sporidies nées des téleutospores d'H. vastatrix et personne, à notre connaissance, n'a décrit de tels organes chez H. coffeicola. Rajendren (1967a, 1967b) et Rajendren et George (1965) ont proposé pour la rouille orangée un cycle sexuel dont l'origine serait l'urédospore, mais leurs articles ont été accueillis avec beaucoup de réserve.

Il semble donc que deux mécanismes puissent expliquer l'apparition de nouvelles races chez les rouilles: la parasexualité et la mutation. La première a pour préliminaire l'hétérocaryose. Elle est réalisée chez les deux rouilles puisque le mycélium qu'elles développent dans les tissus du caféier est dicaryotique, mais ce mycélium n'est pas apte en fait à recevoir des noyaux étrangers. Dans le cas d'H. vastatrix, les thalles naissent, dans la nature, d'urédospores isolées. Ils produisent des sores qui ne deviennent confluents et donc ne permettent les anastomoses que lorsque la feuille tombe à terre (Fig. 2). Dans celui d'H. coffeicola (Fig. 3) l'impossibilité de fusion entre les mycéliums est plus grande encore puisque chaque urédospore donne naissance à un thalle fait d'un seul filament terminé par un suçoir.

Le plus probable est que seule la mutation soit à l'origine de la variation du pouvoir pathogène des rouilles. Cette hypothèse est appuyée par l'extrême stabilité des races et des populations de rouilles. Nous avions installé en Côte d'Ivoire, où n'existe que la race II d'H. vastatrix, un piège à variants en plantant en mélange des clones différentiels résistants à cette race. En l'espace de 10 ans ce piège n'a fonctionné qu'une fois en nous permettant de récolter une rouille de race III sur un clone du groupe C. Je dois préciser d'ailleurs que la race III n'a jamais pu être caractérisée dans ce pays ailleurs que sur cet arbre.

VI — Conclusion

Le comportement des rouilles des caféiers démontre que dans le cas de parasites obligatoires du type des Urédinales, l'évolution naturelle des populations conduit à long terme à l'apparition d'un système de relation de type vertical au sens de

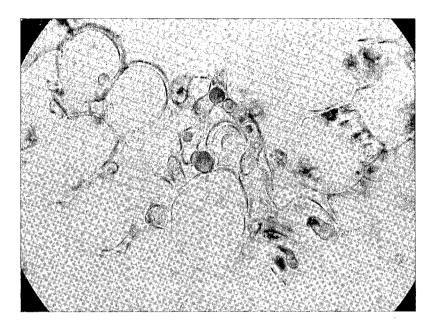


Fig. 2. — Coupe d'une feuille de C. arabica montrant la progression des hyphes intercellulaires d'H. vastatrix dans le parenchyme lacuneux.

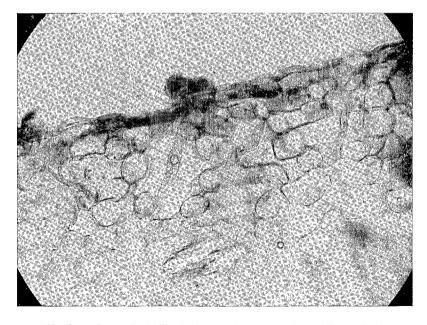


Fig. 3. — Coupe de feuille de C. canephora attaquée par H. coffeicola.

19 M. GOUJON

VANDERPLANK.. Il semble que cela soit vrai pour les deux rouilles mais, compte tenu de la précarité de nos renseignements, la démonstration n'est concluante que pour H. vastatrix. Ceci tend à signifier que les interactions de nature verticale relèvent d'un degré évolutif supérieur. Il convient cependant de préciser que dans le cas des caféiers et de leurs rouilles, la faible variabilité des parasites a pour conséquence une efficacité considérable de la résistance verticale. Rien ne prouve a priori qu'il en soit de même pour d'autres champignons pathogènes et tout spécialement pour ceux qui sont susceptibles de vivre en saprophytes, les recombinaisons génétiques étant plus probables sur un substrat inerte qu'au sein des tissus d'un organisme vivant.

Cependant la réussite en matière de lutte antiparasitaire que constitue la mosaïque d'individus formant les populations de C. arabica en Ethiopie démontre que la résistance verticale peut être indéfiniment efficace, même dans le cas de plantes pérennes. On sait depuis longtemps que son utilisation est possible par la création de variétés multilignées mais elle l'est également par celle de, variétés mosaïques, à condition bien sûr que ces dernières soient suffisamment homogènes en ce qui concerne les dates de maturation et les principales constantes agronomiques.

BIBLIOGRAPHIE

CICCARONE (A.), 1940. — Considerazioni sulla presenza e sul comportamento della ruggine dell caffé (H. v. B. et Br.) in alcune regioni del Galla e Sidama. Agric. col., 34, 3, 112-115.

Coffee Rusts Research Center Progress Report 1960/65, Oeiras, miméographié, 144 p.

Coste (R.), 1955. — Les caféiers et les cafés dans le monde. Larose, Paris, T.Í, 382 p. DIEHL (W. W.), 1955. — Solving the Puerto Rican coffee-rust mystery. Chronica Botanica, 9 p. FLOR (H. H.), 1955. — Host parasite interaction in flax rust, its genetics and other implications. Phytopath., 45, 680-685.

MAUBLANC (A.) et ROGER (L.), 1934. — Une nouvelle rouille du caféier au Cameroun. C. R. Acad. Sci., Paris, 198, 11, 1069-1070.

NORONHA-WAGNER (M.) et BETTENCOURT (A. J.), 1967. — Genetic study of the resistance of Coffea sp. to leaf rust. I. Identification and behavior of four factors conditioning disease reaction in Coffea arabica L. to twelve physiologic races of Hemileia vastatrix. Can. Jour. Bot., 45, 2012-2031.

OLIVEIRA (BRANQUINHO de), 1954. — As ferrugens do cafeeiro. Revista do Café Portugues, 1,

OLIVEIRA (BRANQUINHO de) et RODRIGUES (C. J. Jr), 1959. — Progress report to Ethiopia. Garcia de Orta, 7, 2, 279-292.

OLIVEIRA (BRANQUINHO de) et RODRIGUES (C. J. Jr), 1960. — A survey of the problem of coffee rusts, 68 p. II. Screening for resistance to Hemileia vastatrix on Coffea arabica. Junta de Exportação do café, 46 p., ronéotypé.

Person (C.), 1959. — Gene-for-gene relationship in host-parasite system. Can. Journ. Bot., 37, 1101-1130.

Person (C.), 1966. — Genetic polymorphism in parasitic systems. *Nature*, Lond., 212, 266-267. RAJENDREN (R. B.), 1967 a. — A new type of nuclear life cycle in Hemileia vastatrix. Mycologia,

59, 2, 279-294. RAJENDREN (R. B.), 1967 b. — Atypical and typical germination of uredinoid teliospores of Hemileia vastatrix. Mycologia, 59, 5, 918-921.

RAJENDREN (R. B.) et George (K.), 1965. — Abnormal development of uredia in Hemileia vastatrix. Trans. Brit. Myc. Soc., 48, 2, 265-268.

Rodrigues (C. J. Jr), 1956. — Nota sobre a resistência de algumas especies de Coffea à Hemileia coffeicola Maubl. et Rog. Revista do Café Portugues, 3, 12, 48-71.

Wellman (F. L.), 1970 a. — Announcement of coffee rust in Brazil. Pl. dis. Reptr., 54, 355. Wellman (F. L.), 1970 b. — The rust Hemileia vastatrix now firmly established on coffee in

Brazil. Pl. dis. Reptr., 54, 539-541.

Vanderplank (J. E.), 1968. — Disease resistance un plants. Academic Press, New-York et Londres, 206 p.

Ward (H. M.), 1882. — Researches on the life-history of H. vastatrix, the fungus of the "coffee leaf disease". Journ. Linnean Soc. (Botany), 19, 299-335.

BULLETIN

DE LA



SOCIÉTÉ BOTANIQUE

DE FRANCE

Tome 126

ACTUALITÉS BOTANIQUES

1979 - 4

LES RELATIONS HÔTE-PARASITE

EXTRAIT



O.R.S.T.O.W. Funds Documentaire

1º: 902 ex1

pte : B