

# CONSIDÉRATIONS A PROPOS DE LA RÉSISTANCE DES PLANTES

## LE CAS PARTICULIER DES CAFÉIERS ATTAQUÉS PAR LES ROUILLES ORANGÉE ET FARINEUSE

M. GOUJON

*Maitre de recherches de l'ORSTOM  
Centre ORSTOM d'Adiopodoumé*

### INTRODUCTION

Longtemps ignorées, les relations qui lient le parasite à son hôte ont fait l'objet de nombreuses études depuis le début du siècle. Le développement des travaux qui concernent l'hérédité de la résistance chez l'hôte et de la virulence chez le parasite n'a été possible en effet qu'après la redécouverte des documents de MENDEL et l'essor des recherches génétiques. Le pionnier en la matière fut BIFFEN en 1905, qui, étudiant les produits issus du croisement de deux variétés de blé sensibles à la rouille jaune (Red King et Michigan Bronze) avec une variété résistante (Rivet), constata que la ségrégation de la résistance en  $F_2$  était de 1 pour 3 et en déduisit l'existence d'un gène récessif qui était capable de s'opposer à la prolifération de la rouille et pour lequel Rivet était homozygote.

Simultanément, WARD (1902), qui devait consacrer l'essentiel de ses travaux à la rouille du caféier et dont nous aurons de ce fait à citer fréquemment les publications, s'attachait à l'étude de la rouille du brome. Constatant la variabilité extrême de la virulence de ce parasite, il concluait à l'existence d'espèces pont (bridging host). D'après lui, l'agent pathogène est influencé par le substrat vivant sur lequel il se développe, au point de modifier progressivement sa virulence et son agressivité et de s'adapter ainsi aux cultivars les moins sensibles.

Comme il était évident que toute sélection de variété momentanément immune devait aboutir à un échec si les théories de WARD étaient exactes, il s'ensuivit un retard considérable dans le développement des recherches portant sur la résistance génétique. Cependant, les progrès réalisés dans le domaine de la recherche désintéressée devaient rapidement mettre en évidence les caractéristiques sexuelles et héréditaires des champignons (FINCHAM et DAY, 1963 ; ESSER et KUENEN, 1967) et devaient montrer que de très nombreux caractères étaient capables de ségréger selon les lois de MENDEL. Ces études faisaient suite à de multiples observations permettant de préciser le comportement sexuel de ces organismes. Il est en effet évident que les modalités de la variabilité héréditaire conditionnent le devenir physiologique de chaque espèce, car la fréquence et l'importance des variations diffèrent selon qu'interviennent les lois classiques de la reproduction, celles de l'hétérocaryose ou celles encore très mal connues de la parasexualité.

Comme le souligne ALLARD (1966), l'unité de ségrégation dans le cas de l'hétérocaryose est le noyau ; dans celui de la parasexualité, c'est le chromosome et lorsque se produisent des « crossing-over » mitotiques, le gène ; dans le cas de la sexualité, enfin, c'est le gène. La différence essentielle

qui oppose la parasexualité à la sexualité vraie ne réside donc en théorie que dans l'absence de régularité des phénomènes qui conduisent à la ségrégation chez la première et le caractère automatique de la méiose chez la seconde.

Cette introduction montre l'importance des phénomènes qui conduisent à la ségrégation des caractères en général et à celle des caractères qui régissent la virulence et la résistance en ce qui concerne notre propos. Une étude sérieuse des interventions hôte-parasite doit donc obligatoirement comprendre *a priori* deux volets, dont le premier concerne l'hérédité chez l'hôte et le second l'hérédité chez le parasite.

De multiples observations prouvent par ailleurs l'intervention de facteurs autres que ceux qui caractérisent les protagonistes. C'est ainsi que l'on constate que, selon la température, des tabacs auxquels le virus de la mosaïque a été inoculé manifestent une infection systémique ou des phénomènes d'hypersensibilité. C'est ainsi également que les caféiers se montrent résistants, à basse température, à des races de rouille auxquelles ils sont normalement sensibles. Un troisième volet

complète donc le triptyque, c'est celui de l'environnement.

Enfin, si l'on en croit VAN DER PLANK (1968), l'environnement n'est pas purement physique. Il suffit pour s'en convaincre de rappeler l'exemple qui, parmi ceux qu'il propose, est le plus représentatif : celui du blé de printemps canadien. Ce blé réinfecté chaque année par des urédospores de *Puccinia graminis* formées sur les blés d'hiver texans et mexicains n'est résistant que dans la mesure où les gènes qui assurent cette résistance sont absents du Mexique et du Texas. Si les blés de ces régions portent des facteurs de résistance identique aux siens, les urédospores qu'ils libèrent sont virulentes à son égard et l'épiphytie est inévitable.

Nous sommes donc amenés à conclure que l'évolution des relations qui unissent un hôte à son parasite dépendent de plusieurs paramètres, qui sont, pour l'essentiel, le génome de l'hôte, celui de son parasite, la possibilité d'intervention d'hôtes résistants ou sensibles capables de porter des races virulentes ou avirulentes à son égard et les caractéristiques du milieu dans lequel il se développe.

## GÉNÉRALITÉS

Notre propos est de faire le point en ce qui concerne les études portant sur la résistance du caféier à la rouille. Nous venons de voir que les relations qui unissent un hôte à un parasite dépendent de la structure génétique des protagonistes, de l'environnement et de l'intervention de parasites portés par d'autres hôtes de génome identique ou différent. Quelques définitions sont indispensables au départ. Nous les emprunterons à VAN DER PLANK (1968).

Lorsqu'un parasite attaque une plante, il est dit **virulent** à son égard et la gravité des lésions subies par l'hôte mesure son **agressivité**. Considérons le comportement d'une population de **racés** appartenant à la même espèce de parasite. Deux situations sont possibles : ou bien toutes les races sont virulentes pour toutes les variétés d'un hôte et la résistance de ces variétés ne se traduit que par des variations de l'agressivité du parasite ; ou bien chaque race, virulente pour certaines variétés de l'hôte, est incapable de végéter sur les autres et la résistance est différentielle, certaines plantes étant sensibles et d'autres immunes ou très faiblement attaquées. Dans le premier cas, la résistance est dite **horizontale** et l'expérience prouve qu'elle résulte généralement de l'intervention de nombreux gènes, dans le second elle est dite **verticale** et s'avère

le plus souvent de nature oligogénique. Alors que les exemples de résistance uniquement horizontale sont fréquents, la résistance verticale s'accompagne toujours de résistance horizontale, car l'agressivité d'un parasite n'est jamais totale.

La résistance verticale est commandée par un gène relativement facile à introduire par croisement dans une variété intéressante et, de plus, elle se traduit par l'immunité ou l'hypersensibilité de la plante à l'égard du parasite. Elle paraît donc, de prime abord, beaucoup plus intéressante que la résistance horizontale, toujours imparfaite et que le sélectionneur ne peut manier facilement en raison de son support polygénique. Cependant, l'utilisation de ce type de résistance a fréquemment conduit à des désastres. Pour ne citer qu'un exemple, la variété de pomme de terre Kennebec protégée du *Phytophthora infestans* par le gène  $R_1$  depuis 1948 devait s'avérer pleinement sensible au **blight** en 1955 (STEVENSON *et al.*, 1955). Il apparaît donc que le parasite est capable de s'adapter à son hôte comme l'affirmait WARD (1902). Cependant, contrairement à ce que pensait cet auteur, cette adaptation n'est pas physiologique. Elle résulte de ce que VAN DER PLANK (1968) nomme l'**homéostasie génétique** et que l'on peut définir comme suit : quand un hôte résistant apparaît et qu'il est cultivé en quantité

O. R. S. T. O. M.  
309

18 FEV. 1972

Collection de Référence

n° 5238

importante, il exerce sur le parasite une pression qui se traduit par la sélection de mutants virulents. Lorsqu'il disparaît, ces mutants, désavantagés par les gènes inutiles dont ils sont dotés, disparaissent à leur tour.

Un équilibre existe donc entre la population de l'hôte et celle du parasite et tout décalage entraîne une modification de cet équilibre. C'est ainsi que la définition de VAN DER PLANK peut être inversée et que l'on peut considérer que la pression exercée par le parasite sur l'hôte a des effets identiques à ceux que nous venons de citer. Il suffit pour se convaincre de ce fait de relater l'exemple du maïs en Afrique. Laissée plusieurs siècles à l'écart de la rouille (*Puccinia polysora*), cette plante a perdu tous ses gènes de résistance et l'introduction en 1950 du *P. polysora* s'est traduite par une vague de destruction qui n'a épargné que quelques pieds. Les anciens gènes qui permettaient la végétation du maïs en présence d'un parasite ancestral (la rouille comme la plante sont originaires d'Amérique du Sud) s'étaient dilués en raison de l'absence prolongée de confrontation.

Nous aboutissons donc à une conclusion que l'on peut résumer en termes finalistes : les gènes de virulence sont suscités par les gènes de résistance et inversement. Dans ces conditions, la moindre modification du génome du parasite doit se traduire par une modification de celui de l'hôte et inversement. Nous sommes donc amenés à admettre que chaque mutant résistant a un correspondant virulent chez le parasite et par suite qu'à chaque gène de virulence correspond un gène de résistance. Ceci nous conduit logiquement à construire une théorie d'après laquelle les gènes parasitaires correspondent nombre pour nombre aux gènes de résistance, et par là même à adopter les idées de FLOR (1932) qui le premier imagina le « **gene for gene system** ».

D'après cet auteur, qui étudia essentiellement les interactions *Melampsora lini-Linum usitatissimum*, l'agent pathogène exerce sur la plante, ou la plante sur l'agent pathogène, une action qui se traduit par l'apparition alternative de gènes de virulence et de résistance ou de résistance et de virulence. Dans le contexte du lin et de sa rouille, FLOR devait aboutir à la découverte de gènes de virulence récessifs correspondant à des gènes de résistance dominants.

Appliquées à d'autres cas de résistance verticale, PERSON en a répertorié treize en 1966, les théories de FLOR vérifiées par l'analyse génétique de la

descendance de l'hôte et du parasite devaient montrer l'universalité d'un système difficile à concevoir *a priori* et dont les points essentiels sont les suivants.

A chacun des gènes de résistance de l'hôte, qui sont généralement dominants, correspond chez le parasite un gène de virulence récessif. Les gènes de résistance assurent l'immunité à l'égard de toutes les races à l'exception de celles qui portent le gène de virulence qui leur correspond. Ces gènes sont donc, en fait, des facteurs de sensibilité exclusive et cela explique le symbole  $S_H$  que l'on utilise pour désigner ceux qui interviennent dans la résistance du caféier à la rouille orangée.  $S_{H1}$  par exemple entraîne la sensibilité aux races d'*Hemileia vastatrix* dotées du gène  $V_1$  et par suite la résistance à toutes les autres (NORONHA-WAGNER et BETTENCOURT, 1967).

1) Pourquoi des gènes de sensibilité exclusive et non des gènes de résistance ?

Pour le savoir, confrontons trois variétés théoriques avec quatre races d'un parasite imaginaire et supposons que cette confrontation permette d'établir le tableau I.

TABLEAU I

Races	Variétés		
	A	B	C
1	S		
2	S	S	
3	S		S
4	S	S	S

Les blancs correspondent aux réactions de résistance et le signe S indique la sensibilité.

Attribuons des gènes à ces variétés et à ces races en considérant la sensibilité (tableau II) et la résistance (tableau III).

TABLEAU II

Races	Variétés		
	A O	B $S_2$	C $S_3$
1 O	S		
2 $V_2$	S	S	
3 $V_3$	S		S
4 $V_2 + V_3$	S	S	S

TABLEAU III

Races	Variétés	A	B	C
		O	$R_1 + R_3$	$R_1 + R_2$
1	$V_1$	S		
2	$V_2$	S	S	
3	$V_3$	S		S
4	$V_1 + V_2 + V_3$	S	S	S

Supposons que l'étude de la descendance de C ne montre aucune ségrégation des gènes de résistance, le gène  $R_1$  devient inutile dans le cas de cette variété et l'on admet que  $R_2$  assure la résistance aux races 1 et 2. Si, de plus, on constate une ségrégation avec apparition dans la descendance de B de variétés B' et B'' caractérisées par un seul des gènes de résistance supposés, on obtient les tableaux IV et V.

TABLEAU IV

Races	Variétés	A	B'	B''	B	C
		O	$S_1$	$S_2$	$S_1 + S_2$	$S_3$
1	$V_1$	S	S			
2	$V_1 + V_2$	S	S	S	S	
3	$V_2 + V_3$	S		S		S
4	$V_1 + V_2 + V_3$	S	S	S	S	S

TABLEAU V

Races	Variétés	A	B'	B''	B	C
		O	$R_3$	$R_1$	$R_1 + R_3$	$R_2$
1	$V_1$	S	S			
2	$V_2$	S	S	S	S	
3	$V_3$	S		S		S
4	$V_1 + V_2 + V_3$	S	S	S	S	S

Il apparaît donc que l'utilisation des gènes de résistance et celle des gènes de sensibilité exclusive conduisent à attribuer des génomes identiques aux deux variétés mises à l'épreuve. Si celle des gènes de sensibilité a été préférée, c'est, de toute évidence, parce qu'elle permet, en début d'étude, une simplicité plus grande d'écriture et que la correspondance des facteurs de virulence et de résistance est moins évidente que celle des facteurs de virulence

et de sensibilité. (Il faut par exemple être au fait de la double résistance due à  $R_2$  pour comprendre l'absence de virulence de 1 à l'égard de C, alors qu'il est clair que  $S_3$  protège cette variété de toutes les races dépourvues de  $V_3$ .)

2) Pourquoi des gènes de sensibilité exclusive toujours dominants ?

Cette absence apparente de facteur récessif peut être due au fait que l'hétérozygotie est fréquente dans la nature et que les chances de mettre à l'épreuve une variété homozygote récessive sont réduites (RIZET, communication personnelle). A l'appui de cette hypothèse, on peut noter que la plupart des clones différentiels utilisés à Oeiras sont hétérozygotes pour les caractères de résistance et que ceux qui sont homozygotes le sont soit pour des gènes tels que  $S_{H5}$  qui, nous le verrons plus loin, sont favorisés, soit à la suite de croisements artificiellement réalisés. Une autre raison de l'absence de gène récessif peut être due à la sélection que subit la population de plantes hôtes en présence du parasite. L'apparition d'un nouveau gène de virulence chez le pathogène favorise les plantes hôtes chez lesquelles apparaît le gène de résistance correspondant, aux dépens du reste de la population. La probabilité d'une double mutation récessive (quadruple chez le caféier d'Arabie tétraploïde) étant infime, il paraît évident que seuls les gènes dominants sont exempts de la sélection due à la pression du parasite.

3) Pourquoi la correspondance : un gène de virulence-un gène de résistance ?

Comme nous l'avons déjà dit plus haut, elle découle de l'interaction hôte-parasite. Si l'on admet la pression alternative de l'hôte sur le parasite et du parasite sur l'hôte, la plus minime des mutations chez l'un des protagonistes entraîne une transformation de même nature chez l'autre. C'est-à-dire qu'à chaque modification d'un des loci du champignon ou de la plante correspond une modification équivalente d'un des loci de la plante ou du champignon. Cependant, cette règle, si elle est cohérente pour le mathématicien, ne l'est pas forcément pour le biologiste et rien ne prouve *a priori* qu'une variation de la physiologie de l'hôte, aussi réduite qu'elle soit, ne provoque pas l'installation d'une résistance qui exige, pour être surmontée, une série de mutations chez le parasite.

En d'autres termes, s'il est possible que, dans la plupart des cas, en raison d'une sélection continue, un gène de virulence corresponde à un gène de résistance et inversement, il ne s'agit certainement pas là d'une règle absolue. Par ailleurs, le crible utilisé par les auteurs du « **gene for gene system** » masque peut-être les liaisons du type un gène-plusieurs gènes. Si nous reprenons l'exemple théorique de notre premier paragraphe, nous constatons, en effet, que le gène  $S_3$  est responsable de la sensibilité exclusive aux races dotées du facteur  $V_3$ , mais que, si nous baptisons ce gène  $R_2$ , il entraîne la résistance aux facteurs  $V_1$  et  $V_2$ .

#### 4) Pourquoi des gènes de virulence récessifs ?

Le raisonnement que nous avons appliqué aux gènes de résistance le plus souvent dominants, encore que le premier découvert chez le blé par BIFFEN (1905) soit récessif, devrait pouvoir être utilisé pour les gènes de virulence. Cependant, les champignons sont différents des plantes supérieures, car leur mycélium, le plus souvent haploïde, permet aux facteurs récessifs aussi bien qu'aux facteurs dominants de se manifester. Dans le cas particulier des rouilles, les thalles peuvent être de deux types. Si le parasite est hétéroxène, ils sont dicaryotiques sur l'hôte urédien et haploïdes sur l'hôte écidien. S'il est autoxène, les deux types mycéliens se développent sur le même hôte. Le *Melampsora lini*, qui est à l'origine du « **gene for gene system** », est une rouille autoxène capable d'accomplir son cycle vital sur le lin. Sa variabilité dépend essentiellement des ségrégations qui s'effectuent au cours de la méiose dans le promycélium et c'est la virulence du mycélium haploïde né des sporidies qui conditionne l'apparition des nouvelles races. Au niveau de ce mycélium, les gènes récessifs s'expriment aussi bien que les dominants, si bien que les hôtes résistants éliminent systématiquement tous les thalles haploïdes avirulents (dominants ou récessifs). Comme les hôtes sensibles sont peu favorables au développement des parasites porteurs de gènes de virulence inutile, c'est à partir des variétés résistantes que doivent être disséminées les nouvelles races capables de triompher de cette résistance. Cependant, le *M. lini* est hétérothallique (ALLEN, 1934) et la formation des urédospores dicaryotiques qui vont assurer sa dissémination fait donc intervenir deux thalles haploïdes contenant deux types de noyaux différents par le signe et sans doute par de nombreux autres caractères. Les chances

pour que les deux noyaux du dicaryon soient porteurs du même allèle récessif commandant la virulence sont donc beaucoup plus réduites que celles de trouver un facteur dominant dans l'un des deux noyaux. Il semble donc qu'à de rares exceptions près (ALLARD, 1968) la virulence soit biologiquement liée à la récessivité, encore que nous concevions mal pour quelle raison.

Une hypothèse peut cependant être avancée. Elle découle d'une idée de VAN DER PLANK et d'une constatation faite par de nombreux généticiens.

Dans un cadre vertical, la résistance se traduit généralement par le phénomène d'hypersensibilité. D'après VAN DER PLANK, ce phénomène traduit une agressivité excessive du parasite pour la plante-hôte, et le mutant virulent qui ne provoque pas la mort immédiate des cellules dans lesquelles il pénètre est en fait un mutant « par défaut » qui a perdu une partie de son arsenal pathogène. Or, on sait que la plupart des mutants récessifs se caractérisent par la perte d'une fonction (altérations enzymatiques multiples conduisant à un type mutant pour la coloration de l'œil de la drosophile pour ne citer que cet exemple) et il semble logique de penser que si la virulence naît d'une incapacité, elle ne peut, dans la plupart des cas, qu'être récessive.

Pour terminer ce bref exposé sur la résistance en général, il n'est peut-être pas inutile de souligner quelques points moins théoriques.

En premier lieu, l'étude de la résistance n'est possible que si l'on a les moyens de l'évaluer. Cela implique que l'expérimentateur utilise un protocole d'infection fidèle et qu'il a établi une échelle des réactions de l'hôte permettant de le classer, en fonction des lésions qu'il porte, soit comme sensible, soit comme résistant. Il convient donc avant toute recherche de posséder une connaissance suffisante de la physiologie du parasite et de ses effets pathogènes.

Par ailleurs, aucune conclusion de nature génétique ne pourra être sérieusement étayée, au moins en ce qui concerne la virulence dans l'ignorance du cycle du parasite. Nous pensons donc qu'il est nécessaire, encore que SACCAS (1971) ait récemment publié une étude exhaustive à ce sujet, de rappeler brièvement les caractéristiques essentielles des rouilles du genre *Hemileia* avant d'aborder l'étude de la résistance du caféier à l'égard de ce champignon.

# BIOLOGIE DES ROUILLES DU CAFÉIER

## ORIGINE GÉOGRAPHIQUE ET EXTENSION

C'est en 1868 à Ceylan que fut signalée pour la première fois la rouille orangée du caféier et que BERKELEY et BROOME décrivent le champignon responsable de la maladie auquel ils donnèrent le nom d'*Hemileia vastatrix*. D'après WARD (1882), qui devait consacrer l'essentiel de ses travaux à ce parasite, l'épiphytie due à la rouille était provoquée par l'adaptation au caféier d'une urédinale jusqu'à spécifique d'hôtes sauvages existants dans l'île. Cette hypothèse fut rapidement infirmée par de nombreux auteurs (WELLMAN, 1955), qui établirent que le *H. vastatrix* était présent sur le continent africain bien avant d'apparaître à Ceylan. CICCARONE (1940), en particulier, prouva que le parasite était connu depuis la plus haute antiquité par les Abyssins dont les dialectes les plus anciens, tels que l'Amharic, possèdent des vocables particuliers pour désigner ses attaques. Ces auteurs montrèrent que la rouille, probablement née en Ethiopie comme le caféier d'Arabie, s'était répandue dans le centre de l'Afrique en suivant les forêts galeries qui bordent les fleuves et en s'adaptant, chemin faisant, à diverses espèces de caféiers sauvages. Par la suite, transportée par l'homme, elle devait gagner Ceylan, puis, très rapidement, la plupart des régions de caféiculture du globe à l'exception de la zone intertropicale américaine, où sa présence ne fut signalée qu'en 1970 (WELLMAN, 1970 a), mais où elle est déjà répandue sur le territoire de plusieurs Etats (WELLMAN, 1970 b). Si l'on fait abstraction de Porto Rico où elle fut introduite en 1903, mais où des mesures phytosanitaires draconiennes permirent son éradication (DIEHL, 1955), la rouille orangée provoqua sur son passage de véritables désastres économiques. C'est ainsi, par exemple, qu'elle entraîna l'abandon total de la culture du caféier aux Philippines en moins de cinq ans, qu'elle fit baisser de moitié la production de café des Indes en dix ans et qu'elle fut responsable de la reconversion des deux tiers des planteurs de Java (WELLMAN, 1955). Ceci implique que, partout où la rouille eut l'occasion d'intervenir, elle attaqua sans distinction tous les caféiers d'Arabie cultivés et que l'on peut s'attendre à de très graves mécomptes au Nouveau Monde.

Dans son pays d'origine, l'Ethiopie, le *H. vastatrix* n'est cependant pas un obstacle absolu à la culture de cette plante et un certain équilibre paraît s'être établi entre le parasite et son hôte. Cet état de chose peut s'expliquer de deux façons : ou bien

l'écologie des régions caféicoles éthiopiennes convient peu au développement de la rouille orangée, ou bien la sélection naturelle a provoqué l'apparition de variétés de caféiers résistantes ou partiellement résistantes.

L'écologie joue certainement un rôle non négligeable. Les planteurs se sont rendu compte, eux-mêmes, dans toutes les régions de culture où sévit la rouille, que les caféières implantées en altitude résistaient mieux aux attaques que celles qui sont situées dans les zones basses (DAVID, 1928). Cependant, c'est aussi un fait d'observation que certains plants éthiopiens ou indiens résistent au moins partiellement à la rouille (MAYNE, 1932 a, etc...). La localisation géographique des clones résistants s'explique très bien. On sait, en effet, que le caféier d'Arabie est originaire d'Ethiopie et que les Indes sont le seul pays, si l'on excepte l'île Bourbon et l'île Maurice, où il ait été introduit directement. Partout ailleurs, les plants mis en culture descendent d'un unique arbuste envoyé en 1706 au Jardin Botanique d'Amsterdam par les autorités des Indes néerlandaises (COSTE, 1955) et de ce fait ne présentent qu'une très faible variabilité génétique. Il apparaît donc que les cultivars du Nouveau Monde issus de ce caféier néerlandais doivent porter une quantité limitée de gènes de résistance. Comme ces plantes se sont reproduites en l'absence de la rouille pendant plusieurs siècles, il est probable, par ailleurs, que les facteurs de résistance éventuels dont elles étaient dotées ont été contre sélectionnés et que la plupart doivent être universellement sensibles. Malgré l'importance de la culture du caféier en Amérique du sud, cette région doit donc être très pauvre en géniteurs capables de résister à l'*H. vastatrix* et la source la mieux approvisionnée en variétés résistantes est vraisemblablement l'Ethiopie.

Le second *Hemileia* capable de s'attaquer au caféier (*H. coffeicola* MAUBL. et ROG.) a été rencontré pour la première fois en 1934 au Cameroun par MAUBLANC et ROGER (1934) qui devaient le décrire et le baptiser. Sa distribution géographique, bien qu'assez étendue, paraît plus limitée que celle de la rouille orangée. On ne l'a signalé, en effet, qu'au Cameroun (ROGER et MAUBLANC 1934), à São Tomé (1938), à Fernando Po (1951) (RODRIGUES Jr, 1956), en Angola (1967) et en République Centrafricaine (SACCAS, 1949). Cependant, on ne peut exclure la possibilité que ce para-

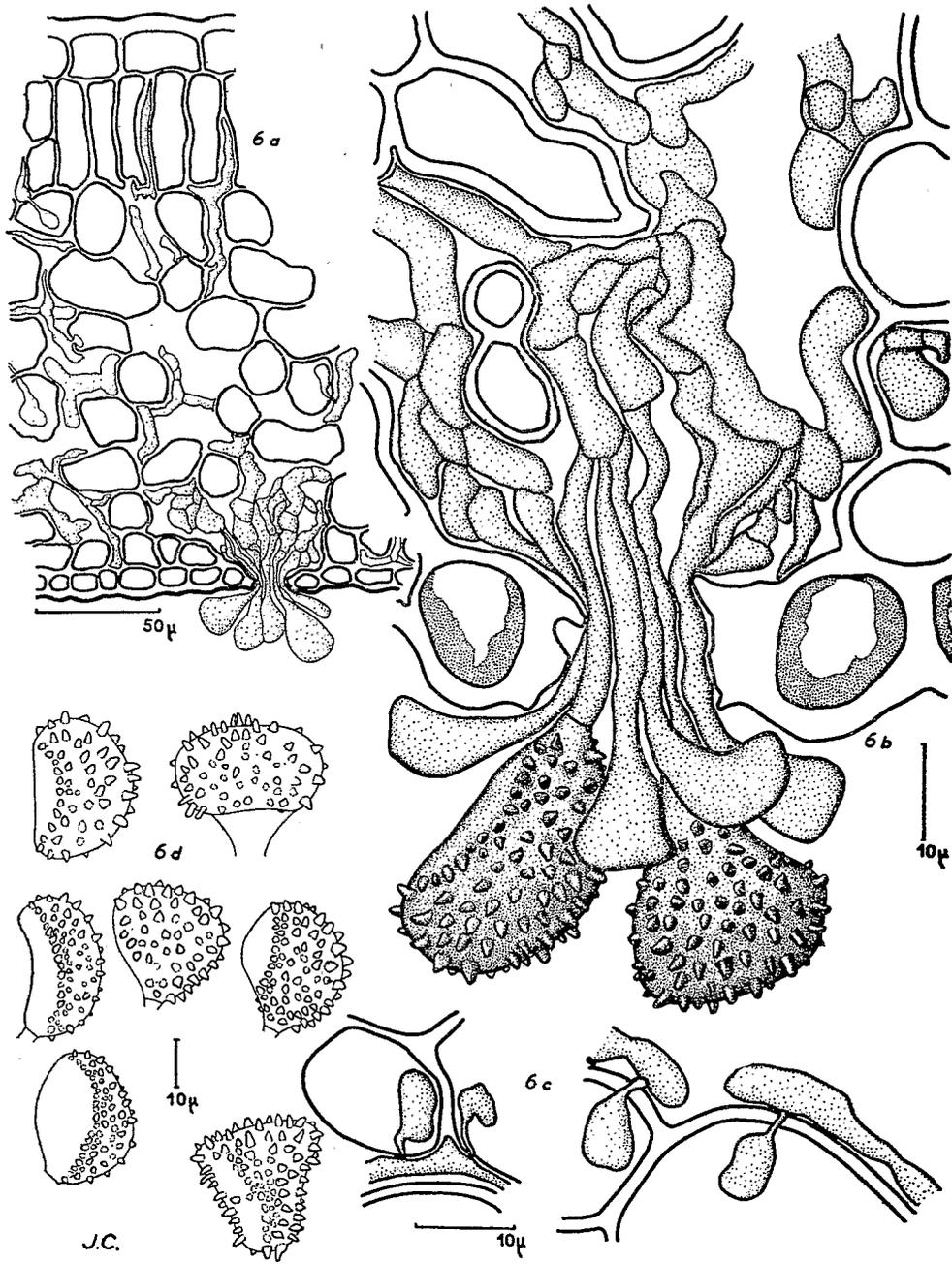


Fig. 1. — *Hemileia vastatrix* Berk. et Br. a : coupe transversale dans un limbe parasité ; b : coupe au niveau d'un stomate ; c : suçoirs ; d : urédospores (Tiré de CHEVAUGEON, 1956.)

site, responsable de la rouille farineuse, ait été souvent confondu avec le *H. vastatrix* auquel il ressemble beaucoup. De ce fait, il se peut que l'existence du *H. coffeicola* soit plus ancienne que ne le laissent supposer les publications qui le concernent et que son aire géographique soit plus étendue que celle qu'on lui attribue. Tout porte à croire qu'il est originaire de l'Afrique de l'Ouest et qu'il n'a

pas encore atteint les pays de cultures traditionnelles du caféier d'Arabie. Il aurait aisément été décelé dans ces dernières régions car, d'après les travaux effectués par RODRIGUES (1956), tous les *Coffea arabica* mis à l'épreuve sont sensibles à ses attaques et son adaptation aux altitudes élevées lui permet de se manifester dans des zones où ne sévit pas le *H. vastatrix*.

## DESCRIPTION ET PHYSIOLOGIE DES ROUILLES DU CAFÉIER

Les attaques de l'*H. vastatrix* débutent par l'apparition de petites taches translucides (flecks) sur les feuilles des arbustes infectés. Ces taches, dont le diamètre s'accroît progressivement, jaunissent et, après quelques jours, se forment, sur la face inférieure du limbe, de petits groupes de corps granuleux de couleur orangé rouge, faits d'un grand nombre d'urédospores étroitement serrées les unes contre les autres. Ces sores naissent d'abord au centre de la tache, puis envahissent sa périphérie, tandis que les tissus de la feuille se nécrosent et brunissent. Chacun d'entre eux est capable d'après WARD (1882) de libérer environ 150.000 urédospores et demeure productif une vingtaine de jours environ. Les feuilles atteintes finissent par se détacher et une attaque sévère se traduit par une défoliation totale des arbres. Lorsque de tels dégâts se répètent, ils peuvent entraîner en trois ans la mort du caféier (WELLMAN, 1955).

En coupe, les feuilles attaquées par la rouille orangée présentent un mycélium intercellulaire particulièrement abondant dans le parenchyme lacuneux. Les hyphes émettent de fins filaments qui percent les parois cellulaires et se gonflent à leurs extrémités pour former des haustoria ovoïdes ou pyriformes. Elles se ramifient uniquement au niveau des espaces intercellulaires et, en particulier, au niveau des chambres sous-stomatiques. Elles s'y rassemblent pour édifier une touffe qui croît jusqu'au contact des cellules de garde, force l'ouverture du stomate et forme à son extrémité une masse d'urédospores (WARD, 1882). Celles-ci, serrées les unes contre les autres, sont grossièrement disposées comme des quartiers d'orange (fig. 1). Leurs faces, au contact, sont lisses alors que leur région dorsale libre se recouvre de petites excroissances verruqueuses, développées à partir de l'exospore. Leur couleur orangée provient de la présence dans leur protoplasme de nombreuses gouttelettes huileuses fortement colorées (lipochromes) (ROGER, 1951). Lorsque la tache a cessé de s'étendre et que l'émission des urédospores se termine, les téléutospores peuvent apparaître dans des conditions encore mal précisées. Elles naissent sur les mêmes têtes sporifères que les urédospores, mais si le début de leur formation est analogue, elles ne

développent pas les apicules caractéristiques de ces dernières et affectent à maturité une forme de toupie.

La germination des urédospores ne peut s'effectuer qu'au contact de l'eau en phase liquide. Elle est optimale pour une température de 22° C et ne se produit pas au-dessus de 33° C. Enfin, une lumière violente l'inhibe en grande partie (RAZAFINDRAMAMBA, 1958). Elle se traduit par l'apparition de deux à cinq, généralement trois, filaments germinatifs digités qui naissent en des points équidistants, soit en perçant l'exospore (WARD, 1882), soit en la traversant au niveau de pores préexistants (ROGER, 1951). Les filaments germinatifs se caractérisent par leur très mince membrane cellulosique, leur parcours sinueux et l'absence de toute ramification. Après une phase d'élongation de durée variable, ils se dilatent, généralement au voisinage de l'apex et forment des vésicules ovoïdes ou pyriformes : les appressoria. Ces derniers, lorsque les urédospores sont mises en germination sur un substrat inerte tel qu'une lame de verre, se forment en des points quelconques. En revanche, quand les filaments germinatifs croissent au contact de la face inférieure du limbe des feuilles du caféier, les appressoria, en raison d'un déterminisme que l'on ignore dans ce cas précis, recouvrent l'ouverture des stomates. Ils détachent alors une hyphe très fine qui se glisse dans la chambre sous stomatique et s'insinue entre les cellules qu'elle pénètre de suçoirs (fig. 1). Lorsque le mycélium né de ce filament est suffisamment « nourri » (WARD, 1882), des têtes sporifères apparaissent et de nouvelles urédospores se forment. Le cycle urédospore → urédospore est achevé, en serre, en moins d'un mois, lorsque les conditions de développement de la rouille sont optimales (22 à 24° C et HR = 70 %). Ce délai, relativement court, ne permet pas au mycélium d'envahir les tissus de la feuille sur une grande étendue et l'on peut être à peu près certain, lorsque l'inoculum n'est pas apporté en quantité massive, que les premiers sores apparus proviennent d'une seule urédospore (RODRIGUES, communication personnelle).

Tous les essais d'infection par la face supérieure

de la feuille se sont soldés par des échecs, sauf dans le cas où les urédospores étaient déposées sur une zone dont l'épiderme était enlevé. Dans ce dernier cas, les hyphes germinatives ne forment pas d'appressorium et pénètrent directement le parenchyme palissadique (WARD, 1882).

BRANQUINHO d'OLIVEIRA et RODRIGUES (1960) ont démontré que la germination, le développement des tubes germinatifs et la pénétration s'effectuent en moins de 24 h en lumière atténuée, à 24 °C et dans une enceinte saturée d'humidité. Toutefois, le rôle joué par la lumière demeure controversé. MAYNE (1932 *a*) pense que l'obscurité totale favorise l'infection alors que BUTLER et JONES (1949) considèrent que la lumière rouge est sans effet et que les radiations de l'extrémité bleue du spectre visible augmentent le pourcentage de germination, lorsque l'exposition est courte et violente. Quoi qu'il en soit, une lumière blanche intense, qu'elle soit intermittente ou continue, diminue considérablement ce pourcentage (RAZAFINDRAMAMBA, 1958). Dans la nature, les facteurs limitants pour la germination et la pénétration sont la sécheresse prolongée et les vents qui séchent rapidement la face inférieure des feuilles après les rosées ou les brouillards. Signalons cependant que les pluies violentes, en lavant les feuilles, éliminent les urédospores avant leur fixation et ne permettent pas l'infection. D'après MUNDKUR (1949), les meilleures conditions de développement pour l'*H. vastatrix* sont réunies lorsque les pluies sont intermittentes, mais pas trop longues, lorsque règne le brouillard, lorsque les rosées sont abondantes et lorsque la température est modérée.

L'envahissement des tissus de la feuille de caféier et la sporulation dépendent de nombreuses conditions encore mal connues. TASCHDJIAN (1934) a émis l'hypothèse que les caféiers les plus sensibles sont ceux dont la transpiration et, par suite, la teneur en eau, sont particulièrement élevées, mais cette hypothèse a été infirmée (DIAS, 1957 ; DIAS et CONTREIRAS, 1958). La malnutrition des plants (manque d'azote, etc...) est favorable au développement de la rouille d'après DAVID (1928), mais les travaux effectués au CIFC (Oeiras) démontrent qu'il n'en est rien (RODRIGUES, communication personnelle). Enfin, toutes les feuilles d'un même plant ne conviennent pas également à la prolifération de l'*H. vastatrix*. Les plus sensibles sont les feuilles succulentes de taille et d'âge moyens (B. d'OLIVEIRA et RODRIGUES, 1960).

La germination des téléutospores est aussi aisée et se produit dans les mêmes conditions d'humidité et de température que celle des urédospores. Elle peut même intervenir alors que les téléutospores sont encore fixées à leur sore (ROGER, 1951 ; WARD, 1882). Un filament, le promycélium, naît au niveau de leur extrémité libre et croît jusqu'à

atteindre une longueur égale à six ou huit fois celle de la téléutospore. Il se cloisonne alors pour former quatre cellules et, à l'extrémité distale de chacune d'elle, apparaît une basidiospore ou sporidie subglobuleuse. En présence d'eau, cette dernière émet une hyphe fragile, même si elle est encore rattachée au promycélium. Or, malgré la facilité de leur germination, il n'a pas été possible, en aucun cas, d'infecter les feuilles du caféier avec les basidiospores (WARD, 1882). Ceci implique soit le non fonctionnement de la forme sexuée de reproduction, soit l'existence d'un hôte écidien autre que le caféier. L'étude des *Coffea* de régions sèches permettrait peut être de trancher entre ces deux hypothèses. En effet, les caféiers perdent leurs feuilles lorsqu'ils sont soumis à une longue période de sécheresse et, par suite, ne peuvent assurer la survie de l'*H. vastatrix*. Si donc ils sont attaqués par la rouille c'est qu'un autre hôte, écidien ou urédien, fournit l'inoculum nécessaire à leur réinfection au début de la saison des pluies. L'existence d'un hôte urédien différent du caféier est peu probable, car les essais effectués à Oeiras en vue d'inoculer le *H. vastatrix* aux rubiacées sauvages ont tous échoués (CIFC, Progress Report 1960/65). Tout laisse donc supposer que seul un hôte écidien peut assurer la pérennité de la rouille en zone sèche et des inoculations systématiques effectuées avec les écidiospores recueillies sur les plantes voisines des caféiers caducifoliés permettraient peut être de déterminer sa nature (BRANQUINHO d'OLIVEIRA, communication personnelle).

D'après RAJENDREN et GEORGE (1965), cependant, une autre forme de conservation serait possible. Ces auteurs constatent, en effet, que les sores porteurs d'urédospores ne sont pas tous superstomatiques, certains d'entre eux pouvant se développer dans les espaces intercellulaires du parenchyme lacuneux. Ces sores sous-épidermiques ne libèrent leurs urédospores qu'après destruction de la feuille et pourraient assurer la conservation du parasite durant la saison sèche. A l'appui de cette hypothèse vient le fait que la formation de ces organes anormaux est liée à des conditions climatiques particulières, réunies en début de saison sèche (mars-avril).

RAJENDREN (1967 *a* et *b* ; 1968) pense d'ailleurs que les téléutospores peuvent être remplacées aussi bien dans leur rôle génétique que dans leur rôle physiologique par les urédospores. D'après lui, en effet, les hyphes de pénétration, dicaryotiques, présentent, lors de la progression de l'infection, des cellules monocaryotiques en mélange avec les articles binucléés. Ces monocaryons contiendraient un noyau de fusion et seraient à l'origine des stromas formés dans les chambres sous-stomatiques, puis des hyphes sporogènes qui seraient invariablement faites de cellules uninucléées. Le noyau de la

cellule mère de la spore, après une division mitotique (dont un des produits après avoir migré vers la base se diviserait à nouveau, tout en restant diploïde, au sein d'une cellule pied), subirait la première division méiotique. La « diade » ainsi constituée conférerait à l'urédospore l'aspect d'une cellule dicaryotique normale et la deuxième division méiotique interviendrait lors de la formation des organes que l'on aurait, à tort, nommés appressoria et qui seraient, en fait, des promycélia. Les promycélia germeraient, enfin, soit de façon atypique en émettant deux hyphes dicaryotiques capables de réinfecter le caféier, soit de façon typique en produisant des sporidies.

A l'appui de sa théorie, RAJENDREN (1967 *b*) cite les travaux de VISWANATHAN (1964), LEACH et RYAN (1946) et CUNNINGHAM (1966), qui ont observé des phénomènes analogues ou voisins chez *Ustilago scitaminea*, *U. striiformis* et *Frommea obtusa*. Cependant, RAYNER (1967) affirme n'avoir jamais observé de germinations du type de celles que décrit RAJENDREN et souligne que WARD (1882), dans ses descriptions originales, n'en fait pas mention.

Le pouvoir pathogène du *H. coffeicola* est inférieur à celui du *H. vastatrix*. Les feuilles attaquées ne présentent pas de taches individualisées. Elles pâlissent et leur face inférieure se couvre sur de larges étendues de sores punctiformes, peu productifs, de couleur orangé clair. Lorsque cesse la sporulation, les feuilles jaunies ne présentent pas de nécrose et demeurent en place donnant aux caféiers l'aspect d'arbres dépérissants. Les seules traces caractéristiques de la rouille sont alors de petites tumeurs dues peut-être à l'accumulation de mycélium subépidermique (RODRIGUES, 1956). Bien que la production des caféiers infectés puisse être notablement diminuée, il est rare que leur mort intervienne, même après des attaques sévères et répétées.

L'écologie des deux rouilles est différente. RODRIGUES (1956) a constaté que, alors que le *H. vastatrix* sévit aux altitudes basses, le *H. coffeicola* se manifeste surtout aux altitudes élevées. Il en conclut, d'accord avec WELLMAN (1955), que ce dernier

parasite exige des températures plus froides et une humidité plus forte que le *H. vastatrix*. Le fait essentiel, toujours d'après le même auteur, est que jamais le *H. coffeicola* n'a été rencontré à une altitude inférieure à 500 m dans l'île de São Tomé. Selon toute vraisemblance, ce parasite est donc peu redoutable en Afrique tropicale de basse altitude.

Les caractères microscopiques des spores et du mycélium des deux rouilles sont voisins. Toutefois, le *H. coffeicola* diffère du *H. vastatrix* par le diamètre élevé de ses hyphes, le volume important de ses haustoria, qui sont lobés et occupent la presque totalité de la cavité cellulaire, le faible nombre des filaments qui convergent vers les têtes sporifères (ROGER, 1951). Ces dernières ne sont pas formées par la juxtaposition des hyphes intercellulaires, mais naissent à partir d'une grosse vésicule mycélienne qui emplit la chambre sous-stomatique et détache un grand nombre de fins stérigmates porteurs des urédospores, puis, éventuellement, des téléospores. Comme l'a constaté GOPALKRISHMAN, le *H. coffeicola* est un *Hemileia* de type superstomatique B et forme ses spores à une certaine distance du stomate. De ce fait, les urédospores, moins serrées que celles de l'*H. vastatrix* (de type superstomatique A), sont peu déformées et présentent des plages lisses réduites. Les téléospores sont fréquentes et parfois abondantes. De couleur brun très clair, elles sont portées par de longs filaments qui forment un massif dont la saillie à l'extérieur de la feuille peut être supérieure à 50  $\mu$  (ROGER, 1951). Elles sont plus volumineuses que celles de l'*H. vastatrix*, mais de forme analogue. Nous n'avons trouvé aucun renseignement dans la littérature en ce qui concerne leur germination et leur pouvoir pathogène.

Il apparaît donc que la reproduction sexuée ne joue apparemment aucun rôle chez les deux espèces de rouille qui attaquent le caféier. Les variations de leur virulence ne peuvent s'expliquer que par les phénomènes de méiose atypique décrits par RAJENDREN ou par l'intervention des mécanismes d'hétérocaryose et éventuellement de parasexualité. L'étude directe de ces variations au niveau du parasite est donc, de prime abord, difficile à aborder.

## LES INTERACTIONS HÔTE-PARASITE DANS LE SYSTÈME COFFEA-HEMILEIA

### Recherche de variétés de caféiers résistantes

La recherche de variétés de caféiers résistantes fut entreprise dès 1951 par le Professeur BRANQUINHO d'OLIVEIRA et son équipe à Sacavem au Portugal et fut poursuivie par la suite à Oeiras.

Le préliminaire essentiel à un tel travail était la mise au point d'une méthode d'infection artificielle sûre, fournissant des résultats reproductibles. Celle-ci fut déduite par les chercheurs du « Centro de Investigaçao das Ferrugens do Cafeeiro » des résultats exposés dans le chapitre précédent, dont



TABLEAU VII

(Extrait de BETTENCOURT et CARVALHO -2-)

Races physiologiques de <i>Hemiteia vasatris</i> et numéro de chaque culture type		Facteurs de virulence						Génotype probable des groupes de <i>C. arabica</i> en fonction de leur spectre de réaction																							
								Facteurs de résistance																							
		V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	V <sub>4</sub>	V <sub>5</sub>	V <sub>6</sub>	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. 288-23) × 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)			
								ϕ	ρ	γ	ε	ι	ϰ	δ	g	j	r	l	z	w	h	y	x	v	o	u	t	s			
IV (32)								S																							
II (15)						V <sub>5</sub>		S			S																				
XIX (264)	V <sub>1</sub>				V <sub>4</sub>			S	S	S		S																			
III (37)	V <sub>1</sub>					V <sub>5</sub>		S	S		S		S																		
I (22)		V <sub>2</sub>				V <sub>5</sub>		S			S			S																	
VII (130a)			V <sub>3</sub>			V <sub>5</sub>		S			S				S																
XV (70)				V <sub>4</sub>	V <sub>5</sub>			S		S	S					S															
XXII (535)					V <sub>5</sub>	V <sub>6</sub>		S			S						S														
XVII (292)	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>			V <sub>5</sub>			S	S		S		S	S				S													
X (137a)	V <sub>1</sub>			V <sub>4</sub>	V <sub>5</sub>			S	S	S	S	S	S	S		S					S										
VIII (166)		V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>		V <sub>5</sub>			S			S			S	S							S									
XXIV (22a)		V <sub>2</sub>		V <sub>4</sub>	V <sub>5</sub>			S		S	S			S		S						S									
XXV (815)		V <sub>2</sub>			V <sub>5</sub>	V <sub>6</sub>		S			S			S			S														
XXVI (816)				V <sub>4</sub>	V <sub>5</sub>	V <sub>6</sub>		S		S	S					S	S														
XII (167a)	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>		V <sub>5</sub>			S	S		S		S	S	S			S	S		S				S						
XXIII (292a)	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>		V <sub>4</sub>	V <sub>5</sub>			S	S	S	S	S	S	S		S		S		S			S			S					
XIV (178a)		V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	V <sub>4</sub>	V <sub>5</sub>			S		S	S			S	S	S					S	S	S						S	S	
XVI (178c)	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	V <sub>4</sub>	V <sub>5</sub>			S	S	S	S	S	S	S	S	S		S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	

blanc = réaction de résistance  
S = sensible, moyennement sensible et moyennement résistant

beaucoup avaient été établis par eux. En ce qui concerne le *H. vastatrix*, le mode opératoire est le suivant.

A l'aide d'un scalpel, une petite quantité d'urédospores est déposée sur la face inférieure du limbe des feuilles de caféier, puis étalée au moyen d'un pinceau à aquarelle. Bien que toutes les feuilles du caféier, y compris les cotylédonaire, permettent le développement de la rouille orangée, les feuilles jeunes, turgescentes et de taille moyenne sont préférées parce que plus sensibles. Après l'étalement des spores, une pulvérisation abondante de fines gouttelettes d'eau est pratiquée, d'abord sur la face inoculée, puis sur la totalité du plant, afin de maintenir une humidité aussi élevée que possible au sein du feuillage. Le caféier est ensuite placé en chambre humide, dans une demi-obscurité, pendant trois jours, puis déposé dans une serre maintenue à 24 °C environ et dont l'humidité relative avoisine 70 %. Il est préférable d'éviter la saturation des serres, car un excès d'eau favorise le développement d'hyperparasites tels que le *Verticillium hemileiae* Bour. ou même de saprophytes du groupe des aspergillales. La lecture est effectuée vingt-cinq à trente jours après l'inoculation. Elle permet de caractériser la réaction du caféier mis à l'épreuve selon une échelle établie à la suite de nombreux essais d'infection et dont les degrés sont :

- 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 ;
- O : taches chlorotiques jaune clair sans apparition d'urédospores ;
- 1 : taches chlorotiques accompagnés 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 taille et de forme variables, des chloroses, des nécroses et parfois des tuméfactions.

Les réactions i, fl, ;, T, O et 1 caractérisent les plantes résistantes, les réactions 3 et 4 les plantes sensibles. La réaction de type 2 est rarement obser-

vée sur *C. arabica*. Elle se produit sur d'autres espèces lorsque les conditions ne sont pas favorables au développement de la rouille (température trop basse, lumière trop faible) (B. d'OLIVEIRA et RODRIGUES, 1960).

Par ailleurs, des études concernant la conservation des urédospores ont permis de démontrer que leur virulence persistait plusieurs mois durant, lorsqu'elles étaient conservées à la température du réfrigérateur (5 à 6°) dans une enceinte sèche (HR 50 %). Enfin, la découverte de certains clones de *C. racemosa*, dont la sensibilité est universelle, fait que l'on peut aujourd'hui conserver vivant pendant une durée prolongée n'importe quel échantillon d'*H. vastatrix*.

Très rapidement, l'infection systématique de caféiers de provenances diverses avec des échantillons de rouille récoltés dans toutes les régions de caféiculture devait permettre de définir des groupes variétaux de résistance différente et des races d'*Hemileia* de virulence particulière. C'est ainsi que, dès 1965, quatorze clones différentiels permettaient de séparer vingt et une races de rouille (RODRIGUES et al., CIFC Progress Report 1960/1965) et que l'on caractérise aujourd'hui vingt-neuf groupes variétaux et vingt-quatre races de rouille (tableau VI, p. 318) dont la répartition géographique est indiquée sur la figure 2.

Cependant ces résultats, s'ils apportaient beaucoup sur le plan pratique, étaient encore insuffisants. Ils ne permettaient pas, en effet, d'atteindre les gènes qui gouvernent la résistance des caféiers et cette ignorance rendait hasardeux les croisements qui visaient à les introduire dans le génome des cultivars productifs. L'application de la méthode d'analyse de PERSON (1959), établie à partir des travaux de FLOR (1955), allait permettre de faire apparaître chez le caféier d'abord quatre (NORONHA-WAGNER et BETTENCOURT, 1967), puis six loci de résistance (BETTENCOURT et CARVALHO, 1968) correspondant chez la rouille à six loci de virulence. Le tableau VII (p. 319) permet de connaître, en ce qui concerne la résistance, la constitution génétique probable de vingt et un clones représentant les groupes de caféiers d'Arabie et, en ce qui concerne la virulence, celle de dix-huit races de rouille. Tous les allèles de résistance connus sont dominants et les clones dont l'appellation a été encadrée dans le tableau VI sont homozygotes pour ceux qu'ils possèdent. Enfin, à l'exception de S<sub>H</sub>1 que l'on suppose complexe et de S<sub>H</sub>6 encore mal connu, tous les loci se comportent comme s'ils étaient monogéniques (BETTENCOURT, communication personnelle).

Les études qui furent consacrées à la résistance du caféier à l'*H. coffeicola* sont moins nombreuses que celles qui sont relatives à l'*H. vastatrix*, parce que la découverte d'*H. coffeicola* est plus récente et parce

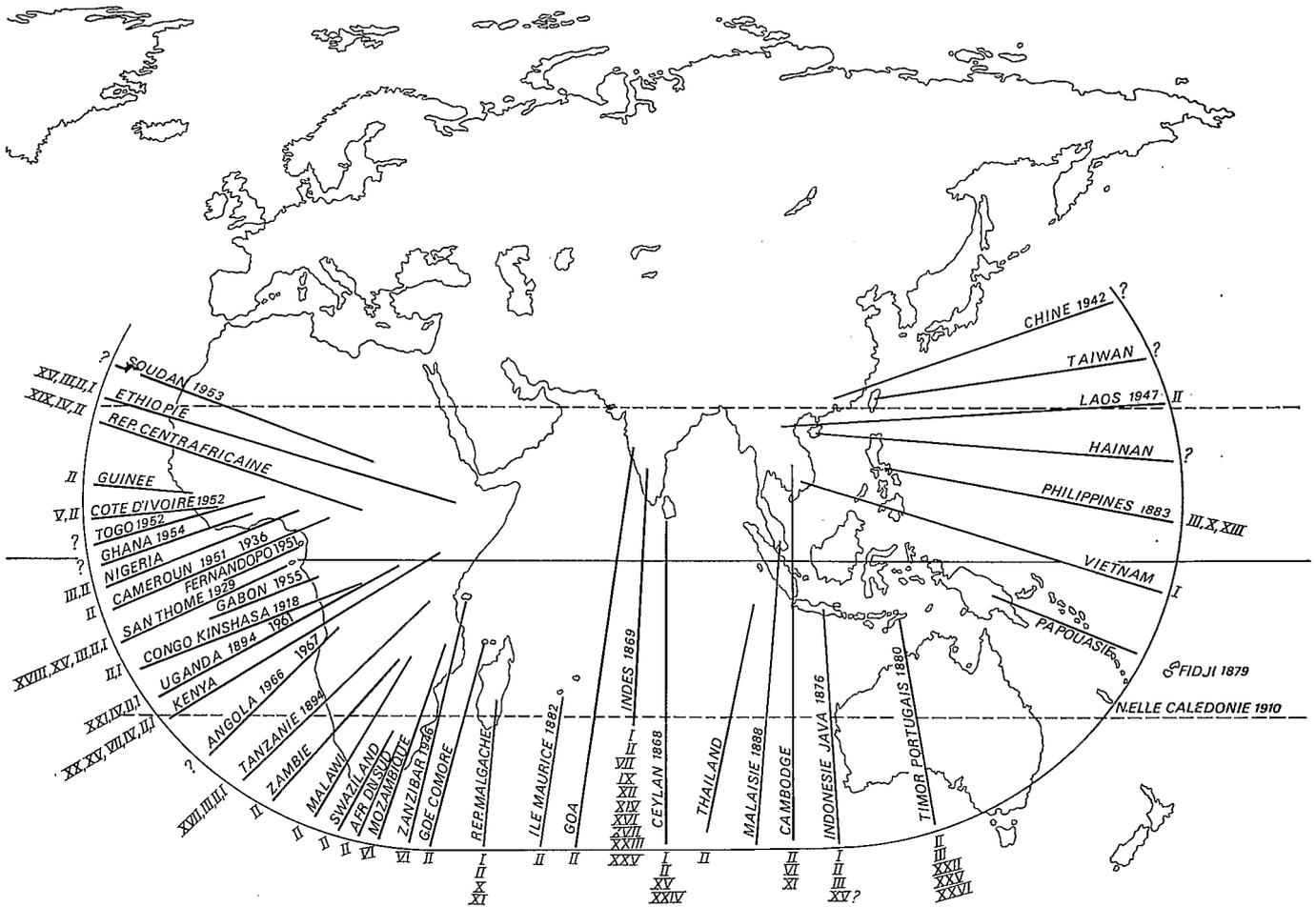


Fig. 2. — Répartition géographique des différentes races de rouille. Les dates correspondant à la première découverte de *H. vastatrix* sont en caractères droits, celles qui sont relatives à la découverte de *H. coffeicola*, en italiques.

que sa répartition géographique est plus limitée. Par ailleurs, la manipulation de la rouille farineuse est difficile, parce que la production des urédospores est limitée et parce que ses exigences écologiques, différentes de celles de la rouille orangée, température basse et humidité élevée, favorisent, en serre, le développement d'hyperparasites tels que le *Paranectria carissiana* CAMARA et LUZ. Cependant, RODRIGUES (1956), au cours d'un travail entrepris à São Tomé et terminé à Oeiras, a pu effectuer une étude analogue à celle qui a été menée avec le *H. vastatrix*. Il faut noter, toutefois, que ses recherches, si elles ont été effectuées avec des caféiers de toutes provenances, ne sont valables que pour les échantillons de rouilles provenant de São Tomé. Cet

auteur a retenu trois types de réaction : i : immunité complète, t : tumoration, s : sensibilité.

Les deux premiers types caractérisent les plantes résistantes et le dernier les caféiers sensibles. En appliquant la méthode de « screening » utilisée au CIFC, il a démontré que toutes les variétés de caféiers d'Arabie sont sensibles à *H. coffeicola*. En revanche, les autres espèces présentent des réactions diverses répertoriées dans le tableau VIII (p. 322), mais, comme seul le *H. vastatrix* représente un danger potentiel important en Afrique et au Nouveau Monde, car nous savons que le *H. coffeicola* est, en principe, peu redoutable à une altitude inférieure à 500 m, nous ne ferons plus mention de cette rouille dans la suite de ce mémoire.

TABLEAU VIII

Réactions de divers caféiers infectés artificiellement  
par l'*H. coffeicola* Maubl. Rog.

Caféier	Réactions			Nbre de plants mis à l'épreuve
	i	t	s	
<i>Coffea arabica</i> L. . . . .			155	155
<i>C. canephora</i> Pierre . . . . .	9		1	10
<i>C. robusta</i> Pierre . . . . .	7	2		9
<i>C. klainii</i> Pierre . . . . .		1		1
<i>C. eugenoides</i> S. MOORE . . . . .		4	1	5
<i>C. excelsa</i> CHEV. . . . .	3	1		4
<i>C. congensis</i> FROEHN . . . . .	3	1		4
<i>C. racemosa</i> LOUR. . . . .	1			1
<i>C. ugandae</i> CRAM. . . . .	2	1		3
<i>C. aruwimiensis</i> DE WILD . . . . .			1	1
<i>C. salvatrix</i> SWYN. et PHIL. . . . .	1			1
<i>C. abeokutae</i> CRAM. . . . .	2		2	4
<i>C. liberica</i> HIERN. . . . .	5	1	1	7

Adapté de RODRIGUES (1956).

### Caractéristiques de la résistance du caféier à la rouille orangée

Les travaux des chercheurs d'Oeiras, comme on peut s'en convaincre, à la lecture de ce qui précède, furent uniquement consacrés à l'étude de la résistance de type vertical. Il est cependant certain qu'une résistance horizontale existe. Cela est démontré par l'existence même de l'échelle qui permet de caractériser le degré de résistance des plants mis à l'épreuve. Les plants peuvent présenter des réactions intermédiaires qui se traduisent sur les tableaux par MS ou MR et qui signifient vraisemblablement qu'à l'intervention d'un gène majeur se superpose celle d'un **pool** de facteurs plus difficiles à caractériser. L'existence d'une résistance horizontale ressort aussi très probablement des observations effectuées par SACCAS (1971) sur des clones de *C. robusta* inoculés artificiellement. Il décrit, en effet, chez ces clones, tous les comportements, depuis l'extrême sensibilité jusqu'à la résistance. Enfin, l'existence de cette résistance découle de nos propres observations

faites au hasard de voyages en Afrique tropicale humide et qui nous ont permis de constater l'extrême diversité de la gravité des attaques, du moins en ce qui concerne le *C. canephora* et le *C. excelsa*.

En matière de résistance verticale, six gènes ont été mis en évidence (BETTENCOURT et CARVALHO, 1968) et d'autres sont soupçonnés. La question que l'on peut se poser est : quel est l'intérêt respectif de ces gènes ? Ou, en d'autres termes, qu'elle est leur force ?

Par gènes forts, VAN DER PLANK (1968) entend les gènes de résistance qui correspondent à des gènes de virulence dont la fréquence d'apparition est faible généralement parce qu'ils naissent de mutations qui se produisent rarement. Inversement, pour cet auteur, les gènes faibles sont dominés par des facteurs de virulence très répandus pour lesquels le taux d'apparition par mutation est élevé.

Il est évidemment difficile d'évaluer une fréquence de mutations dans le cas de l'*H. vastatrix*, mais la répartition géographique et la fréquence d'isolement des races de rouille peut donner une idée de l'abondance relative des facteurs de virulence. Essayons donc, d'après les données fournies par BETTENCOURT et CARVALHO (1968), de comparer les gènes de résistance en fonction de la répartition des races de rouille capables de les vaincre (\*).

Le gène S<sub>H1</sub>, très répandu en Ethiopie et au Soudan, confère la sensibilité aux races III, X, XII, XVI, XVII, XIX, XX et XXIII. Ces races, si l'on excepte XII et XVI qui sont nées au CIFC d'Oeiras, se rencontrent séparément ou simultanément en Ethiopie, au Nigeria, dans l'île de São Tomé, à l'île de Timor, en Tanzanie, aux Philippines, en Inde, en République Centrafricaine, au Kenya et au Mozambique et représentent environ 10 % des échantillons de rouilles déterminés en 1965 à Oeiras.

Le gène S<sub>H2</sub>, probablement originaire du district de Wollamo en Ethiopie, est répandu dans quelques sélections réalisées en Inde, en Tanzanie et au Kenya ; il caractérise des plantes sensibles aux races I, VIII, XVII, XXIII, XXIV et XXV que l'on rencontre à Ceylan, au Congo-Kinshasa, en Ethiopie, aux Philippines, en Indonésie, au Kenya, à Madagascar, à São Tomé, en Tanzanie, en Inde,

(\*) La résistance aux races XII, XIV et XVI, qui ont été uniquement rencontrées à Oeiras, a été négligée en ce qui concerne les gènes S<sub>H2</sub>, S<sub>H3</sub>, S<sub>H4</sub> et S<sub>H5</sub>.

au Vietnam, en Ouganda et dans l'île de Timor. Elles représentent environ 25 % des échantillons mis à l'épreuve à Oeiras.

Le gène S<sub>H3</sub> a été uniquement décelé en Inde, il n'autorise pas la résistance aux races VII et VIII, qui n'ont été que très rarement isolées en Inde et au Kenya.

Le gène S<sub>H4</sub> se rencontre uniquement en Ethiopie, il n'assure pas la résistance aux races X, XV, XIX, XX, XXIII et XXVI que l'on connaît aux Philippines, à Ceylan, en Ethiopie, au Kenya, à São Tomé, à Timor et en Inde. Ces races représentent 6 à 7 % des échantillons reçus à Oeiras.

Le gène S<sub>H5</sub> est connu dans toutes les régions de caféiculture du monde, à l'exception de cinq pays où son existence n'a pas été démontrée, mais où sa présence est probable. Les caféiers qui le portent sont sensibles à la plupart des races connues et en particulier aux plus répandues, les races I et II, qui à elles seules représentent plus de 60 % des échantillons mis à l'épreuve.

Enfin, le gène S<sub>H6</sub>, cantonné à l'île de Timor, assure la résistance à toutes les races, sauf XXII, XXV et XXVI, qui se rencontrent à Timor et dans l'Union Indienne en de rares exemplaires.

Il ressort de cette comparaison que les gènes de résistance peuvent être classés par ordre de force croissante de la façon suivante : S<sub>H5</sub>, S<sub>H2</sub>, S<sub>H1</sub>, S<sub>H4</sub>, S<sub>H3</sub> et S<sub>H6</sub>. Cette graduation est évidemment sujette à caution, car le « screening » effectué à Oeiras, encore que plusieurs milliers de caféiers et d'échantillons de rouilles aient été mis à l'épreuve, ne permet pas de conclure à l'absence d'un gène dans une région du globe, mais seulement à sa présence. Une mesure directe utilisant la technique de la demi-vie relative des différents types physiologiques de rouille par rapport à la race IV (avirulente) sur le clone 842/9 (Matari) ou sur le *C. racemosa*, universellement sensible, permettrait peut-être de déterminer plus précisément la force de ces différents gènes (VAN DER PLANK, 1968).

L'explication donnée dans le système des interactions hôte-parasite est simple. Si un gène de virulence est courant, il est à l'origine d'une forte sélection et seuls subsistent les hôtes dotés du gène de résistance correspondant. En fait, cette explication néglige un autre phénomène, celui de la pleiotropie. Considérons par exemple le gène S<sub>H5</sub> du caféier : ce gène qui correspond au gène V<sub>5</sub> de l'*H. vastatrix* est extrêmement répandu. C'est par excellence un gène faible, car la race II qui

porte V<sub>5</sub> se rencontre dans presque tous les pays de caféiculture et nombreuses sont les races qui le détiennent en combinaison avec d'autres. Cependant, un fait est remarquable, c'est que la majeure partie des *C. arabica* d'Amérique du sud, qui pendant plus d'un siècle ont été exempts de la pression due à la rouille, portent aussi S<sub>H5</sub>. Ce facteur de résistance, pour avoir été sélectionné ainsi et pour s'être maintenu en l'absence d'*Hemileia*, doit donc présenter pour le caféier un avantage autre que la résistance. Il offre d'ailleurs très peu d'intérêt en ce qui concerne cette dernière, car son omniprésence a eu pour conséquence la sélection de très nombreuses races de rouille dotées du gène V<sub>5</sub>.

Si dans le cas de S<sub>H5</sub> la pleiotropie est plus que probable, elle peut, peut-être, également expliquer la liaison de la résistance avec certains caractères dans le cas des autres gènes. BETTENCOURT et CARVALHO (1968) notent, par exemple, que les sélections indiennes des groupes G et H qui portent S<sub>H3</sub> présentent des similitudes pour l'adaptation écologique et la production de grains Moka ou Concha. D'OLIVEIRA et RODRIGUES (1960) constatent que les plants du groupe I (S<sub>H1</sub>, S<sub>H4</sub>) sont, dans les conditions de la serre, de bons cultivars producteurs de cerises de grande taille. FERNIE (1962) enfin souligne la résistance à l'anthracnose des sélections du groupe C (S<sub>H1</sub>). Malheureusement, les facteurs de résistance sont portés par des clones descendants d'hybrides interspécifiques (*C. arabica* × *C. liberica* pour S<sub>H3</sub>, *C. arabica* × *C. canephora* pour S<sub>H6</sub>), de plants éthiopiens encore mal stabilisés (S<sub>H4</sub>) ou encore de sélections récentes et imparfaites pour certains caractères (S<sub>H1</sub>) (BETTENCOURT et CARVALHO, 1968). Ceci implique que les produits des clones chez lesquels un type de résistance a été décelé sont très variables en ce qui concerne les autres caractères. Il apparaît donc, d'une part, qu'il est trop tôt pour tenter de mettre en évidence une action multiple des gènes S<sub>H</sub> et, d'autre part, qu'un gros travail de sélection est encore nécessaire pour les utiliser aisément.

## Utilisation des gènes de résistance

Deux techniques sont généralement préconisées en matière d'utilisation des gènes qui assurent la résistance verticale. La première décrite par PERSON (1964) consiste à introduire successivement ces gènes en combinaisons deux par deux

ou trois par trois. C'est ainsi que dans le cas du caféier on pourrait procéder théoriquement à des rotations successives de plants porteurs de  $S_{H1} + S_{H2}$ ;  $S_{H2} + S_{H3}$ ;  $S_{H3} + S_{H4}$ ;  $S_{H4} + S_{H5}$ ;  $S_{H5} + S_{H6}$ ;  $S_{H6} + S_{H1}$ ;  $S_{H1} + S_{H2}$ , etc..., ou de plants porteurs de  $S_{H1} + S_{H2} + S_{H3}$ ;  $S_{H2} + S_{H3} + S_{H4}$ ;  $S_{H3} + S_{H4} + S_{H5}$ ;  $S_{H4} + S_{H5} + S_{H6}$ ;  $S_{H5} + S_{H6} + S_{H1}$ ;  $S_{H6} + S_{H1} + S_{H2}$ ;  $S_{H1} + S_{H2} + S_{H3}$ , etc... L'intérêt de la technique est facile à concevoir; dans tous les cas, la rouille doit posséder deux ou trois gènes de virulence et à chaque replantation, elle est contrainte pour survivre d'en acquérir un nouveau. Le gène de virulence inutile, de son côté, est peu à peu éliminé par la sélection stabilisatrice et a pratiquement disparu de la population du parasite lorsque le gène de résistance qui lui correspond est utilisé à nouveau. De ce fait, l'agent pathogène est régulièrement contraint à des modifications de son génome d'autant plus difficiles que le support génétique de sa virulence est plus complexe.

La méthode suggérée par PERSON est théoriquement sans faille, mais, dans le cas précis du caféier, son application se heurte à plusieurs obstacles.

1) Nous savons que la « force » des gènes de résistance n'est pas la même. Le gène  $S_{H5}$  par exemple est inutilisable, car il subsiste même en l'absence de rouille et le gène  $S_{H2}$ , encore que  $V_2$  soit moins répandu que  $V_5$ , paraît être assez faible également. Quatre gènes seulement semblent donc pouvoir raisonnablement assurer la résistance dans le système de PERSON.

2) Nous avons vu plus haut que les plants qui détiennent les allèles dominants  $S_{H1}$ ,  $S_{H3}$ ,  $S_{H4}$  et  $S_{H6}$  présentent fréquemment des caractères peu souhaitables. Leur introduction dans des cultivars de qualité, à l'état isolé, nécessitera donc probablement de nombreux « **back crosses** » et leur introduction combinée sera encore plus difficile.

3) Le caféier est une plante pérenne, qui, au Brésil, peut végéter et produire, selon le sol, durant trente à soixante ans (WELLMAN, 1961). Or en 1960 on ne connaissait que onze races de rouille à Oeiras (d'OLIVEIRA et RODRIGUES) et cinq ans après (RODRIGUES et al., 1965) il était possible d'en caractériser vingt et une, parmi lesquelles trois particulièrement virulentes (XII, XIV et XVI) étaient nées de la race VIII. Il est donc probable que la variabilité de la rouille est suffisante pour surmonter avant la fin d'un cycle de culture une combinaison de gènes de résistance.

4) Le système de PERSON suppose un changement à date fixe de la totalité des arbres en plan-

tation qu'il est difficile d'obtenir, car un paysan aura toujours de la peine à se convaincre qu'il faut détruire une plantation alors qu'elle est encore productive.

Un autre système proposé par VAN DER PLANK (1968) est celui des « **multilines** ». Il consiste à semer en mélange des plants porteurs de chacun des gènes de résistance à l'état isolé et l'hôte universellement sensible. L'intérêt qu'il présente est qu'il s'oppose à la prolifération des races virulentes qui sont défavorisées par leurs gènes inutiles. Autrement dit, chaque type de plant ne peut héberger qu'un type de parasite, incapable de végéter sur les autres et la dissémination de l'agent pathogène est rendue extrêmement difficile.

Dans le cas de « multilines », la pérennité de la culture est dénuée d'importance, l'obligation de l'arrachage périodique est supprimée, l'introduction des gènes de résistance dans un cultivar de bonne qualité est facilitée, car seule est requise la présence d'un seul allèle dominant et la faiblesse des gènes elle-même n'est plus à prendre en considération. En ce qui concerne le caféier, le « multiline » idéal serait donc un mélange à parts égales de caféiers appartenant aux groupes de résistance  $\beta$  (O),  $\alpha$  ( $S_{H1}$ ),  $\gamma$  ( $S_{H4}$ ), E ( $S_{H5}$ ) et d'un groupe non encore existant qui porterait  $S_{H2}$  à l'état isolé.

Dans l'état actuel des choses, des banques de gènes existent au CIFC (Oeiras, Portugal), à l'IAC (Campinas, Brésil), à la « Coffee Research Station » (Lyamungu, Tanzanie), dans les stations du « Research Department of the Coffee Board » (Inde), à l'IICA (Turrialba, Costa Rica) etc... On y connaît des plants porteurs des différents facteurs de résistance seuls ou à l'état de combinaison et dont les aptitudes culturales sont correctes ou prometteuses. Au CIFC, divers hybrides porteurs de combinaisons variées de ces facteurs ont été créés. Malheureusement, beaucoup d'entre eux sont anormaux et de nouveaux croisements sont nécessaires pour obtenir des plantes dont le développement est correct.

Le programme des recherches en cours à l'IAC et au CIFC consiste essentiellement à sélectionner des plants résistants aux races les plus répandues, c'est-à-dire II ( $V_5$ ), I ( $V_2V_5$ ), III ( $V_1V_5$ ) et à un niveau moindre VII ( $V_3V_5$ ), XV ( $V_4V_5$ ) et XXIV ( $V_2V_4V_5$ ). BETENCOURT et CARVALHO (1968) proposent à cette fin l'utilisation de plantes capables de résister à l'ensemble de ces races, dont la constitution génétique serait  $S_{H1} + S_{H4} + S_{H5}$ ;  $S_{H1} + S_{H3} + S_{H5}$ ;  $S_{H2} + S_{H3} + S_{H5}$ ;  $S_{H3} + S_{H4} + S_{H5}$ . Parallèlement, les recherches se poursuivent en vue de l'utilisation ultérieure de  $S_{H6}$  et des autres facteurs de résistance portés par le clone universellement résistant (832/1, hybride de Timor).

## CONCLUSION

Il ressort de ce qui précède que les *Hemileia* sont un matériel moins favorable que d'autres aux études portant sur la résistance. L'impossibilité d'analyser la descendance de ces parasites par les méthodes classiques rend particulièrement ardue l'étude de leur génome, dont la définition est simplement déduite, en ce qui concerne la virulence, des interactions hôte-parasite. Les approches tentées, sur le plan physiologique, pour déterminer les mécanismes de la virulence, sont jusqu'à présent demeurées vaines. Ceci s'explique, car de telles recherches, et en particulier les études enzymologiques, sont extrêmement difficiles chez les parasites stricts comme les rouilles. Enfin, en ce qui concerne les hôtes, les différences dans la ploïdie, l'adaptation écologique, les caractéristiques de la floraison, la morphologie des grains, la qualité gustative des liqueurs, la productivité, la vigueur et les exigences nutritionnelles font qu'il est extrêmement difficile d'obtenir par hybridation des plants qui allient aux qualités commerciales une résistance efficace.

La plupart des cultivars renommés de *C. arabica* au Nouveau Monde appartiennent au groupe E ( $S_{H5}$ ). Ils sont donc sensibles aux races les plus répandues et en particulier à la race II ( $V_6$ ), qui vient de se manifester au Brésil (d'OLIVEIRA in MULLER, 1971). En ce qui concerne ces cultivars, l'absence de contact avec l'*Hemileia vastatrix* pendant plus de deux siècles est un grave handicap. Encore que ces plants aient conservé le gène  $S_{H5}$  qui doit être sélectionné pour d'autres raisons que la résistance, il est probable, en effet, que leur résistance horizontale a considérablement décliné. Les multiples gènes capables de maintenir l'équilibre qui existe en Ethiopie entre les plants du groupe E et le parasite ont dû en effet disparaître en grande partie, comme ce fut le cas pour le maïs africain cultivé en l'absence du *Puccinia polysora* (VAN DER PLANK, 1968). Il est à noter à ce sujet que la résistance naturelle de type vertical, si l'on prend comme exemple l'Ethiopie que l'on peut

considérer comme le berceau de la rouille orangée et du caféier d'Arabie, ne se manifeste que par l'intermédiaire d'un petit nombre de gènes. La plupart des échantillons mis à l'épreuve appartiennent au groupe E ( $S_{H5}$ ) très sensible et les autres se répartissent dans les groupes D ( $S_{H2}$ - $S_{H5}$ ), C ( $S_{H1}$ - $S_{H5}$ ), G ( $S_{H3}$ - $S_{H5}$ ), I ( $S_{H1}$ - $S_{H4}$ ) (d'OLIVEIRA et RODRIGUES, 1959). Si l'on élimine  $S_{H5}$  qui est dénué d'intérêt en matière de résistance, il apparaît donc que se réalise actuellement dans ce pays un « multiligne » naturel. Autrement dit, l'équilibre entre l'hôte et le parasite s'établit sur la base de la résistance horizontale et d'une résistance verticale variable, mais presque toujours unifactorielle, dont l'effet est analogue à celui de la résistance horizontale qu'elle complète.

Si un tel équilibre permet un développement raisonnable du caféier, il n'est cependant pas satisfaisant pour l'agronome et le pathologiste, dont le but est évidemment l'éradication de l'agent pathogène. Pour obtenir ce résultat, l'introduction de gènes verticaux capables d'assurer l'immunité des plantations paraît être la meilleure des solutions. Cependant, l'usage inconsidéré de tels gènes risque d'aboutir à de véritables catastrophes. C'est ainsi que la méconnaissance de la résistance horizontale, lors des croisements et des sélections, peut entraîner sa disparition (effet *Vertifolia* de VAN DER PLANK). C'est ainsi également que la plantation intensive de caféiers porteurs des mêmes gènes de résistance peut provoquer à relativement brève échéance le développement d'une race de rouille virulente et leur destruction.

Notre propos ne consiste cependant pas à jouer les Cassandre. La résistance verticale du caféier d'Arabie commence, grâce aux remarquables travaux des chercheurs portugais, à être bien connue et elle est certainement utilisable. Le problème essentiel est qu'elle doit l'être avec discernement et que les gènes qui en sont le support ne puissent être disséminés sans contrôle.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLARD (R. W.), 1966. — Principles of plant breeding. John Wiley and Sons, New York, Londres, Sydney, 485 p.
- BERKELEY (M. J.), 1869. — (Note sans titre — Première description de *P.H. vastatrix*). *Gard. Chron.*, nov. 6, p. 1157.

- BETTENGOURT (A. J.) et CARVALHO (A.), 1968. — Melhoramento visando a resistência do cafeeiro à ferrugem — Pesquisas em curso no Instituto Agronômico de Campinas com a colaboração do Centro de Investigação das Ferrugens do Cafeeiro. *Bragantia*, 27, 1, n° 4, p. 35-68.

- BIFFEN (R. H.), 1905. — Mendel's law of inheritance and wheat breeding. *Jour. Agric. Sci.*, **1**, p. 4-48.
- BUTLER (E. J.) et JONES (S. G.), 1949. — Plant pathology. Mac Millan, Londres, 979 p.
- CHEVALIER (A.), 1944. — Le café. Collection « Que sais-je ? ». Presses universitaires de France, Paris.
- CHEVAUGEON (J.), 1956. — Enquête phytopathologique dans le bassin du Cavally (Côte d'Ivoire). *Rev. Mycol.*, **21**, 2 (Suppl. col.), p. 57-81.
- CICCARONE (A.), 1940. — Considerazioni sulla presenza e sul comportamento della ruggine del caffè (*H. v. B* et Br.) in alcune regioni del Galla e Sidama. *Agric. col.* **34**, 3, p. 112-115.
- Coffee Rusts Research Center Progress Report 1960/65, OEIRAS, mimeographié, 144 p.
- COSTANTIN (J. N.), 1930. — Influence de l'altitude en pathologie végétale. *Rev. Bot. Appl. Agric. Trop.* **X**, 11, p. 851-860.
- COSTE (R.), 1955. — Les caféiers et les cafés dans le monde. Larose, Paris. T. I, 382 p.
- CUNNINGHAM (J. L.), 1966. — Germination of teliospores of the rust fungus, *Frommea obtusa*. *Mycologia*, **58**, p. 494-496.
- DADANT (R.), 1954. — Le caféier en Nouvelle-Calédonie. Ses maladies. *Agron. Trop.*, Nogent-s-Maîne, **9**, 1, p. 49-58.
- DAVID (P. A.), 1928. — Practical directions for coffee planting. *Philippine Agriculturist*, **17**, p. 65-82.
- DIAS (M. A.), 1957. — Aspectos fisiológicos da imunidade -susceptibilidade do cafeeiro à *Hemileia vastatrix*. A taxa transpiratória e a resistência ao fungo. *Revista do Café Portugues*, **4**, 15, p. 52-67.
- DIAS (M. A.) et CONTREIRAS (J.), 1958. — Aspectos fisiológicos da imunidade-susceptibilidade do cafeeiro à *Hemileia vastatrix*. Determinação da turgidez relativa em cafeeiros imunes e susceptíveis. *Revista do Café Portugues*, **5**, 18, p. 40-58.
- DIEHL (W. W.), 1955. — Solving the Puerto Rican coffee-rust mystery. *Chronica Botanica*, 9 p.
- ESSER (K.) et KUENEN (R.), 1967. — Genetics of fungi (Translated by E. STEINER). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 510 p.
- FERNIE (L. M.), 1962. — Some new Arabica coffee hybrids. Tanganyika Coffee Research Station Research Report 1961, Lyamungu, Tanganyika Coffee Board, p. 20-26.
- FINCHAM (J. R. S.) et DAY (P. R.), 1963. — Fungal genetics, Oxford.
- FLOR (H. H.), 1955. — Host parasite interaction in flax rust, its genetics and other implications. *Phytopath.*, **45**, p. 680-685.
- GOPALKRISHMAN (K. C.), 1951. — Notes on the morphology of the genus *Hemileia*. *Mycology*, **43**, p. 271-283.
- MAUBLANC (A.) et ROGER (L.), 1934. — Une nouvelle rouille du caféier au Cameroun. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **198**, 11, p. 1069-1070.
- MAYNE (W. W.), 1932 a. — Recent work on coffee leaf disease. *Planter's Chronicle*, **27**, 10, p. 253-257.
- MAYNE (W. W.), 1932 b. — Physiological specialization of *Hemileia vastatrix* B. and Br. *Nature*, **129**, 3257, p. 510.
- MULLER (R. A.), 1971. — La rouille du caféier (*Hemileia vastatrix*) sur le continent américain. *Café Cacao Thé*, **XV**, 1, p. 24-30.
- MUNDKUR (B. B.), 1949. — Fungi and plant diseases. Mc Millan, Londres, 246 p.
- OLIVEIRA (BRANQUINHO d'), 1954-1957. — As ferrugens do cafeeiro. *Revista do Café Portugues*, **1**, 4, p. 5-13 ; **2**, 5, p. 5-12 ; **3**, p. 5-15 ; **4**, p. 9-17 ; **5**, p. 5-18 ; **6**, p. 5-15 ; **7**, p. 9-17 ; **8**, p. 5-18 ; **9**, p. 5-15.
- OLIVEIRA (BRANQUINO d') et RODRIGUES (C. J. Jr), 1959. — Progress report to Ethiopia. *Garcia de Orta*, **7**, 2, p. 279-292.
- OLIVEIRA (BRANQUINHO d') et RODRIGUES (C. J. Jr), 1960. — I. 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**, p. 1101-1130.
- PERSON (C.), 1966. — Genetic polymorphism in parasitic systems. *Nature*, Lond., **212**, p. 266-267.
- RAJENDREN (R. B.), 1967 a. — A new type of nuclear life cycle in *Hemileia vastatrix*. *Mycologia*, **59**, 2, p. 279-294.
- RAJENDREN (R. B.), 1967 b. — Atypical and typical germination of uredinoid teliospores of *Hemileia vastatrix*. *Mycologia*, **59**, 5, p. 918-921.
- RAJENDREN (R. B.) et GEORGE (K.), 1965. — Abnormal development of uredia in *Hemileia vastatrix*. *Trans. Brit. Myc. Soc.*, **48**, 2, p. 265-268.
- RAYNER (R. W.), 1967. — Infection by *Hemileia vastatrix*. *Nature*, Lond., **215**, 5096, p. 90.
- RAZAFINDRAMAMBA (R.), 1958. — Biologie de la rouille du caféier. *Rev. Mycol.*, Paris, **23**, 2, p. 171-200.
- RODRIGUES (C. J., Jr), 1956. — Nota sobre a resistência de algumas espécies de *Coffea* à *Hemileia coffeicola* MAUBL. et ROG. *Revista do Café Portugues*, **3**, 12, p. 48-71.
- ROGER (L.), 1951. — Phytopathologie des pays chauds. Tome I. Encyclopédie Mycologique XVII - LECHEVALIER éd. Paris.
- SACCAS (A. M.) et CHARPENTIER (J.), 1971. — La rouille des caféiers due à *Hemileia vastatrix* Berk. et Br. Institut Français du Café et du Cacao, Bull. n° 10, 123 p.
- SREENIVASAN (M. S.), 1968. — Progress report on screening coffee selections and collections with races of leaf rust fungus at Central Coffee Research Institute. *Indian Coffee*, **32**, 10, p. 299-304.
- STEVENSON (F. J.), AKELEY (R. V.) et WEBB (R. L.), 1955. — Reactions of potato varieties to late blight and insect injury as reflected in yields and percentage solids. *Am. Potato J.*, **32**, p. 215-221.
- TASCHDJIAN (E.), 1934. — Identificazione fisiologica di differenti linee di *Coffea arabica*. *Agricoltura Coloniale* **24**, 8, p. 428-431.
- VAN DER PLANK (J. E.), 1968. — Disease resistance in plants. Academic Press, New York et Londres, 206 p.
- VISWANATHAN (T. S.), 1964. — Behavior for *Ustilago scitaminea* Syd. obtained from diverse localities in India. *Mycopath. Mycol. Appl.*, **23**, p. 203-209.
- 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.* vol. 45, p. 2012-2031.
- WATSON (I. A.), 1958. — The present status of breeding disease resistant wheats in Australia. *Agr. Gaz. N. S. Wales*, **69**, p. 630-660, cité par VAN DER PLANK, 1968.
- WARD (H. M.), 1882. — Researches on the life-history of *H. vastatrix*, the fungus of the « coffee leaf disease ». *Journ. Linnean Soc. (Botany)*, **19**, p. 299-335.

WARD (H. M.), 1902. — On the relations between host and parasite in bromes and their brown rust, *P. dispersa* (Eriths). *Ann. Bot.*, **16**, p. 233-315.

WELLMAN (F. L.), 1955. — Past and present investigations on the common coffee rust, and their importance for Tropical America. Report to FEDECAME, 74 p. dact.

WELLMAN (F. L.), 1961. — Coffee. World crops series, Leonard Hill (Books), Londres, et Interscience Publishers, New York, 488 p.

WELLMAN (F. L.), 1970 a. — Announcement of coffee rust in Brazil. *Pl. dis. Repr.*, **54**, p. 355.

WELLMAN (F. L.), 1970 b. — The rust *Hemileia vastatrix* now firmly established on coffee in Brazil. *Pl. dis. Repr.*, **54**, p. 539-541.

GOUJON (M.). — **Considérations à propos de la résistance des plantes. Le cas particulier des caféiers attaqués par les rouilles orangée et farineuse.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XV, n° 4, oct.-déc. 1971, p. 308-328, fig., tabl., réf.

GOUJON (M.). — **Considerations relating to plant resistance. The special case of coffee-trees attacked by orange and floury rust.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XV, n° 4, oct.-déc. 1971, p. 308-328, fig., tabl., réf.

A l'heure actuelle, on admet communément que les relations qui unissent un parasite à son hôte peuvent être de deux types :

It is presently commonly assumed that relations between a parasite and its host can be of two types :

— Le type vertical qui fait intervenir un nombre réduit de gènes et qui d'après Flor se traduit par la correspondance de chaque facteur de virulence à un unique facteur de résistance totale.

— The vertical type, which involves a small number of genes and which according to Flor results in the correspondence of each virulence factor with a single total resistance factor.

— Le type horizontal qui implique un fonctionnement polygénique et se traduit par la correspondance d'un pool de facteurs d'agressivité avec un ensemble de facteurs de résistance partielle.

— The horizontal type, which implies a polygenic function and results in the correspondence of a pool of aggressiveness factors with a collection of partial resistance factors.

Les études concernant le système caféier-*Hemileia vastatrix* ont eu pour but essentiel de préciser les mécanismes génétiques de la résistance dans le cadre vertical. Les travaux de l'équipe du CIFC d'Oeiras au Portugal, en particulier, ont permis de mettre en évidence six gènes dominants capables d'assurer de façon différentielle l'immunité des caféiers en butte aux attaques des races d'*H. vastatrix* actuellement connues.

The main object of the studies relating to the *Hemileia vastatrix*-coffee-tree system was to specify the genetic mechanisms involved in the resistance of the vertical type. The work of the CIFC team at Oeiras, Portugal, made it possible, in particular, to show six dominant genes which could provide, in a differential manner, for immunity of coffee-trees exposed to attacks by *Hemileia vastatrix* races presently known.

L'utilisation raisonnée de ces gènes doit permettre, en principe, d'éviter les attaques de rouille ; cependant, il convient de préciser, d'une part, que leur « force » et par suite leur intérêt est variable, d'autre part, que leur usage inconsidéré peut aboutir à de véritables catastrophes.

The judicious use of these genes should make it possible, in principle, to avoid rust attacks ; however, it should be specified, on the one hand, that their « strength » and consequently their value varies, and on the other hand, that their indiscriminate use may lead to real catastrophes.

GOUJON (M.). — **Betrachtung über die Resistenz, der Pflanzen. Der Sonderfall der von Orangegelebrust und mehligem Rost befallenen Kaffeebäume.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XV, n° 4, oct.-déc. 1971, p. 308-328, fig., tabl., réf.

GOUJON (M.). — **Consideraciones acerca de la resistencia de las plantas. Caso especial de los cafés atacados por las royas anaranjada y harinosa.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XV, n° 4, oct.-déc. 1971, p. 308-328, fig., tabl., réf.

Gegenwärtig wird allgemein angenommen, dass die zwischen einem Schädling und einem Wirt entstehenden Beziehungen von zweierlei Typen sind :

Hoy día se admite comunamente que las relaciones entre un parásito y su planta huésped pueden ser de dos tipos :

— der vertikale Typ, bei dem eine geringe Anzahl von Genen eingreifen und der nach Flor dadurch zum Ausdruck kommt, dass jeder Virulenzfaktor einem einzigen total-resistenten Faktor entspricht ;

— El tipo vertical, con la intervención de un número reducido de genes, y que según Flor se expresa en la correspondencia de cada factor de virulencia a un único factor de resistencia total.

— der horizontale Typ, der eine polygenische Wirkungsweise voraussetzt und dadurch zum Ausdruck kommt, dass ein Pool aggressiver Faktoren einer Gesamtheit von teil-resistenten Faktoren entspricht.

Die Untersuchungen über das System Kaffeebaum- *Hemileia vastatrix* bezwecken im wesentlichen die genetischen Zusammenhänge der Resistenz im vertikalen Rahmen zu klären. Die Arbeiten des Teams der CIFIC von Oeiras in Portugal namentlich ermöglichten den Nachweis von sechs dominanten Genen, die imstande sind auf differenzielle Weise die Immunität der von den gegenwärtig bekannten *Hemileia vastatrix* Rassen befallenen Kaffeebäume zu gewährleisten.

Die systematische Verwendung dieser Gene sollte im Prinzip zu einer Verhütung der Rostbefälle führen ; es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass einerseits ihre Wirkung und demnach ihr Interesse veränderlich ist und andererseits ihr unüberlegter Gebrauch zu wahren Katastrophen führen kann.

— El tipo horizontal, que envuelve un funcionamiento poligénico y se expresa en la correspondencia de un pool de factores de agresividad con un conjunto de factores de resistencia parcial.

El objeto esencial de los estudios relativos al sistema café- *Hemileia vastatrix* era precisar los mecanismos genéticos de la resistencia en el tipo vertical. Los trabajos del equipo del CIFIC de Oeiras en Portugal, en particular, permitieron poner de relieve seis genes dominantes capaces de asegurar de modo diferencial la inmunidad de los cafés expuestos a los ataques de las razas de *Hemileia vastatrix* actualmente conocidas.

Con la utilización razonada de dichos genes debe ser posible, en principio, evitar los ataques de la roya ; sin embargo cabe señalar, por una parte, que su « fuerza » y por consiguiente su interés son variables y, por otra parte que su uso inconsiderado puede provocar verdaderas catástrofes.

## ERRATUM

**Possibilités d'amélioration de l'expérimentation sur cacaoyers**, par R. LOTODÉ, article paru dans *Café Cacao Thé*, n° 2, 1971, p. 91-104.

— Page 94, colonne gauche, de la 8<sup>e</sup> à la 12<sup>e</sup> ligne, lire : «  $y = \frac{a}{x}$  (a étant la variance des productions individuelles). Le coefficient b, introduit, chiffre le degré d'association des arbres de production comparable. Notons que la valeur de b... ».

— Page 97, colonne droite, 16<sup>e</sup> ligne, lire « Toutefois, le coefficient b devenant plus faible... ».

Phyt.

T a A

## ERRATUM

**Considérations à propos de la résistance des plantes. Le cas particulier des caféiers attaqués par les rouilles orangée et farineuse**, par M. GOUJON, article paru dans *Café Cacao Thé*, n° 4, 1971, p. 308-328.

- Page 309, colonne de gauche, 10<sup>e</sup> ligne, lire « interactions » et non « interventions ».
- Page 321, légende de la figure 2, lire : « les dates correspondant à la première découverte de l'*H. vastatrix* sont en italique et celles qui sont relatives à la découverte de l'*H. coffeicola* en caractères droits ».
- Dans l'ensemble du texte, les gènes de virulence doivent être lus v et non V.

S 2 38