

ÉTUDE COMPARÉE DU POUVOIR PATHOGÈNE SUR SEMENCEAUX DE *THEOBROMA CACAO* DES ESPÈCES DE *PHYTOPHTHORA* PARASITES DU CACAOYER

Analyse des éléments du pouvoir pathogène de *Phytophthora palmivora* et de *P. megakarya*

G. BLAHA

Phytopathologiste à l'IRCC *

R. LOTODÉ

Biométricien à l'IRCC *

INTRODUCTION

Les travaux effectués dans le Service de phytopathologie de l'IRCC à Montpellier sur des isolats de *Phytophthora* d'espèces responsables, à travers le monde, de la pourriture brune des cabosses, ont porté sur la comparaison et l'analyse du pouvoir pathogène de ces espèces sur cacaoyers au stade semenceau. Compte tenu des problèmes socio-économiques qui se posent avec de plus en plus d'acuité dans les pays les plus sévèrement atteints par cette affection, allant jusqu'à remettre en cause l'existence même de la cacaoculture dans ces pays, il est en effet souhaitable, en vue de rendre fiables les techniques de sélection précoce du matériel végétal et d'améliorer les moyens de lutte chimique, de mieux connaître les relations entre l'hôte et son

parasite dans les divers systèmes existants. Tout en laissant apparaître les limites de ses possibilités, l'expérimentation sur très jeunes plants a contribué à parfaire ces connaissances, en particulier, à dégager des caractéristiques essentielles permettant d'établir des analogies avec d'autres modèles de relations hôte-parasite. Nous avons pu ainsi donner aux phénomènes mis en évidence des interprétations proches de celles actuellement émises en pareil cas.

En ce qui concerne plus spécialement *Phytophthora palmivora* et *P. megakarya*, l'analyse des éléments du pouvoir pathogène de ces espèces révèle des différences importantes.

Ce travail a été réalisé avec le concours de Mme C. Herail et de M. D. Bieysse, assistants au Laboratoire de phytopathologie à l'IRCC, Montpellier et de M. Brouat, dessinateur à l'IRCC.

Nous exprimons nos remerciements à M. Muller, chef du Service de phytopathologie de l'IRCC, dont les conseils ont contribué à la rédaction de cet article.

* Service de phytopathologie de l'IRCC, B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex.
Service de biométrie de l'IRCC (même adresse).

RAPPEL DES DONNÉES ACQUISES ET OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Distinction actuelle des espèces en cause

Les *Phytophthora* sp. du cacaoyer (*Theobroma cacao*) occasionnent sur cette plante de nombreuses maladies en raison de la diversité des organes attaqués. La pourriture des fruits demeure de loin la manifestation parasitaire la plus importante, car elle est, économiquement, la plus préjudiciable pour les pays producteurs de cacao.

Les données recueillies sur la pourriture brune des cabosses dans les différents pays concernés, en particulier sur l'épidémiologie, la sensibilité des cultivars et les pertes enregistrées, font ressortir, lorsqu'elles sont confrontées, de nombreuses divergences. Si les symptômes sur fruits sont apparemment proches ou analogues, la variabilité qui apparaît sur le terrain est suffisamment éloquente pour mettre en cause l'intervention de plusieurs espèces de *Phytophthora* :

— les lieux de conservation préférentiels diffèrent : si les écorces et les coussinets floraux de la plante hébergent le pathogène en Côte d'Ivoire, le sol apparaît, au Cameroun, comme la principale source d'infection ;

— la propagation de la maladie n'obéit pas au même schéma : pluridirectionnelle en Afrique occidentale (Côte d'Ivoire, Ghana) et en Amérique centrale (Mexique), typiquement ascendante du sol vers les branches en Afrique centrale (Cameroun) ;

— infection typiquement systémique à travers le pédoncule dans les régions où le champignon est hébergé par les coussinets floraux (Côte d'Ivoire, Ghana) ;

— la réaction d'un même cultivar peut être variable d'une zone de cacaoculture à une autre : par exemple Scavina 6, résistant au Brésil, est vulnérable au Cameroun ;

— enfin, les taux de pertes sont extrêmement inégaux : 10 à 15 % en Côte d'Ivoire, 20 à 25 % au Brésil, 50 % et plus au Nigeria, au Cameroun et dans certaines régions togolaises.

Parmi les nombreux travaux entrepris pour distinguer entre eux les *Phytophthora* responsables de la pourriture brune des cabosses, les plus récents ont mis l'accent sur les aspects morphologiques et caryologiques de ces champignons. C'est ainsi que l'espèce *palmivora* (Butl.) Butler, considérée

pendant longtemps comme la seule espèce rencontrée mondialement sur cacaoyer, a été scindée d'abord en deux formes morphologiques, MF1 et MF2, distinctes des souches atypiques (Waterhouse, 1974) ; cette distinction a été ensuite poussée plus loin conduisant à quatre formes morphologiques, MF1, MF2, MF3 et MF4, MF3 à partir des MF2 (Sansome *et al.*, 1975), et MF4 à partir des atypiques (Griffin, 1977), le groupe des atypiques étant maintenu. Actuellement, ces formes morphologiques ont été rattachées à différentes espèces de *Phytophthora*, ou ont été individualisées en espèces nouvelles (Newhook *et al.*, 1978 ; Brasier et Griffin, 1979) :

— MF1 est considérée comme l'espèce *palmivora* (Butl.) Butler emend. Brasier et Griffin (1979) ; sa répartition géographique est universelle.

— MF2 présente des affinités avec *Phytophthora palmivora*, sauf en ce qui concerne la configuration de l'oogone, mais sa présence sur cacaoyer ne serait pas reconnue.

— MF3 est décrite comme une espèce nouvelle, *Phytophthora megakarya* (Brasier et Griffin, 1979), ce qui confirme la distinction déjà établie par Faber et Maublanc dès 1909 au Cameroun entre *P. palmivora* et *P. faberi* Maubl., distinction qui ne fut cependant pas retenue (Waterhouse, 1970). Ce morphotype se rencontre d'ailleurs essentiellement au Cameroun, au Nigeria (Griffin *et al.*, 1977), au Togo (Loho Kossi, 1980 ; Djiekpor *et al.*, 1982) et dans le Sud-Est asiatique. S'ajoutant aux différences d'ordre morphologique, une distinction fondamentale a été faite entre MF3 et MF1 (Sansome *et al.*, 1975) : MF3 possède cinq à six chromosomes de grande taille, d'où le symbole « L » (= large), que l'on associe à ses diverses souches et le nom spécifique de *megakarya* qui leur a été donné ; MF1 en possède neuf à douze, mais de petite taille, ce qui lui fait attribuer le symbole « S » (= small) par les auteurs de cette distinction.

Si les pertes dues à la pourriture brune des cabosses s'élèvent à environ 20 % de la production mondiale, 50 % de ces pertes sont attribuées à *Phytophthora megakarya* ; il faut d'ailleurs bien noter que les pays possédant cette espèce subissent les pertes les plus graves : c'est le cas du Cameroun où plus de 50 % de la production nationale est détruite, notamment dans la partie occidentale de ce pays, où les pluies, hautement favorables au pathogène, entraînent des pertes de 70 à 80 %.

— MF4 a des caractères très proches de *Phytophthora capsici* Leonian (Zentmeyer *et al.*, 1979). De type chromosomique « S » (Brasier et Medeiros, 1978), il est très répandu en Amérique tropicale et aurait été également signalé au Cameroun (Bakala, 1979).

— En ce qui concerne le groupe atypique, sa présence sur cacaoyer a été signalée dans de nombreux pays africains tels que l'Angola et la Sierra Leone (Turner, 1960), le Cameroun (Huguenin et Boccas, 1971), le Congo (Huguenin et Boccas, 1973) et le Brésil (Kellam, 1979). Babacauh (1980) a montré que beaucoup de ces formes atypiques de faible activité parasitaire sur cabosse (1 % au Congo, 4 % en Côte d'Ivoire) se rapprochent davantage de *P. citrophthora* Leonian que des autres espèces du groupe II de Waterhouse par leurs caractéristiques culturelles et biochimiques.

Objectifs de l'étude entreprise

L'étude des relations existant entre ces différentes espèces et la plante hôte ne peut être approfondie dans les pays producteurs, faute de pouvoir

donner à cette étude son caractère comparatif indispensable : dans chaque pays, on ne peut étudier que les souches locales, du fait de l'impossibilité d'introduire des souches étrangères pour des raisons évidentes de sécurité phytosanitaire. Au contraire, nous trouvant, à Montpellier, hors des zones de production cacaoyère, nous pouvons conduire des études comparatives sur des souches de provenances les plus diverses. Les travaux que nous avons entrepris ont pour but de mieux connaître les différentes espèces en cause afin surtout de définir les critères les plus commodes pour leur distinction. Parmi ces critères de distinction, le pouvoir pathogène tient une place évidemment prépondérante.

En revanche, ne pouvant travailler régulièrement sur cabosses, nous sommes le plus souvent amenés à confronter le pathogène à des organes du cacaoyer autres que les fruits, tels que tiges et racines. Dans les deux cas, des semenceaux Amelonado, dans la grande majorité des essais, ont été utilisés selon un protocole expérimental bien précis. L'expérimentation sur fruits n'est survenue qu'à titre de contrôle. Les résultats la concernant n'apparaîtront qu'à titre indicatif à la fin de ce travail dans le paragraphe « Discussion ».

COMPARAISON ET ANALYSE DES POUVOIRS PATHOGÈNES

Pour étudier les relations hôte-parasite, nous avons recherché une méthode d'infection permettant des observations précises et des résultats reproductibles.

Tests sur racines

Ce sont les ghanéens qui ont pratiqué les premiers ce type de tests en infectant des fèves au tout début de leur germination (Asomaning, 1964; Amponsah *et al.*, 1973). En Côte d'Ivoire, Partiot (1976) devait développer la méthode sur fèves prégermées, mais aussi sur des boutures racinées : les résultats obtenus à partir des réactions des racines à l'infection devaient lui permettre de classer les six clones étudiés dans une échelle de sensibilité identique à celle établie lors des méthodes directes d'évaluation sur cabosses. Cette « uniformité des réponses » entre fruits et racines en Côte d'Ivoire fait dire à cet auteur qu'il est possible de mener à bien et rapidement un programme d'amélioration à l'aide de tests précoces de ce type.

Origine des souches étudiées

Les souches de *Phytophthora* étudiées à Montpellier ont toutes été isolées à partir de cabosses atteintes de pourriture brune et proviennent de divers pays producteurs de cacao :

- Afrique : Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Nigeria, São Tomé, Cameroun ;
- Amérique : Brésil, Mexique ;
- Sud-Asiatique : Sri Lanka.

Les correspondances « Code Montpellier-Pays d'origine », les symboles utilisés dans les figures et graphiques, ainsi que la description sommaire de chaque souche élevée sur milieu V8 standard * à 25 °C et à l'obscurité, se trouvent en annexe (p. 272).

* Milieu V8 standard. Préparation : 0,5 l de concentré de jus de légumes V8, additionné de 0,5 l d'eau distillée contenant 7,5 g de carbonate de calcium, chauffé à feu doux pendant 30 min, puis centrifugé à 10 000 tr/min pendant 10 min. Le surnageant est ajusté à 2,5 l avec de l'eau distillée. Gélifié à 1,5 %, il subit un passage à l'autoclave à 120 °C pendant 15 min. Son pH après stérilisation est de 5,8 à 5,9.

Matériel végétal

La variété de *Theobroma cacao* utilisée est un Amelonado originaire de la station IRCC de Bingerville en Côte d'Ivoire. La raison de ce choix s'explique du fait que les fèves obtenues à partir de cabosses autofécondées ou interfécondées entre cacaoyers Amelonado constituent un matériel végétal relativement homogène au plan génétique. Plus précisément, Partiot (1976), dans ses tests de sensibilité à la pourriture brune en Côte d'Ivoire, a confirmé l'homogénéité de comportement des Forastero Amelonado face à l'hétérogénéité des Trinitario et des Forastero haut-amazoniens.

Expédiées par voie aérienne sous emballage étanche, les fèves parviennent à Montpellier démulcinées et enrobées de sciure de bois rouge stérile et humide. Dès réception, elles sont immédiatement mises à germer sur vermiculite * saturée en eau distillée stérile.

Technique d'infection artificielle

Principe

Après une mise au point portant sur le choix de l'inoculum (zoospores ou mycélium) et de son mode d'application (Blaha *et al.*, 1979), la technique d'infection retenue a été le repiquage des plantules dans de la vermiculite mélangée au broyat mycélien de la souche à étudier. Inspirée de la méthode utilisée au Ghana et en Côte d'Ivoire sur fèves prégermées, cette technique en diffère cependant essentiellement du fait que les cotylédons sont préservés de tout contact avec l'inoculum et que le système racinaire est seul soumis à l'agression.

Afin de permettre une comparaison rigoureuse de l'agressivité des différentes souches, on a standardisé le plus possible les conditions d'utilisation du matériel végétal d'une part, la préparation et l'application de l'inoculum d'autre part.

Conditions d'utilisation du matériel végétal

Les fèves sur vermiculite stérile et humide germent à température ambiante entre 25 et 30 °C. Les infections sont effectuées en cours de levée, c'est-à-dire dix à douze jours après la germination. A ce stade du développement, le système racinaire bien différencié présente un pivot et un chevelu de racelles latérales (photo A 1, p. 269).

Conditions de préparation et d'application de l'inoculum

Les souches de *Phytophthora* sont conduites sur V8 liquide à raison de 80 ml par flacon, à l'obscu-

rité et à 25 °C pendant vingt jours au maximum. Ces conditions de culture offrent l'avantage de fournir un mycélium presque exclusivement végétatif : le développement en milieu liquide et à l'obscurité réduit fortement la formation des sporocystes, et l'agitation des cultures tous les deux jours évite la libération de zoospores au moment du broyage, si toutefois des sporocystes se formaient.

Le jour de l'infection, les cultures sont lavées à l'eau distillée stérile et essorées sur des filtres en verre fritté. Les valeurs acides du pH des filtrats de culture inférieures à 5,0 situent le stade du développement des souches au stade *prématuration*. En effet, dans un travail préliminaire, les mesures du pH des filtrats de cultures sur V8 liquide ont montré que les croissances présentaient en fait quatre stades de développement bien distincts : un stade de jeunesse au cours duquel les valeurs du pH du milieu baissent de 5,8-5,9 à 4,0, un stade de prématuration où les valeurs se stabilisent entre 4,0 et 5,0, un stade de maturation avec des valeurs qui remontent de 5,0 à 7,0, enfin un stade de vieillissement ou de sénescence au cours duquel les pH sont supérieurs à 7,0 (nous donnons à titre d'exemples, dans la figure 1, les courbes du développement pondéral et les relevés correspondants des pH avec les trois souches : *palmivora* 0517, *megakarya* 0241 et *capsici* 0413).

Le mycélium retenu est pesé après réimbibition jusqu'à refus, puis broyé pendant une minute à raison de 10 g pour 100 ml d'eau distillée stérile.

Le broyat est dilué cinq fois, puis incorporé dans deux fois et demie son volume de vermiculite sèche et stérile. Le mélange est soigneusement effectué par petites fractions dans une boîte à gâteaux stérile (23 × 21 × 10,5 cm). On répartit ensuite ce substrat dans des godets, dans chacun desquels sont immédiatement repiqués quatre jeunes semenceaux préparés comme il est dit plus haut ; vingt semenceaux sont inoculés avec chaque souche (photo A 2). Tant que durent les observations, l'humidification est assurée à la base des godets par trempage dans l'eau distillée et l'éclairage journalier est de type naturel pour une température ambiante qui oscille entre 25 et 30 °C.

Résultats

Pour évaluer le pouvoir pathogène d'une souche par le « test racines », le critère d'appréciation principal et le plus facile à observer est le taux de mortalité à partir du nombre de plants détruits depuis le début de l'expérience, mais nous lui avons préféré le taux de survie, qui fait état de l'effectif subsistant à un moment donné (photos A 4 et A 5).

Parmi les nombreux essais effectués, nous donnons à titre d'exemples, dans la figure 2, les évolutions journalières des taux de survie obtenus sur

* Vermiculite : lamelles de mica expansé de la Société « Vermiculite et Perlite », 269, rue de la Garenne, 92000 Nanterre.

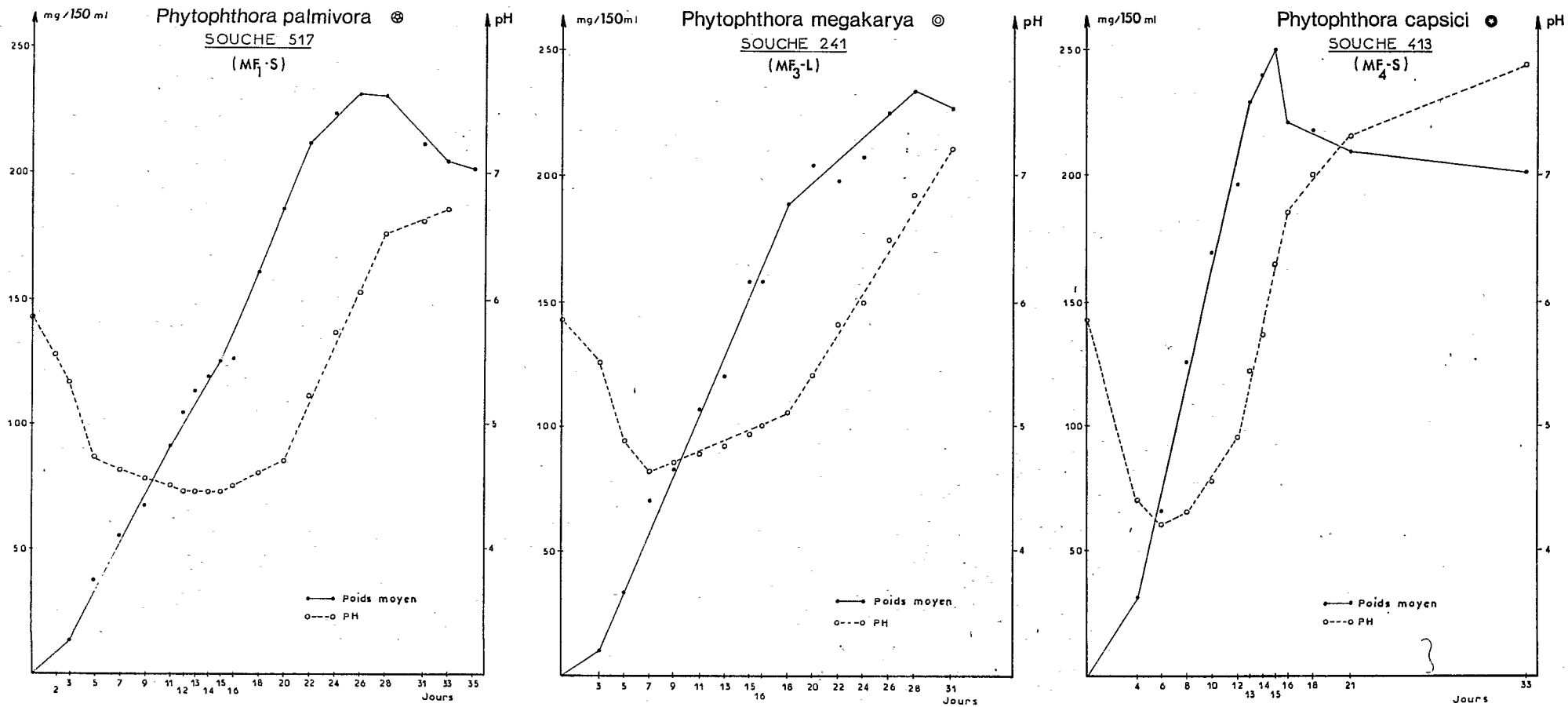


Fig. 1. — Evolution des poids et du pH lors du développement sur milieu V8 à l'obscurité et à 25 °C de trois souches de *Phytophthora* sp. du cacaoier

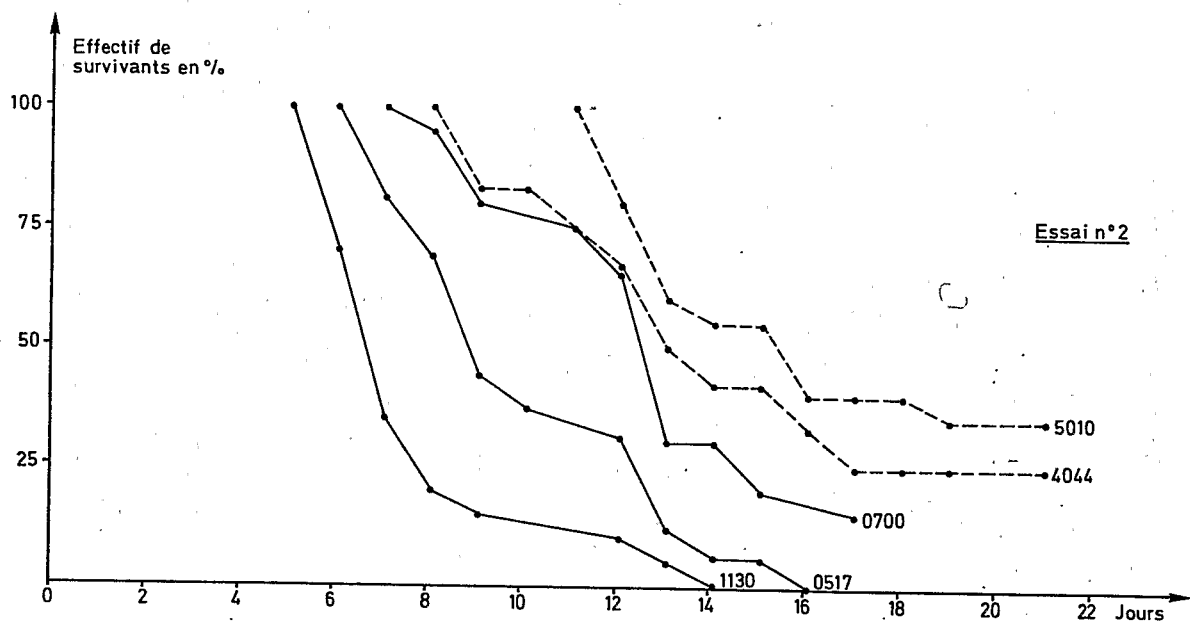
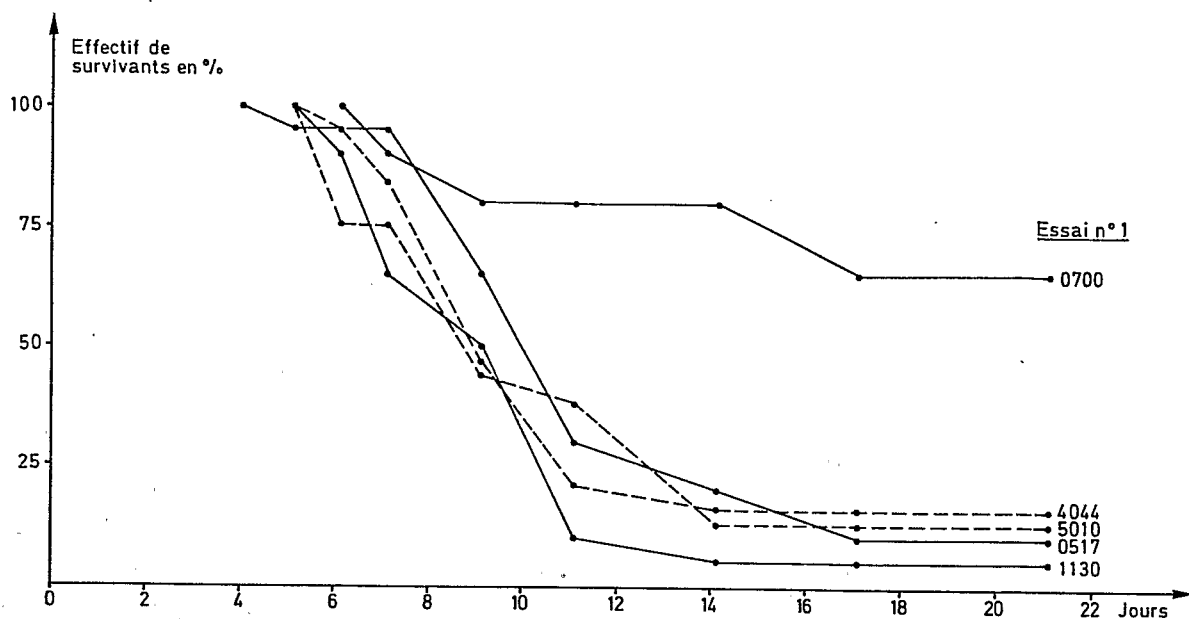


Fig. 2. — Tests sur racines avec un groupe de souches *P. palmivora* ⊗

les jeunes plants au cours de deux essais distincts, par le même groupe de souches *palmivora*. De même, on a représenté dans les figures 3 et 4, les taux de survie obtenus dans ces deux mêmes essais respectivement par un groupe de souches *megakarya* et par une souche *capsici*.

On constate qu'à l'intérieur d'une même espèce, certaines souches sont plus agressives que d'autres : *palmivora*

$\left\{ \begin{array}{l} 1130 = 0517 = 5010 = 4044 > 0700 \\ 1130 = 0517 > 0700 > 4044 > 5010 \end{array} \right.$

(1^{er} essai)

(2^e essai)

megakarya

$\left\{ \begin{array}{l} 0272 = 0255 = 0309 = 2132 > 1086 = 0288 > 0241 = 0600 \\ 0272 = 2132 > 1086 > 0309 = 0255 > 0288 > 0600 > 0241 \end{array} \right.$

(1^{er} essai)

(2^e essai)

Mais on remarque surtout que l'agressivité d'une même souche peut varier d'un essai à un autre :

— pour un même intervalle de temps, par exemple quinze jours après le repiquage dans les

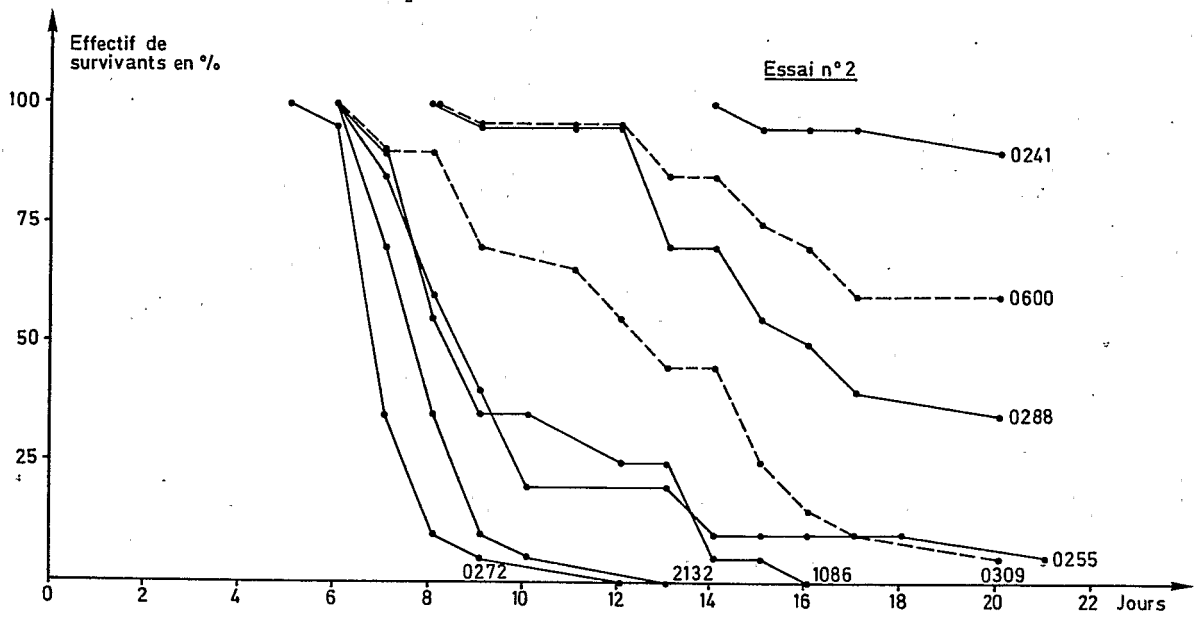
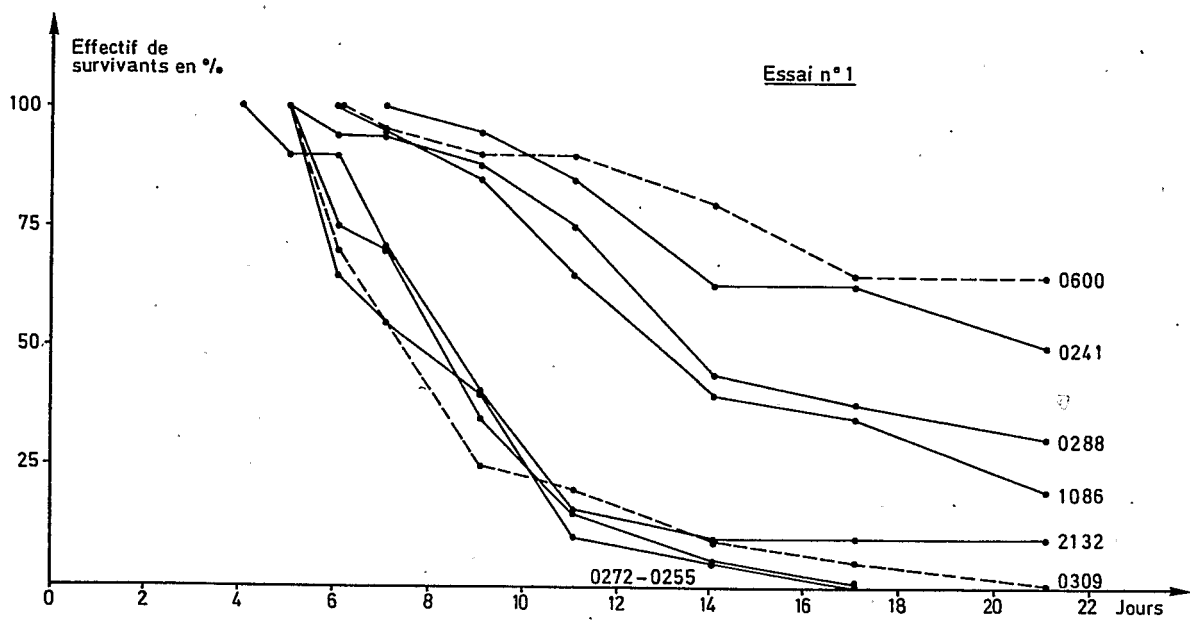


Fig. 3. — Tests sur racines avec un groupe de souches *P. megakarya* ©

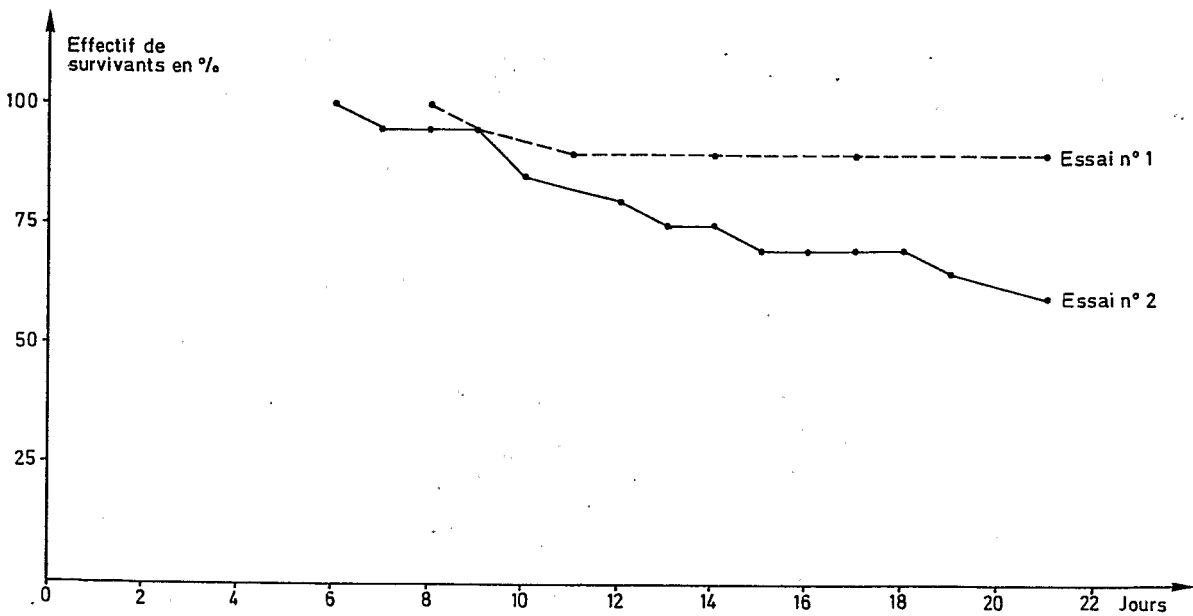


Fig. 4. — Tests sur racines avec *P. capsici* souche 0413 *

substrats infectés, on enregistre, d'un essai à l'autre, des écarts souvent importants :

Souches	1er essai (en %)	2ème essai (en %)	Écarts entre les 2 essais (en %)
<i>palmivora</i>	4044	84	58
	5010	87	45
	0700	80	25
<i>megakarya</i>	0255	97	75
	0288	58	45
	0241	37	5
	1086	62	95

De plus, le temps entre infection et apparition des premières mortalités (que l'on appellera ici *période de latence minimale*) varie d'une souche à l'autre, mais l'écart entre souches très agressives et souches peu agressives n'est pas reproductible d'un essai à l'autre :

— ainsi avec les souches *palmivora* (fig. 2), ces périodes de latence au premier essai sont de deux jours (entre les cinquième et septième jours), alors que dans le second essai, elles sont trois fois plus longues (six jours au lieu de deux, entre le sixième et le douzième jour);

— avec les souches *megakarya* (fig. 3), ces périodes de latence au premier essai sont de trois jours (entre les cinquième et huitième jours), mais dans le deuxième essai, l'étalement est beaucoup plus important puisqu'il atteint neuf jours (du sixième au quinzième jour), soit le triple du premier essai.

Conclusions

La méthode d'infection du système racinaire par un broyat mycélien incorporé à un substrat neutre comme la vermiculite, malgré une standardisation aussi parfaite que possible, ne permet pas une comparaison aisée des souches entre elles. De plus, le test sur racines, lorsqu'il est effectué avec une même souche, ne présente aucune reproductibilité dans le temps, qu'il s'agisse du nombre de plants détruits ou des périodes de latence minimales. Les taux de mortalité des plants dépendent essentiellement des conditions ambiantes, température et hygrométrie, mais surtout du stade de développement du système racinaire. Sur très jeunes plants, le système racinaire se développe rapidement, mais se subérifie également rapidement. Les résultats ne sont pas les mêmes si l'expérience débute avec des plants de dix-douze jours ou avec des plants de vingt-vingt-cinq jours : par exemple avec la souche 0517, les taux de mortalité sont alors respectivement de 80-100 % et de 40-30 %. Il semble que le pivot soit l'organe le plus atteint, car le plus prédisposé aux attaques (photo A 3).

Nous ajouterons encore deux remarques concernant les variations du taux de mortalité :

— la même souche, à des âges différents, ne donne pas les mêmes résultats, par exemple on a noté, avec la souche 0517, un taux de mortalité final compris entre 60-70 %, 80-100 %, 40-50 %, lorsque le champignon est âgé respectivement de quinze, vingt-cinq et soixante jours;

— si les semences sont démuçilaginées avec de l'hypochlorite de calcium, on note rapidement (en six-dix jours, par rapport aux témoins non infectés et quelle que soit la souche), un taux de mortalité inhabituel égal à 100 % (essai ayant porté sur les souches 0517, 5010, 0288, 0255, 0309, 0600 et 0413).

Tests sur épicotyles

Les tests sur racines ne donnant pas satisfaction, nous avons expérimenté sur épicotyles.

D'après Lawrence (1978), les tiges et les jeunes pousses sont, après les cabosses, les organes les plus appropriés à l'étude de la résistance des cultivars et des hybrides de cacaoyers : en effet, les résultats obtenus sur tiges, par cet auteur, ont donné des classements semblables à ceux obtenus après infections ponctuelles de cabosses attachées non blessées. Cette corrélation mise en évidence avec une souche de type MF1 du Costa Rica concernerait donc *Phytophthora palmivora*. Nous fondant sur cette étude et considérant que les dégâts sur racines sont plus difficiles à apprécier, c'est donc sur tiges de semenceaux que nous avons étudié les modalités gouvernant l'agressivité des différentes espèces de *Phytophthora* parasites du cacaoyer; cette méthode nous a apporté la plus grande somme d'informations.

Dans la recherche et l'évaluation des composants d'une résistance polygénique du piment à *P. capsici*, Pochard *et al.* (1980) ont distingué une superposition d'effets dans la relation hôte-parasite. La vulnérabilité de la plante hôte se décomposerait en trois éléments constitutifs simples auxquels correspondraient trois éléments de l'agressivité chez le champignon :

— une *réceptivité* (ou sensibilité intrinsèque Si) de l'hôte à laquelle correspond chez le parasite une agressivité indépendante des gènes de résistance (Ap);

— une *inductibilité* de la résistance (R_A) résultant d'une virulence A (V_A) du champignon, caractérisée par une absence ou un masquage d'éliciteurs de résistance;

— une *stabilité* de la résistance (R_B) dépendant d'une virulence B (V_B) à l'origine de la déstabilisation ou non par le champignon de la résistance induite.

Notre étude comparative, entreprise à la même époque, a abouti à des constatations analogues. Les études de Pochard font état d'interactions entre différents pathodèmes et différents pathotypes. Travaillant sur un seul pathodème de cacaoyer à génotype relativement uniforme, nous avons la possibilité de bien préciser les caractéristiques des différents pathotypes :

1. — *L'aptitude à l'installation du parasite*, notée au troisième ou au quatrième jour par la longueur des nécroses sur tiges décapitées, correspond à la notion de réceptivité de l'hôte à telle ou telle souche, car la taille des nécroses représente dans les conditions expérimentales adoptées tout aussi bien l'agressivité intrinsèque de chaque souche sur tiges d'Amelonado.

2. — *Les phénomènes particuliers consécutifs à l'infection*, liés à l'inductibilité d'une résistance chez la plante hôte d'une part et à la stabilité de cette résistance d'autre part, ont été mis en évidence en suivant le comportement infectieux de chaque pathotype après son installation, c'est-à-dire en suivant la cinétique des nécroses au-delà du troisième ou du quatrième jour, ou à la suite d'une « préinfection » :

— la technique des « surinfections » ou des contaminations successives à l'aide d'une même espèce ou à l'aide d'espèces différentes, permet de fixer, en fonction de l'inhibition obtenue sur des tiges préinfectées, le niveau du pouvoir inducteur de résistance du pathotype utilisé lors de la première contamination;

— les vitesses de progression des nécroses entre trois et six jours ou entre quatre et six jours, nous ont renseignés sur le comportement des espèces de *Phytophthora* après installation, c'est-à-dire sur leur possibilité de déstabiliser ou non la résistance induite.

3. — Nous avons enfin introduit dans le pouvoir pathogène un élément supplémentaire : le niveau de spécialisation parasitaire du pathotype mis en jeu. On a comparé à cet effet des souches *palmivora* et *megakarya* inoculées à des semenceaux de cacaoyers *T. cacao* présentant une hétérogénéité physiologique artificielle ou naturelle. Nous avons ensuite étendu cette expérimentation en utilisant d'autres espèces de *Theobroma*.

Nous signalons toutefois qu'un élément essentiel du pouvoir pathogène, la capacité à la pénétration ou capacité d'attaque des tissus superficiels de l'hôte, n'apparaît pas ici. Il n'a pu être étudié en raison du type d'expériences réalisées, où les conditions d'infection massive sur une blessure fraîche de la tige, comme dans le couple piment-*Phytophthora capsici* ou œillet-*P. parasitica*, assurent la pénétration simultanée d'hyphes en très grand nombre. Un seul essai, à titre de contrôle,

a été effectué sur épiderme de cortex de cabosse à l'aide de suspensions de zoospores et n'est mentionné qu'à titre indicatif dans la « Discussion » clôturant ce présent travail.

Aptitude à l'installation

Généralités

Les souches étudiées et le matériel végétal utilisé sont les mêmes que dans les tests sur racines.

Les souches de *Phytophthora* sont conduites sur V8 préparé de la façon habituelle, mais on le gélose à 1,5 % et on le coule en boîtes de Petri en matière plastique de 100 mm de diamètre.

En ce qui concerne l'élevage des plants de cacaoyer Amelonado, chaque fève, dix à douze jours après sa germination, est repiquée individuellement dans un pot en matière plastique (6 cm de diamètre sur 10 cm de hauteur), toujours sur vermiculite stérile humidifiée par capillarité. La croissance se fait pendant environ deux mois dans une salle de culture à 25 °C et à 80 % d'humidité, sous un éclairage de 12 h par 24 h, la valeur énergétique de l'éclairage au niveau des plants étant de 8 à 10 W/m².

Technique d'infection artificielle

Nous avons retenu la méthode d'inoculation sur section de tige décapitée mise au point par Pochard et Chambonnet sur piment (1971) et adaptée au cacaoyer par Daguene (1980). Extrêmement facile à réaliser sur des semenceaux âgés de soixante à quatre-vingts jours, elle permet de suivre, sur chaque plant, l'évolution basipète de l'infection le long de la tige à partir d'un moment et d'un point connus (schéma, voie 1, p. 255).

L'épicotyle est sectionné transversalement juste au-dessous de l'insertion pétiolaire de la première feuille et reçoit un inoculum constitué d'un disque mycélien de 3 mm de diamètre prélevé à l'emporte-pièce dans le front de croissance de cultures pures des agents pathogènes, élevées à 25 °C en boîtes de Petri et âgées de quatre jours. Après les infections, toutes les incubations ont lieu à 25 °C et en humidité saturante.

L'intensité de l'attaque est mesurée ici uniquement par la longueur des nécroses : les limites d'isolement des souches, dans les tissus apparemment sains, n'ont pas été recherchées en raison de la relation existant entre extension des nécroses et croissance des hyphes dans les tissus (Pochard, 1976) et démontrée sur cacaoyers par les écarts constants entre front des nécroses et avancée mycélienne pour une souche donnée à un instant donné (Daguene, 1982).

Résultats

La mesure des longueurs des nécroses après l'infection montre que l'installation sur les épico-

tyles sectionnés peut être plus ou moins aisée : nous donnons à titre d'exemple, dans le tableau I (p. 263), les classements obtenus avec des nécroses de quatre jours, pour deux essais A et B comportant chacun un assez grand nombre de souches mono-zoospores, 19 pour A, 15 pour B.

Toutes les souches ont provoqué des nécroses nettes, mais de tailles très différentes, que ces souches appartiennent ou non à la même espèce :

— par exemple avec *P. palmivora* (MF1), la souche 5010 provoque une nécrose deux fois plus importante que la souche 1107 (tableau I, A) et près de cinq fois plus grande que la souche 5022 (tableau I, B). Il en est de même avec *P. megakarya* (MF3), la nécrose de la souche 2184 étant deux fois plus importante que celle obtenue avec la souche 2182 (tableau I, B).

La diversité des réponses pourrait mettre en cause la pression de l'inoculum expliquant la taille différente de la nécrose obtenue avec la même souche dans deux essais distincts. Par exemple, la souche 0517 a donné une nécrose de 38,2 mm dans l'essai A et 47,4 mm dans l'essai B. Clergeau *et al.* (1978), dans le couple *P. capsici*-Piment, Athanassiou *et al.* (1981), dans le couple *P. cryptogea*-*Gerbera*, ont montré l'influence de la dose d'inoculum sur l'expression de l'agressivité au moment de l'installation ou de la pénétration des tissus de l'hôte. Mais l'analyse, effectuée à partir des rangs dans les divers classements obtenus par ces auteurs, donne pour une majorité d'isolats une corrélation positive entre ces classements. Nos résultats vont dans le même sens puisque, au cours d'essais étalés sur deux années consécutives d'expérimentation, 1979 et 1980, les mêmes souches se sont, en fonction des longueurs des nécroses au quatrième jour, statistiquement, toujours classées de la même façon les unes par rapport aux autres :

Août 1979 :

Souches	2131	2132	1107	1029	0517	1130
\bar{x} (N_{4j} en mm)	4,4	18	19,9	21	31,9	32,6
$S^2 x$	13,8	32,8	60,8	21,6	31,4	25,2
n	19	14	15	10	14	14

Septembre 1979 :

Souches	2131	2132	0517
\bar{x} (N_{4j} en mm)	12,8	40,5	45,7
$S^2 x$	70,1	701,1	88,7
n	24	22	20

Février 1980 :

Souches	2132	0517	1130
\bar{x} (N_{4j} en mm)	26,3	35,0	36,8
$S^2 x$	32,7	44,4	49,3
n	15	15	15

Avril 1980 :

Souches	2131	0241	1107	2132	1029	0413	1130	0517
\bar{x} (N_{4j} en mm)	15,8	22,2	27,3	28,9	30,3	30,7	36,2	35,6
$S^2 x$	9,4	9,9	23,8	17,5	21,9	34,0	7,3	12,6
n	12	12	12	12	12	12	12	12

Octobre 1980 :

Souches	0241	0413	0517
\bar{x} (N_{4j} en mm)	19,7	29,4	47,4
$S^2 x$	11,2	23,8	59,5
n	15	14	13

Souches : n° de code. \bar{x} (N_{4j} en mm) : longueur moyenne des nécroses à quatre jours, en mm. $S^2 x$: variance. n : nombre de plants mis à l'épreuve. (Classements selon le test de Duncan. Les souches non significativement différentes au seuil 0.05 étant sous le même crochet.)

Si donc les longueurs moyennes des nécroses, pour une même souche, varient en fonction de la dose d'inoculum et de l'environnement, l'analyse statistique fait apparaître pour les souches figurant dans deux ou plusieurs de ces classements une très bonne constance de classement. C'est le cas en particulier de trois de ces souches, 0241, 0413 et 0517, prises comme « souches références » à chaque essai et qui présentent les caractéristiques morphologiques des trois principales espèces : *Phytophthora palmivora* (0517), *P. megakarya* (0241) et *P. capsici* (0413). La position de ces trois souches dans les classements peut surprendre, en particulier lorsque la souche 0241 se classe comme peu agressive sur épicotyle, alors que *megakarya* est l'espèce la plus dommageable sur fruit, et que la souche 0517 se classe comme très agressive alors que *palmivora* est l'espèce la moins dommageable. Mais précisons encore une fois qu'il s'agit ici de déterminer, sur épicotyle blessé, l'aptitude à l'installation de quelques-unes des souches appartenant à chacune de ces espèces indépendamment de tout autre facteur. Il est certain que dans les conditions naturelles, les événements épidémiologiques et biologiques, entre autres le déroulement de la sporogénèse ou son abondance, sont propres à chaque espèce et ont un impact différent dans l'importance des dégâts occasionnés dans les diffé-

rents pays. Le choix de ces trois souches s'explique, répétons-le, par la position caractéristique qu'elles occupent dans les classements sur épicotyles et qui ne varie pas d'un essai à l'autre et non pour leur appartenance à telle ou telle espèce. Cette stabilité relative des souches 0517, 0413 et 0241, les unes par rapport aux autres, a permis de constater qu'il y avait une très forte dispersion des souches d'une même espèce d'une extrémité à l'autre des classements. On pouvait penser que les souches appartenant à une même espèce allaient être groupées. Il n'en est rien.

L'information la plus intéressante de cette première partie de notre étude est donc que l'une des principales composantes du pouvoir pathogène, l'*aptitude à l'installation*, se trouve caractérisée par une très forte variabilité suivant les souches malgré leur appartenance à une même espèce.

Phénomènes particuliers consécutifs à l'infection

Manifestation chez l'hôte d'une résistance induite par l'agression parasitaire

La cinétique du développement des nécroses sur les épicotyles de semenceaux Amelonado entre le quatrième et le sixième jour après l'infection permet de mettre en évidence l'existence de phénomènes particuliers consécutifs à l'infection et tout d'abord la manifestation chez l'hôte d'une résistance induite par l'agression parasitaire.

Mise en évidence

L'examen des tableaux I et II (p. 263, 264) montre que les classements obtenus quatre jours et six jours après l'infection sont différents. On constate en effet un changement de rang :

— dans le sens d'une progression plus rapide entre le quatrième et le sixième jour pour les souches 2132, 0272, 0309, 4044 (essai A), 2184 et 2182 (essai B);

— dans le sens d'une progression plus lente entre le quatrième et le sixième jour pour les souches 0801, 0700 (essai A), 5152, 0241 et 5010 (essai B).

Le tableau III (p. 265) met plus nettement en évidence le ralentissement ou l'accélération du développement des nécroses après le quatrième jour, surtout si on exprime ce développement en pourcent de celui observé avant le quatrième jour :

— Essai A : on observe un ralentissement pour la plupart des souches (16 sur 19), le ralentissement étant particulièrement important pour 1086 (— 62 %).

On note cependant une accélération nette pour 4044 (+ 29 %).

— Essai B : au-delà du quatrième jour, on observe, ici aussi, un ralentissement quasi général (11 sur 15) et même spectaculaire pour les souches 5092 et 2050 (— 80 %). L'accroissement des nécroses est environ deux fois moins rapide pour les souches 2185, 5010 et 2080.

Par contre, on note une accélération très marquée pour les souches 2184 (+ 35 %) et 2182 (+ 45 %).

Les variations, dans la cinétique du développement des nécroses entre les quatrième et sixième jours par rapport aux quatre premiers jours de l'infection, supposent l'existence de phénomènes particuliers consécutifs à l'infection :

— dans le cas du ralentissement de la vitesse de progression de l'agent pathogène, on peut penser à l'induction, par l'agression parasitaire, d'un mécanisme de résistance chez l'hôte;

— dans le cas de l'accélération de la vitesse de progression de l'agent pathogène, on peut penser qu'il n'y a pas induction de résistance (suppression de l'élicitation) ou que le parasite lui-même est capable de surmonter la résistance induite (Fritig, 1980);

— dans l'un et l'autre cas, l'agression aboutit à l'induction d'une résistance, mais celle-ci, en fonction de l'agression, garde (premier cas) ou perd (second cas) sa stabilité (Pochard, 1980).

Nous verrons ci-après (paragraphe « Comportements infectieux après installation ») l'interprétation que l'on peut donner de ces particularités du comportement infectieux, notamment dans le cas de *P. palmivora* et *P. megakarya*.

Modalités de la résistance induite chez l'Amelonado

Les modalités de l'induction de la résistance ont été suivies en pratiquant sur chaque plant une double infection selon une technique déjà utilisée par Clergeau sur le piment (1976) :

— on infecte l'épicotyle une première fois avec une souche Inf₁;

— trois jours plus tard, la partie nécrosée par Inf₁ est supprimée et la partie saine sous-jacente est de nouveau infectée par une souche Inf₂ (schéma, voie 3.1, p. 255).

Nous conviendrons d'appeler *préinfections* les premières infections, et *réinfections* les secondes infections.

- Préinfection (= première infection Inf₁)

On a porté, dans le tableau IV (1^o), p. 266, les résultats de trois essais, au cours desquels des épicotyles ont été infectés une première fois par des souches Inf₁ : 0517, 0413, 0241, 1130, 2131, 2132, 0600 et 6202. Les nécroses, N_{3j}, mesurées trois jours après, font ressortir les agressivités plus

ou moins fortes des pathotypes dans les systèmes étudiés : en cumulant les données des trois essais C, D et E, on obtient deux groupes extrêmes (tableau IV, 2°) :

- un groupe peu agressif avec $N_{3j} = 15,4$ mm ;
- un groupe très agressif avec $N_{3j} = 35,5$ mm, soit une valeur supérieure au double de la précédente ;

- les autres souches se répartissent entre ces deux groupes et sont toutes significativement différentes, confirmant une fois encore ce qui a été déjà vu pour la plupart de ces souches au sujet de leur aptitude à l'installation (cf. ci-dessus : paragraphe « Aptitude à l'installation »).

• Réinfection (= seconde infection Inf₂)

Après élimination des nécroses provoquées par les souches Inf₁, on infecte la partie saine sous-jacente avec un inoculum Inf₂ constitué par l'une des trois souches références qui, rappelons-le, se classent régulièrement comme :

- très agressive (0517) ;
- moyennement agressive (0413) ;
- peu agressive (0241).

Ces trois souches ayant été utilisées aussi comme inoculum Inf₁ lors des « préinfections », les deux infections successives sont faites soit avec la même espèce (préinfection intraspécifique), soit avec des espèces différentes (préinfection interspécifique).

Les témoins sont des semenceaux Amelonado décapités lors des préinfections mais non infectés ; ils le seront avec l'une des trois souches Inf₂ au moment des secondes infections et au même niveau que les plants réinfectés : ce sont les « témoins trois jours Inf₂ » sur lesquels, au bout de trois jours, les longueurs des nécroses permettent de discerner l'effet obtenu sur les plants réinfectés (tableau V, p. 267, schéma voie 3.2, p. 255).

- Cas d'un inoculum Inf₂ peu agressif : souche 0241

Dans le cas où la « préinfection » a été réalisée avec des souches peu agressives, le développement des nécroses est significativement plus lent que chez les témoins 0241 Inf₂.

Si la « préinfection » a été faite avec des souches fortement agressives, aucune différence n'apparaît par rapport aux témoins 0241 Inf₂.

- Cas d'un inoculum Inf₂ moyennement agressif : souche 0413

De façon quasi générale, la vitesse de développement des nécroses est significativement plus lente que chez les témoins 0413 Inf₂. Mais les écarts par rapport aux témoins vont en s'atténuant et finissent par disparaître avec les « préinfections » de plus en plus agressives (souche 6202 par exemple).

- Cas d'un inoculum Inf₂ très agressif : souche 0517

La vitesse de développement des nécroses obtenues avec 0517 est, avec toutes les « préinfections », significativement plus lente que chez les témoins 0517 Inf₂, l'écart va aussi en s'atténuant au fur et à mesure que l'agressivité des « préinfections » augmente.

La technique des contaminations successives, en confirmant le phénomène de résistance induite chez *Theobroma cacao* au stade plantule (Partiot, 1976 ; Daguinet, 1982), nous permet de distinguer trois modalités importantes à propos de cette induction de résistance :

- la première est que la souche la plus inductrice est la souche la moins apte à l'installation : en règle générale, en effet, moins la souche utilisée en première infection est agressive (préinfection faible), plus l'induction est forte (inhibition marquée des réinfections) et inversement, plus l'installation est forte, plus l'induction est faible.

A cette occasion, remarquons que l'aptitude à l'installation et l'activité inductrice apparaissent comme deux composantes du pouvoir pathogène liées l'une à l'autre par une relation inverse.

- La seconde modalité concerne l'aspect qualitatif du phénomène : la résistance induite ne semble pas être spécifique chez *Theobroma cacao* : l'inhibition des souches réinoculées Inf₂ a lieu, que la souche préinoculée Inf₁ appartienne ou non à la même espèce que Inf₂. Le rapport entre les longueurs des nécroses des plants réinfectés et des plants témoins (lorsque les plants réinfectés Inf₂/Inf₁ sont du type 0241/0241, 0413/0241 et 0517/0241 et les plants témoins correspondants 0241, 0413 et 0517) donne bien des valeurs qui sont toutes inférieures à 1 : 0,72, 0,77 et 0,68.

- La troisième modalité concerne l'aspect quantitatif du phénomène : le fait que les inhibitions observées en réinfection, sur une même souche Inf₂, soient plus ou moins fortes, montre que les activités inductrices des souches utilisées en préinfection (Inf₁) sont plus ou moins efficaces. Les rapports, déjà mentionnés,

$$\frac{\text{Réinfectés Inf}_2/\text{Inf}_1}{\text{Témoins correspondants Inf}_2}$$

donnent :

quand la souche 0241 est en position Inf₂ :

0,72 avec les réinfectés 0241 Inf₂/0241 Inf₁

0,83 avec 0241 Inf₂/0413 Inf₁

quand la souche 0413 est en Inf₂ :

0,77 avec 0413 Inf₂/0241 Inf₁

0,83 avec 0413 Inf₂/0413 Inf₁

0,88 avec 0413 Inf₂/0517 Inf₁

quand la souche 0517 est en Inf₂ :

- 0,68 avec 0517 Inf₂/0241 Inf₁.
- 0,77 avec 0517 Inf₂/0413 Inf₁
- 0,81 avec 0517 Inf₂/0517 Inf₁

Dans les trois cas, les classements des souches Inf₁ par ordre d'activité inductrice décroissante concordent et donnent 0241 > 0413 > 0517, et c'est lorsque la souche 0517 est en Inf₂ que les rapports sont les plus distincts.

C'est donc le choix convenable d'une souche « référence Inf₂ » (d'une sensibilité semblable à celle de la souche 0517) qui devrait permettre la détermination du degré de l'activité inductrice de tel ou tel pathotype utilisé en préinfection.

Comportements infectieux après installation

Au début du paragraphe « Manifestation chez l'hôte d'une résistance induite par l'agression parasitaire », nous avons vu que le comportement infectieux, après l'installation sur épicotyle décapité, semblait varier dans le sens d'une accélération pour certaines souches ou d'un ralentissement pour d'autres. Nous reprenons ici l'étude des progressions des nécroses sur Amelonado, plus spécialement en ce qui concerne *Phytophthora palmivora* et *P. megakarya*, les pathotypes étudiés avec ces deux espèces étant les plus nombreux.

Les résultats du paragraphe « Aptitude à l'installation ; résultats », compte tenu du type morphologique des souches étudiées, montrent qu'il n'y a pas, à première vue, de relations entre ce caractère spécifique et l'installation du parasite en début d'infection : les formes à faciès cultural radié stellé MF1 (S) et celles à faciès cultural radié cotonneux MF3 (L) se répartissent indifféremment dans toute la gamme d'agressivité après quatre jours (tableau I).

La dispersion est encore plus nette si l'on considère l'importance des nécroses au sixième jour (tableau II).

C'est le cas des souches MF3 de type chromosomique L (*P. megakarya*) avec lesquelles la rapidité d'extension des nécroses peut varier du simple au double :

MF3 (L) ⊙	N _{4j} en mm	N _{6j} en mm
2182	14,5	27,8
2181	24,6	40,0
2184	34,2	60,5

C'est aussi le cas des souches MF1 de type chromosomique S (*P. palmivora*) :

MF1 (S) ⊗	N _{4j} en mm	N _{6j} en mm
2185	28,9	37,7
2050	27,9	31,2
2080	36,4	43,5
2036	38,1	52,0
2037	38,3	58,4
2053	46,5	65,0

Si bien que nous aboutissons à un mélange des souches MF1-S et des souches MF3-L, que ce soit à quatre ou à six jours.

N° de codé	Types morphologiques	Types chromosomiques	N _{4j} en mm
2182 ⊙	MF3	L	14,5
2181 ⊙	MF3	L	24,6
2050 ⊗	MF1	S	27,9
2185 ⊗	MF1	S	28,9
2184 ⊙	MF3	L	34,2
2080 ⊗	MF1	S	36,4
2036 ⊗	MF1	S	38,1
2037 ⊗	MF1	S	38,3
2053 ⊗	MF1	S	46,5

N° de code	Types morphologiques	Types chromosomiques	N _{6j} en mm
2182 ⊙	MF3	L	27,8
2050 ⊗	MF1	S	31,2
2185 ⊗	MF1	S	37,7
2181 ⊙	MF3	L	40,0
2080 ⊗	MF1	S	43,5
2036 ⊗	MF1	S	52,0
2037 ⊗	MF1	S	58,4
2184 ⊙	MF3	L	60,5
2053 ⊗	MF1	S	65,0

Cette dispersion des représentants d'un même morphotype d'un bout à l'autre de la gamme d'agressivité nous a fait dire plus haut, lors du choix des trois souches références 0241, 0413 et 0517, que, bien que présentant des caractéristiques morphologiques spécifiques, une souche (la 0241 notamment) peut, à première vue, ne pas paraître représentative du pouvoir pathogène accordé en général à l'espèce à laquelle elle appartient. Les données brutes ci-dessus laisseraient supposer une absence totale de relation entre l'agressivité sur épicotyle et le type morphologique ou chromosomique donc spécifique pour la plupart des isolats expérimentés, notamment en ce qui concerne les souches MF1-S appartenant à *Phytophthora palmivora* et celles MF3-L appartenant à *P. megakarya*. Nous avons donc constaté que l'aptitude

à l'installation sur tiges de semenceaux Amelonado ne permettait pas la distinction des différentes espèces entre elles.

Cependant, il en est tout autrement si l'on tient compte du *ralentissement* ou de l'*accélération* de la progression des nécroses entre le quatrième et le sixième jour après l'infection exprimés en % des vitesses des progressions avant le quatrième jour (tableau III).

Nous avons vu que les réactions observées d'un essai à l'autre étaient statistiquement parfaitement comparables (paragraphe « Aptitude à l'installation »). En prenant l'exemple des souches références 0241, 0413 et 0517, et en ramenant à zéro la réaction de la souche 0517 dans les deux essais A et B, on note une constance de réactions des souches 0241 et 0413, les écarts par rapport à 0517 étant sensiblement les mêmes d'un essai à l'autre :

Essais	Souches		
	0517	0413	0241
A	0	- 15 %	- 31 %
B	0	- 12 %	- 28 %

Ceci nous autorise à cumuler les données obtenues au cours des deux essais A et B, plus spécialement les données concernant les MF1-S (*P. palmivora*) d'une part, et les MF3-L (*P. megakarya*) d'autre part. On obtient alors un « comportement infectieux moyen », qui, pour l'ensemble des souches *palmivora* (seize données), correspond à un ralentissement des nécroses assez important, de l'ordre de - 30 % de leur vitesse initiale, alors que pour l'ensemble des souches *megakarya* (douze données), ce ralentissement est faible, de l'ordre de - 6 %, autrement dit cinq fois moins marqué par rapport à *P. palmivora*. Ce phénomène s'est de nouveau confirmé dans d'autres essais, qui seront exposés plus loin.

Dans le cas précis des deux espèces, *palmivora* et *megakarya*, il semble que l'on assiste à une différence de stabilité de la résistance induite suivant les espèces pathogènes : en cours d'attaque, notamment au-delà du quatrième jour, les isolats *palmivora* sur *Theobroma cacao* subissent une inhibition beaucoup plus perceptible, conférant ainsi à la résistance induite un caractère relativement stable et durable. A l'opposé, en surmontant la réaction de défense de l'hôte, par une détoxification ou par une suppression progressive de l'élicitation, les souches *megakarya* provoqueraient une déstabilisation plus ou moins importante de la résistance induite. En conclusion, *au-delà de l'étape « installation »*, la compatibilité de *Phytophthora megakarya* et de *Theobroma cacao* se révèle supérieure à celle qui apparaît entre le cacaoyer et *Phytophthora palmivora*.

Niveau de spécialisation parasitaire

La compatibilité privilégiée, qui est apparue à l'issue du paragraphe précédent entre *Theobroma cacao* var. Amelonado et *Phytophthora megakarya*, traduirait en fait un niveau de spécialisation parasitaire supérieur de *megakarya* par rapport à *palmivora*. Afin de valider cette distinction fondamentale apparue entre *palmivora* et *megakarya*, nous avons poursuivi l'étude des comportements au cours de l'infection :

— sur des Amelonado *préconditionnés* par un facteur abiotique susceptible d'amplifier les systèmes de défense à l'agression, comparés à des Amelonado à l'*état nature*,

— sur des individus *hétérozygotes*, puisque issus d'une famille hybride ♀ UPA 402 × ♂ IFC 410, les parents étant de surcroît deux géniteurs de réaction différente à *P. palmivora* au niveau du fruit, UPA 402 partiellement résistant et IFC 410 sensible (Partiot, 1976);

— en mettant à l'épreuve d'autres espèces de *Theobroma*.

Différenciation sur semenceaux Amelonado natures et preconditionnés

L'hypothèse de travail avancée était de savoir si une réaction du cacaoyer à la progression de telle ou telle espèce de *Phytophthora* se trouvait modifiée, voire amplifiée, sous l'effet d'un facteur étranger, biotique ou abiotique et si dans de telles conditions la différenciation entre les espèces inoculées était rendue encore plus perceptible. Dans d'autres systèmes en effet, des variations importantes ont été observées sur l'expression de la résistance, par exemple, du piment à *P. capsici* à la suite de préinoculations virales (Pochard, 1981), ou de l'oeillet à *P. parasitica* après traitement par un fongicide systémique, l'éthyle phosphite de sodium (Davous, 1981). Notre choix s'est porté sur l'Aliette (éthyle phosphite d'aluminium de Rhône-Poulenc) en raison de sa faible efficacité fongicide observée par nous-mêmes et par Kogbo (1981) sur les *Phytophthora* sp. du cacaoyer.

Des semenceaux Amelonado, élevés comme précédemment sur vermiculite et de même âge, sont traités au pied par une solution commerciale formulée à 80 % de matière active. Chaque plant reçoit 58 mg de m.a. répartis en deux applications à trois jours d'intervalle. L'infection de l'épicotyle, après décapitation totale des semenceaux, est effectuée sept jours après la première application (schéma voie 2, p. 255). Des semenceaux non traités (NTr) constituent les lots témoins.

Les nécroses développées sur les plants traités (Tr) et sur les plants non traités (NTr) avec les souches *palmivora* (0517, 5010, 2130, 2185, 6202)

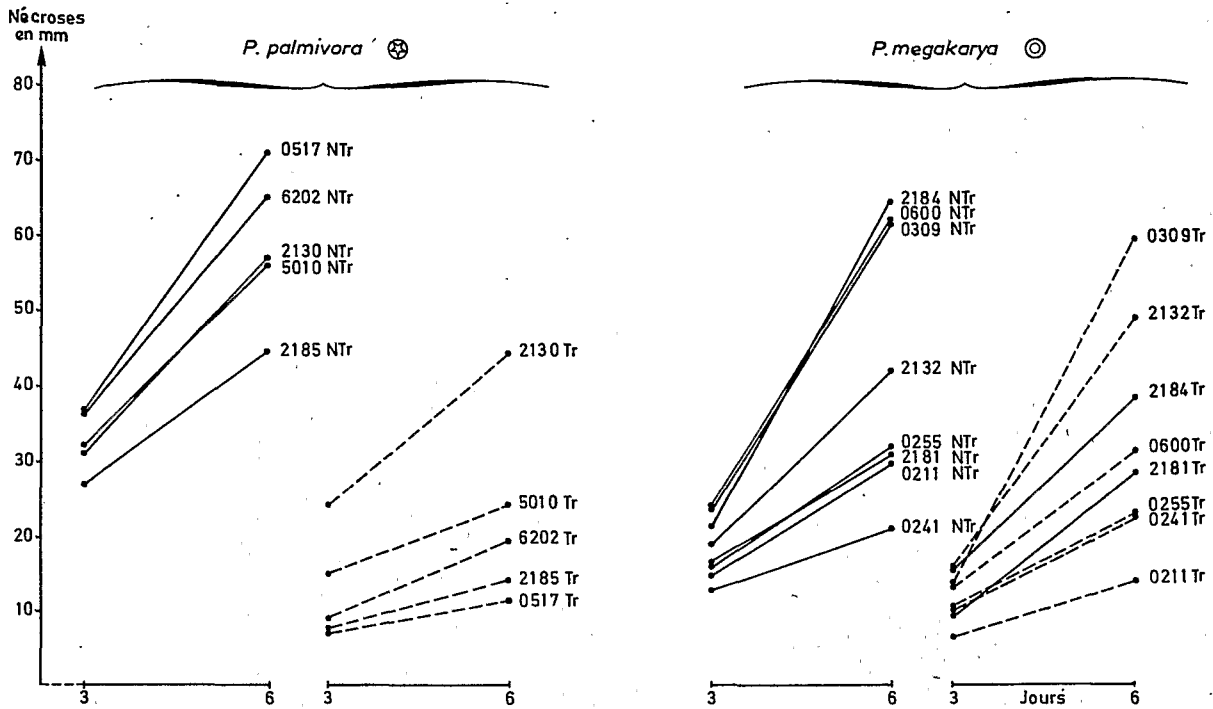


Fig. 5. — Agressivité à l'installation et comportement infectieux sur épicotyles de semenceaux Amelonado préalablement traités (Tr) ou non (NTr) à l'Aliette (58 mg m.a./plant/sol)

et les souches *megakarya* (0211, 0241, 0255, 0309, 0600, 2132, 2181, 2184) ont été mesurées trois jours et six jours après l'infection (tableau VI, p. 266, fig. 5).

Les résultats trois jours après l'infection entraînent les commentaires suivants :

— en ce qui concerne l'aptitude à l'installation sur les plants non traités (NTr), les souches *palmivora* montrent toujours une nette supériorité sur les souches *megakarya*, en moyenne + 65 %; c'est l'inverse sur les plants traités (Tr), puisque la réduction de la longueur des nécroses par rapport aux plants non traités (NTr) est pour l'ensemble des souches deux fois moins importante pour *megakarya* (- 29 %) que pour *palmivora* (- 56 %);

— en ce qui concerne les comportements en cours d'infection, au-delà du troisième jour, l'évolution des progressions des nécroses sur les plants Tr et NTr peut être illustrée par les rapports $\frac{6j - 3j}{3j - 0j}$, qui sont les pentes des régressions linéaires passant par l'origine après avoir placé en abscisses pour chaque souche la longueur de la nécrose au troisième jour et en ordonnées l'accroissement des nécroses entre les troisième et sixième jours.

• Sur plant NTr, avec les nécroses à *P. palmivora*, le test de Duncan montre que les rapports ne sont pas significativement différents :

2185	5010	6202	2130	0517
0,58	0,61	0,69	0,75	0,87

Le rapport moyen est inférieur à 1 ($t = 5,1^{***}$), alors que pris individuellement, les rapports sont inférieurs à 1 pour 5010, 2185, 6202 et non différents de 1 pour 0517 et 2130.

Avec *megakarya* sur plants NTr, les rapports $\frac{6j - 3j}{3j - 0j}$ pour l'ensemble des souches *megakarya* sont hétérogènes :

0241	2181	0211	0255	2132	0309	0600	2184
0,53	0,62	0,69	0,77	1,01	1,29	1,32	1,67

On peut classer les rapports calculés autour de 1

< 1 : 0241, 2181, 0211

1 : 0255, 2132

> 1 : 0309, 0600, 2184.

• Sur plants Tr, avec les nécroses à *P. palmivora*, les variances n'étant pas significativement différentes, nous avons adopté pour les comparaisons multiples, une variance commune. Le test de Duncan conduit au classement suivant :

0517	2185	5010	2130	6202
0,34	0,52	0,56	0,64	0,74

Les rapports des Tr sont tous significativement inférieurs à 1.

Les rapports $\frac{6j - 3j}{3j - 0j}$ des Tr sont semblables à ceux des NTr, excepté pour 0517 qui est significativement réduit.

Avec *P. megakarya*, les rapports extrêmes sont 0,63 et 2,07. Les variances étant hétérogènes, les comparaisons faites deux à deux ont donné le classement suivant :

2181	0255	0211	0241	0600	2184	2132	0309
0,63	0,80	0,83	0,95	0,97	1,15	1,64	2,07

Les rapports se classent autour de 1

< 1 : 2181

1 : 0211, 0241, 0255, 0600, 2184

> 1 : 0309, 2132.

Les rapports $\frac{6j - 3j}{3j - 0j}$ entre NTr et Tr sont semblables pour 0211, 0255, 0600, 2181 et 2184, ou significativement supérieurs dans le cas des traités (Tr) pour 0241, 0309 et 2132.

L'incidence de l'Aliette sur les mécanismes de défense de la plante semble se traduire essentiellement par une réduction de l'aptitude à l'installation, l'intensité de cette réduction n'étant cependant pas la même pour les deux espèces, puisque deux fois plus forte avec *palmivora*.

Que ce soit avec les souches *palmivora* ou avec les souches *megakarya*, les rapports $\frac{6j - 3j}{3j - 0j}$ semblables entre les plants Tr et NTr, montrent qu'il n'y a pas amplification des réponses au niveau des autres composantes de la résistance de l'Amelonado. Sauf rares exceptions, les comportements sur plants traités et sur plants non traités sont les mêmes : un cas sur cinq d'inhibition plus marquée avec *P. palmivora*, aucune inhibition sur *P. megakarya*, mais une stimulation des progressions plus forte dans trois cas sur huit. La valeur des rapports $\frac{6j - 3j}{3j - 0j}$ sur plants Tr et NTr traduit bien un *ralentissement général de la progression des nécroses* des souches *palmivora* (rapports inférieurs à 1) et un *comportement infectieux en progression constante* pour les souches *megakarya* (rapports proches ou supérieurs à 1) : *P. megakarya* montre une fois de plus sa capacité à déstabiliser toute forme de résistance induite chez son hôte.

Différenciation sur semenceaux hybrides

Un matériel végétal hybride, pour lequel la transmission des caractères de résistance (ou de sensibilité) à la pourriture brune, montre en général

une forte hétérozygotie au niveau des fruits (Blaha et Lotodé, 1977), pourrait mieux différencier *Phytophthora palmivora* et *P. megakarya*.

Des semenceaux issus du croisement ♀ UPA 402 × ♂ IFC 410, élevés sur vermiculite et âgés de soixante-dix jours environ, ont été infectés de la façon habituelle par dépôt d'un disque mycélien sur le sommet sectionné des épicotyles (schéma voie 1, p. 255).

La souche 0517 de *P. palmivora* et la souche 2184 de *P. megakarya* ont été utilisées pour cet essai comparatif en raison surtout de leur comportement infectieux différent, mais caractéristique au sein des groupes des autres souches des deux espèces (essais précédents sur semenceaux Amelonado). Deux cent quarante-cinq plants ont été infectés avec 0517 et cent trente plants avec 2184.

Réaction individuelle

Si on porte sur un graphique, pour chaque plant, en abscisse la longueur de la nécrose au troisième jour, et en ordonnée l'accroissement de la nécrose entre le troisième et le sixième jour, la pente et la variance de la droite de régression partant de l'origine et passant au plus près des points sont respectivement :

- 1,15 et 0,000 94 pour un (t) hautement significatif # 4,9*** avec la souche *P. palmivora* 0517 ;
- 1,92 et 0,014 pour un (t) hautement significatif # 7,8 avec la souche *P. megakarya* 2184.

Le rapport des progressions après et avant le troisième jour est peu différent de 1 dans le cas de *P. palmivora* 0517, mais égal à 1,92 dans le cas de *P. megakarya* 2184. La vitesse de progression de la souche *megakarya* entre trois et six jours, avec une accélération de 92%, est donc pratiquement le double de celle observée entre zéro et trois jours. Le calcul de (t) où interviennent les pentes respectives des deux souches est bien en faveur de *megakarya* (= 6,3).

La représentation graphique de la distribution des individus, selon la valeur de leur rapport $\frac{6j - 3j}{3j - 0j}$ par classes (fig. 6), montre que pour le caractère considéré (comportement infectieux après installation), cette distribution est unimodale dans le cas des infections avec *P. palmivora* 0517, de même avec *P. megakarya* 2184. Malgré l'hétérogénéité physiologique à laquelle a été confrontée chacune des souches, les progressions après installation sont demeurées spécifiques, et la réaction à la progression des nécroses le long des tiges, quand elle s'exprime, correspond bien chez le cacaoyer à une composante de la résistance de nature quantitative.

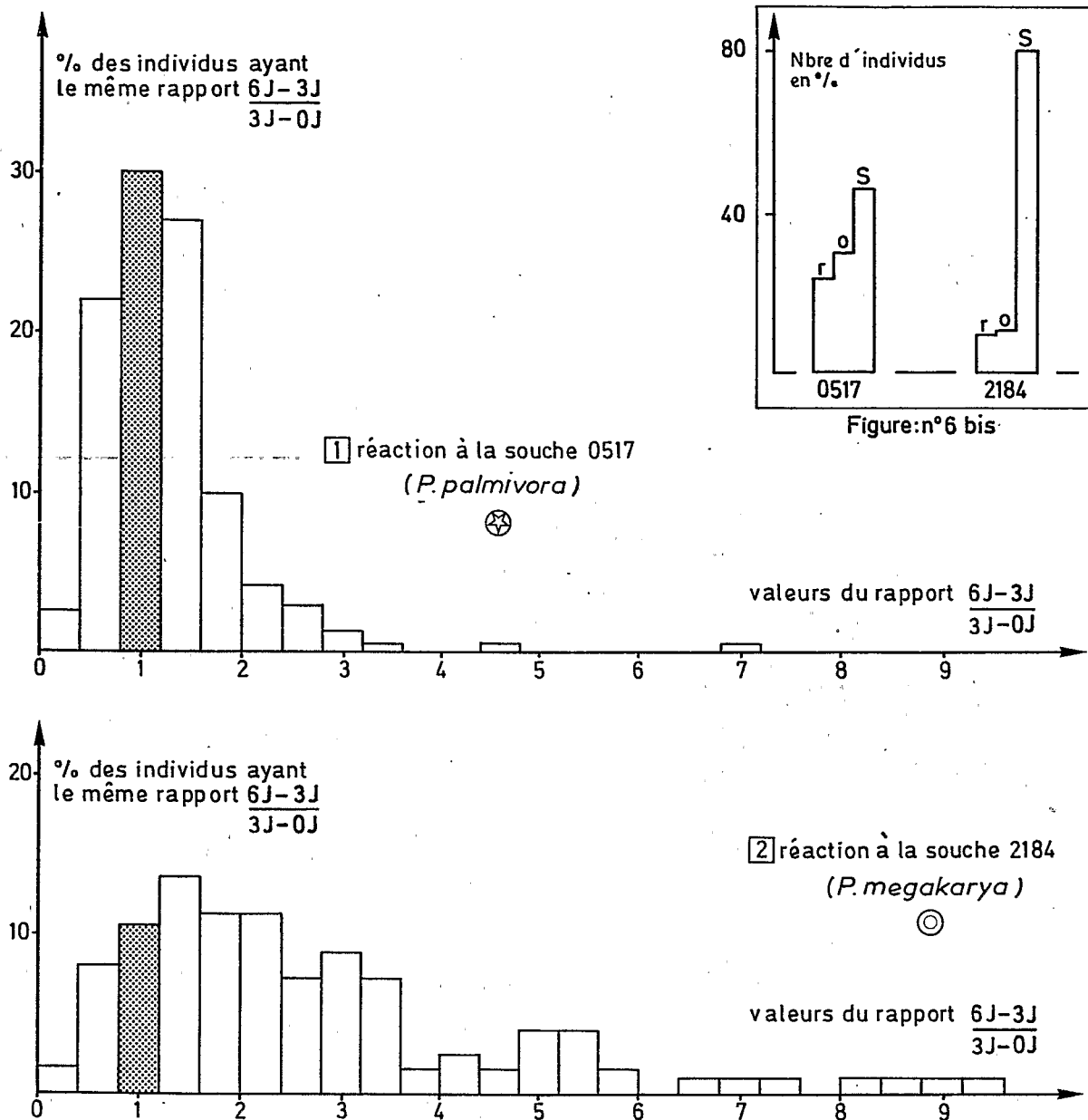


Fig. 6. — Infections sur semenceaux hybrides ♀ UPA 402 × ♂ IFC 410

Réaction par catégorie

Une analyse structurale de la famille hybride, en fonction des réactions individuelles des plants dans chaque cas (infections avec *P. palmivora* 0517 ou avec *P. megakarya* 2184), mérite une attention toute particulière.

En groupant les classes d'individus en trois catégories correspondant aux trois valeurs caractéristiques du rapport $\frac{6j-3j}{3j-0j}$, valeurs égales à 1, inférieures ou supérieures à 1, il apparaît une répartition, et une importance variable de ces catégories selon qu'il s'agit d'infections à *P. palmivora* ou à *P. megakarya* :

— la catégorie O — ensemble des classes où les individus sont apparemment sans réaction face au parasite, puisque les valeurs du rapport $\frac{6j-3j}{3j-0j}$ sont proches de 1 (0,8 à 1,2) — atteint 30 % dans le cas de *P. palmivora* 0517 et 10,4 % avec *P. megakarya* 2184 ;

— la catégorie S — classes d'individus sensibles, puisque la progression des nécroses est accélérée après le troisième jour, la valeur du rapport $\frac{6j-3j}{3j-0j}$ étant supérieure à 1 — s'élève à 46,5 % avec *P. palmivora* 0517 et à 80 % avec *P. megakarya* 2184 ;

— la catégorie R — classes d'individus résistants, la valeur du rapport $\frac{6j-3j}{3j-0j}$, inférieure à 1, traduisant une opposition plus ou moins forte aux progressions des nécroses — s'établit à 23,5 % en ce qui concerne *P. palmivora* 0517 et seulement à 9,5 % pour la souche *P. megakarya* 2184.

Dans le couple *P. parasitica-Hibiscus sabdariffa*, Follin (1981) a noté des variations de réaction de ce type dans des lignées F1, F2 et F3 de deux géniteurs, sensible et résistant.

La réaction face à *P. palmivora* apparaît finalement comme assez hétérogène, puisque les trois catégories sont représentées en assez forte proportion, 30 % (O), 23,5 % (R) et 46,5 % (S). La réaction face à *P. megakarya* est, par contre, beaucoup plus homogène, puisque 80 % des individus accusent une réaction de sensibilité (fig. 6-2). La spécialisation parasitaire de *P. megakarya* vis-à-vis du cacaoyer se montre, dans ce cas encore, bien supérieure à celle de *P. palmivora*. A la suite de cette observation, il apparaît que la connaissance parfaite des pathosystèmes en présence est primordiale, notamment pour toute opération de sélection à la maladie.

Différenciation sur des espèces de *Theobroma* autres que *T. cacao*

Des semenceaux âgés de trois mois et appartenant aux trois espèces *Theobroma bicolor*, *T. gran-*

diflorum et *T. microcarpum*, ont été inoculés avec *Phytophthora palmivora* (souche 0517) et *P. megakarya* (souche 2184).

Les infections obtenues sur des semenceaux de *Theobroma cacao* var. Amelonado, de même âge, ont servi de références aux divers systèmes étudiés.

Les résultats sont portés dans le tableau VII, p. 268 et la figure 7.

Dans les quatre systèmes étudiés, les installations de *P. palmivora* au troisième jour sont toutes supérieures à celles de *P. megakarya*.

Après le troisième jour avec *P. palmivora*, les progressions, exprimées par les rapports $\frac{6j-3j}{3j-0j}$, sont proches (*bicolor*, *microcarpum*) ou moitié moins fortes (*grandiflorum*) de celles présentées par cette même espèce sur Amelonado (photo B 6, p. 270). Il en est tout autrement avec *megakarya* pour qui toutes les progressions sont quasi insignifiantes par rapport à celles obtenues sur *T. cacao* var. Amelonado (photo B 7).

	Développement épigé		Développement hypogé	
	<i>cacao</i>	<i>bicolor</i>	<i>microcarpum</i>	<i>grandiflorum</i>
<i>Theobroma cacao</i>	1,75	0,25	0,17	0,09
<i>P. megakarya</i> (P. <i>palmivora</i>)	(0,54)	(0,44)	(0,61)	(0,27)

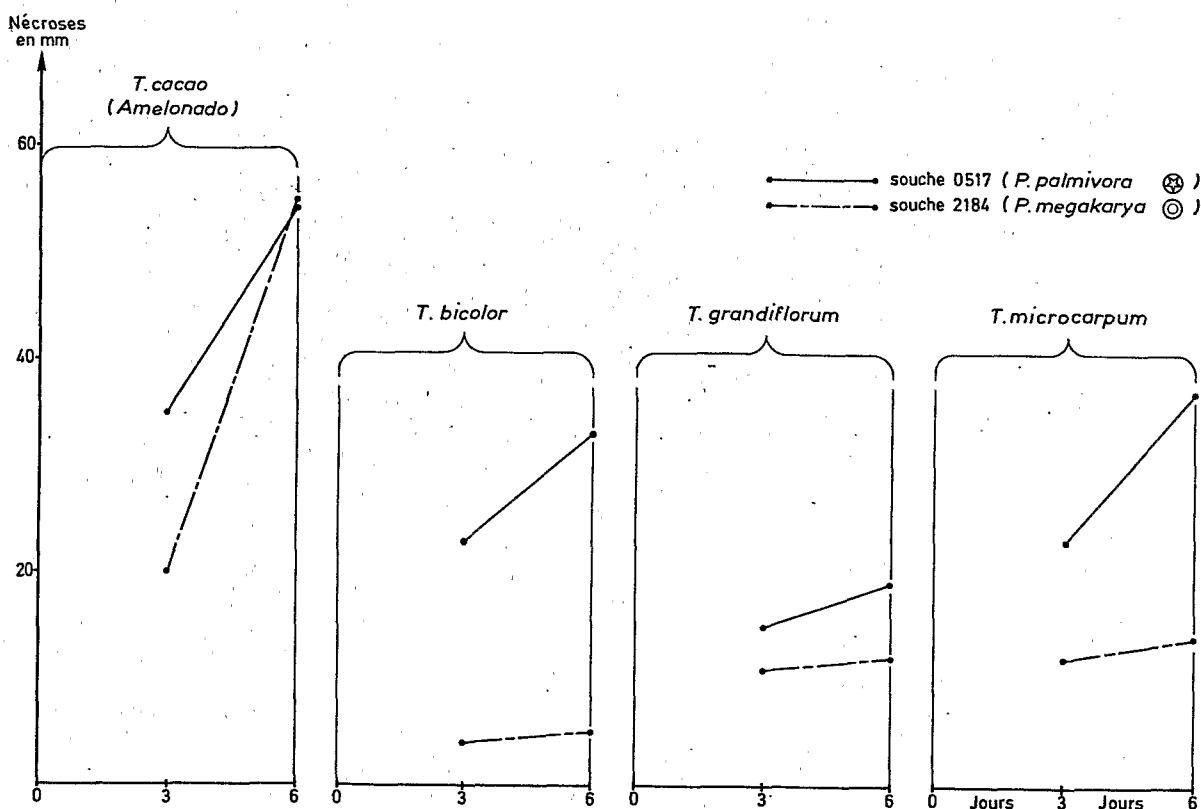
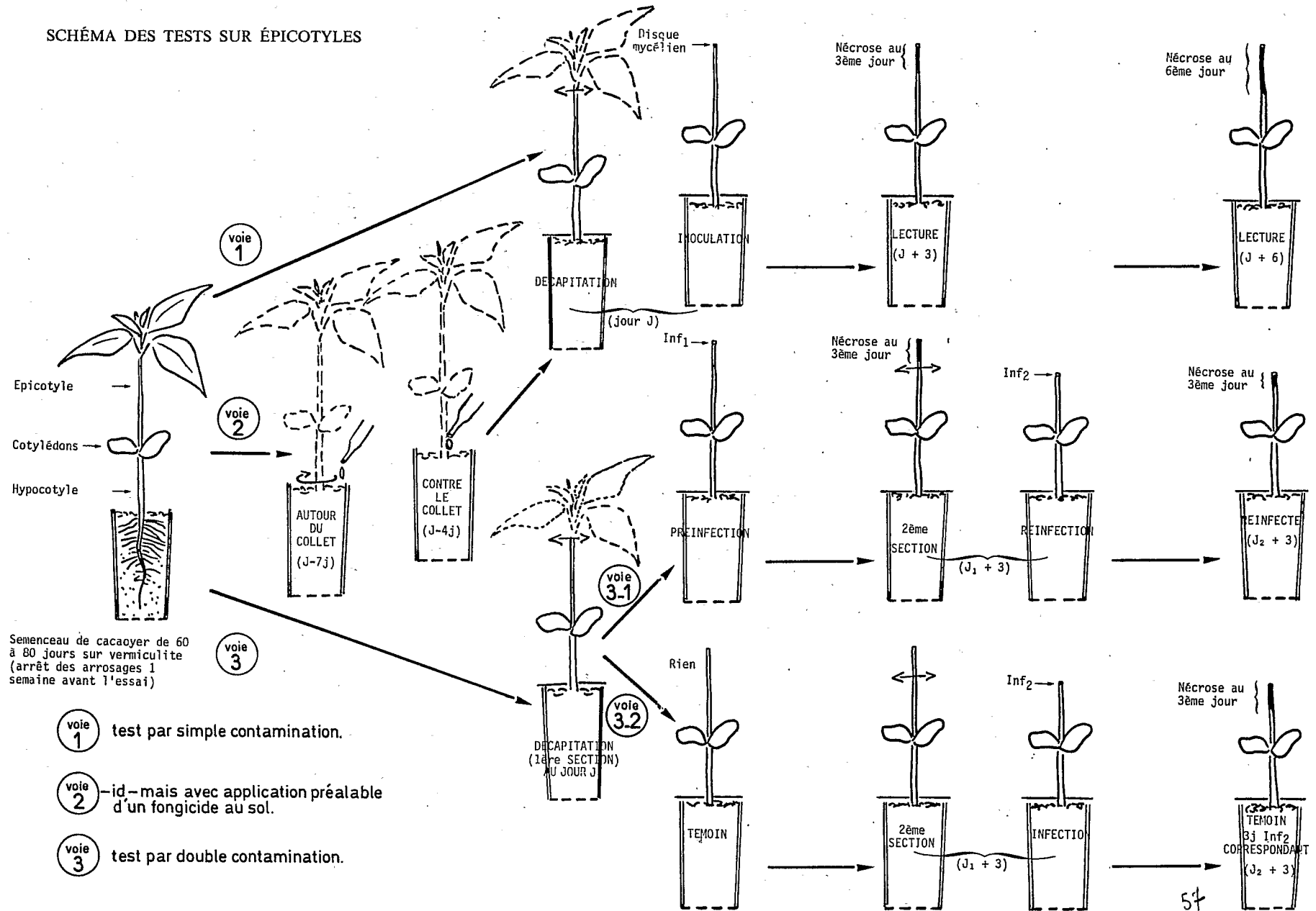


Fig. 7. — Infections sur épicotyles de différentes espèces de *Theobroma*

SCHÉMA DES TESTS SUR ÉPICOTYLES



Semenceau de cacaoyer de 60 à 80 jours sur vermiculite (arrêt des arrosages 1 semaine avant l'essai)

- voie 1** test par simple contamination.
- voie 2** id - mais avec application préalable d'un fongicide au sol.
- voie 3** test par double contamination.

Les rapports des progressions avant et après le troisième jour, $\frac{6j - 3j}{3j - 0j}$, sont donc suffisamment

démonstratifs pour confirmer une fois de plus la spécialisation parasitaire de *megakarya* à l'égard de *Theobroma cacao*.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La comparaison simultanée sur semenceaux de cacaoyer de plusieurs isolats appartenant aux principales espèces de *Phytophthora* parasites de cette plante, devait, tout en extériorisant les effets liés au génotype de la plante hôte, nous permettre de mieux caractériser le pouvoir pathogène de ces espèces.

Des tests de type différent, sur racines d'une part, et sur épicotyles d'autre part, font apparaître des similitudes dans l'agressivité de certaines souches, quel que soit l'organe attaqué. Cette remarque est en général applicable à la plupart des souches *palmivora* (0517, 0801, 1130 à agressivité forte; 2131, 5092 à agressivité faible), peu fréquente pour *megakarya* (0309 très agressive sur racines et sur tiges, 0241 peu agressive). Mais des inversions de rang se produisent aussi, notamment avec les souches *megakarya* 1086, 0255, 0272, 2132 et 0600 qui, fortement agressives sur racines, se classent comme moyennement ou peu aptes à l'installation sur épicotyles. Avec 0413 (*capsici*), c'est l'inverse : peu agressive sur racines, elle présente une agressivité moyenne sur épicotyles. Par opposition à une polyphagie caractérisée de certaines souches, ces différences, en relation avec la nature de l'organe attaqué, refléteraient des niveaux d'une plus ou moins forte spécialisation parasitaire.

— En ce qui concerne les tests sur racines, Partiot (1976) a déjà signalé les avantages et les inconvénients de la méthode; il reconnaît surtout qu'il s'agit là d'un « test puissant » et destructif. Dans les conditions expérimentales qui ont été les nôtres, les tests sur racines d'Amelonado élevés sur un substrat neutre, la vermiculite, se sont surtout révélés peu reproductibles : les causes sont nombreuses, en particulier l'âge et l'état physiologique du système racinaire joints à l'hétérogénéité de la pression infectieuse. De plus, il est impossible de suivre l'évolution de la maladie sur le même individu et la récupération des individus survivants (= résistants) nous paraît difficilement acceptable étant donné l'état végétatif présenté par ces individus. En effet, on note, en rapport avec l'efficacité de l'agresseur, un ralentissement de croissance se traduisant par une diminution plus ou moins importante de la hauteur totale des plants survivants, une réduction du nombre de

feuilles et, d'une façon générale, une réduction des poids secs des parties aériennes par rapport aux témoins non infectés.

— Les tests sur épicotyles se caractérisent par la simplicité et la rapidité de leur exécution, avec une relative abondance des informations recueillies. Dans l'intervention infectieuse sur épicotyles sectionnés, trois phases principales apparaissent auxquelles se superposent certains éléments du pouvoir pathogène :

— une première phase infectieuse caractéristique de l'aptitude à l'installation ;

— une seconde phase infectieuse qui succède à la précédente et au cours de laquelle les comportements des agents pathogènes peuvent présenter des particularités spécifiques à l'égard des réactions de défense de la plante ;

— un niveau de tolérance qui, résultant de l'ensemble des facteurs précédents, reflète une plus ou moins forte spécialisation parasitaire de l'agent pathogène.

Sur de jeunes semenceaux, inoculés après décapitation de l'épicotyle, la constance des classements obtenus, après trois ou quatre jours, dans plusieurs essais, confirme la bonne reproductibilité du test sur épicotyle.

Les classements obtenus montrent que l'aptitude à l'installation est extrêmement variable d'une souche à l'autre et ceci malgré l'appartenance à la même espèce : c'est ce que nous constatons avec les souches *palmivora* (MF1-S) et surtout avec les souches *megakarya* (MF3-L) puisqu'elles se retrouvent dispersées d'une extrémité à l'autre des classements. En ce qui concerne *P. affine citrophthora* et *P. capsici*, les souches expérimentées se sont montrées respectivement peu (souche 5152) et moyennement (souche 0413) aptes à l'installation.

Nous avons voulu vérifier si cette variabilité existait aussi sur fruit. Nous avons pour cela infecté à Montpellier des cabosses quatre jours après leur récolte en blessant le cortex dans la zone équatoriale et en y insérant un fragment de culture pure de 5 à 8 mm (cabosses du champ semencier C₇₃ Zozokondji, Togo). Les souches utilisées ont été 2181, 2182, 2184 et 0241 pour

megakarya, 0517, 2185 et 5010 pour *palmivora*, et 0413 pour *capsici* (tableau VIII, p. 268, photo C 15, p. 271).

Le classement obtenu, par la mesure du plus grand diamètre des taches de pourriture brune au quatrième jour, a été le suivant (par ordre d'agressivité décroissante) :

Souches	0517	5010	0413	2182	2181
	≥	2185	≥	2184	>
Diamètre en mm sur fruits de 5 mois d'âge	103	92-90	85	47-41	

Les positions des trois souches références 0517, 0413 et 0241 sont les mêmes que dans les tests par décapitation des épicotyles, mais sur cabosses, les souches agressives présentent moins de différence entre elles et se distinguent nettement des souches peu agressives (fig. 8).

Le classement au sixième jour sur cabosses blessées montre que la variabilité dans l'agressivité persiste pour des souches d'une même espèce :

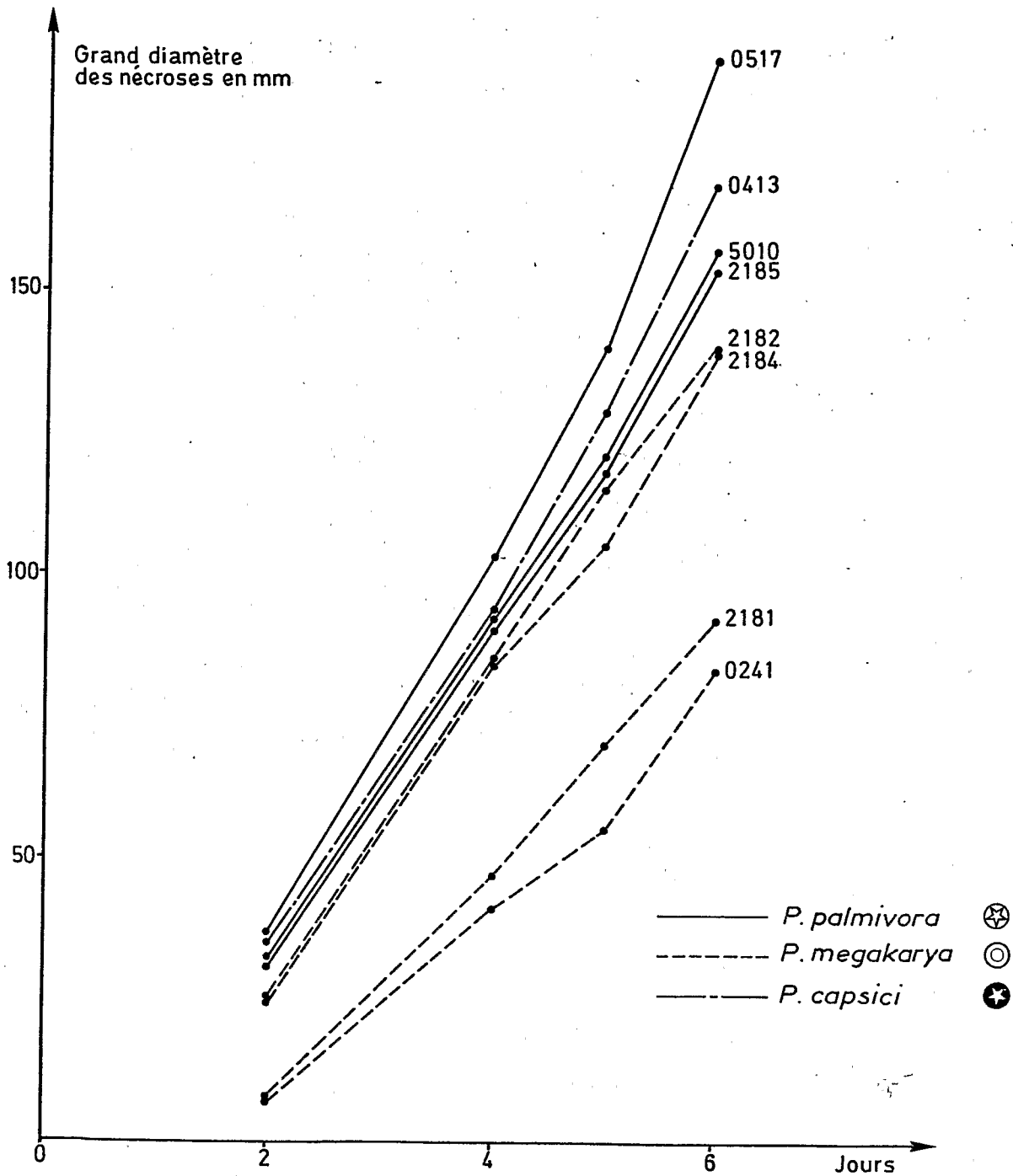


Fig. 8. — Infections sur cabosses détachées blessées

Souches	0517 = 0413	\geq	5010	\geq	2184	$>$	2181	$>$	0241
			5181		2182				
Diamètre en mm sur fruits de 5 mois d'âge (id. 5-6 mois)	191	169	157-154	140	92	83			
	(183)	(130)	(156)	(140)		(92)			

En ce qui concerne les *phénomènes consécutifs à l'infection*, le test sur épicotyle a permis de mettre en évidence des réactions différentielles entre souches d'espèces différentes. C'est ainsi que l'on peut assister soit à une parfaite compatibilité entre l'hôte et son parasite (la plupart des souches *megakarya*), soit à un blocage progressif de l'agent pathogène (souches *palmivora*, souches *capsici* et *citrophthora*). Les différents systèmes ont donc permis de trouver des similitudes avec des réactions déjà mises en évidence sur d'autres couples hôtes-parasites : l'apparition d'une résistance induite et la déstabilisation ou non de ce type de résistance.

La résistance induite chez *T. cacao* s'est confirmée une nouvelle fois et les modalités de son expression ont été précisées :

— chez l'Amelonado, le phénomène d'induction au niveau de l'épicotyle, bien que peu prononcé, se manifeste tout de même, ce qui laisse espérer un phénomène beaucoup plus évident chez des variétés d'un niveau de résistance à la pourriture brune supérieur à celui de l'Amelonado. Jusqu'à présent, le phénomène serait même plus prononcé au niveau des racines (Partiot, 1976) qu'au niveau des épicytyle (Daguet, 1982) ;

— les résultats des réinfections confirment expérimentalement la nature induite de la résistance. De plus, ce sont les souches peu agressives qui semblent induire de plus fortes réactions de défense et cet aspect quantitatif montre qu'il peut y avoir des variations d'aptitudes inductrices chez les différents isolats. Enfin, une corrélation inverse apparaît entre activité inductrice et aptitude à l'installation.

Les différences de la stabilité de la résistance induite est l'un des points les plus importants qui ait été mis en évidence au cours de cette étude pour différencier *P. palmivora* de *P. megakarya*. C'est en suivant l'évolution des nécroses le long des tiges au cours du temps qu'une différence importante est apparue dans le comportement des deux espèces :

— D'une façon générale, les isolats *palmivora* feraient preuve en début d'attaque d'une forte aptitude à l'installation, mais finissent par accuser avec le temps une sensibilité de plus en plus grande aux substances inhibitrices élaborées dans les

tissus atteints, signe peut-être d'une faible spécialisation parasitaire. Ceci est visible d'emblée si une infection *palmivora* succède à une préinfection d'une souche peu agressive.

— Les souches de *P. megakarya* qui montrent une moins forte aptitude à l'installation, semblent au contraire mieux induire la réaction de défense mais lèveraient peu à peu l'inhibition par un mécanisme de détoxification propre ou par une suppression progressive de l'élicitation, selon les hypothèses actuellement admises. Il est probable que, sur cabosses, les mécanismes soient différents de ceux rencontrés sur les autres organes végétatifs, mais les interactions particulières entrevues à plusieurs reprises dans nos essais entre le cacaoyer et *P. megakarya* ne sont pas en contradiction avec l'importance de la maladie en pays où se rencontre *megakarya*, car elles tendent à montrer une spécialisation parasitaire plus poussée de cette espèce.

En ce qui concerne le niveau de spécialisation parasitaire, ce sont surtout les essais négatifs obtenus avec *megakarya* sur les épicytyle des autres espèces de *Theobroma* (*bicolor*, *microcarpum* et *grandiflorum*) qui confirmeraient la spécialisation parasitaire étroite et limitée de *megakarya* vis-à-vis de *T. cacao*.

Les résultats obtenus sur des espèces de *Theobroma* autres que *cacao* méritent à cet égard quelques commentaires supplémentaires.

Les différences entre les comportements de *P. palmivora* et de *P. megakarya* sur *microcarpum* et sur *bicolor* (photos B 6 et B 7) ne sont pas sans rappeler l'action exercée sur les deux espèces de *Phytophthora* par des fongicides systémiques de la famille des acylalanines.

Les seuils d'efficacité quand on utilise ces fongicides sur Amelonado sont plus forts pour *palmivora* que pour *megakarya* : égaux à 1,25 mg de m.a. par plant traité pour *palmivora*, mais inférieurs à 1,25 mg pour *megakarya*. On vérifie également *in vitro* que *megakarya* est toujours plus sensible que *palmivora* aux fongicides de ce type : CI. 50 mycélien inférieur ou égal à 20 mg m.a. par litre de milieu de culture avec *palmivora*, mais inférieur à 0,5 mg m.a./l avec *megakarya* (Blaha et al., en préparation). Les résultats de Despréaux (1982) avec le cymoxanil (74 mg/l pour *palmivora*, 5 mg/l pour *megakarya*) et le métalaxyl (0,06 mg/l pour *palmivora*, et inférieur à 0,03 mg/l pour *megakarya*) confirment l'action différentielle de ces substances fongitoxiques. Il en serait de même entre *P. palmivora* et *P. affine citrophthora* (Daguet, 1981). Remarquons au passage que c'est là un moyen d'identification des espèces utilisable pour les *Phytophthora* du cacaoyer, surtout si l'on fait appel à des familles de fongicides systémiques n'ayant pas le même type d'action. L'Aliette, dans

le trio fongicide-*Phytophthora*-cacaoyer, rappelons-le, a donné des résultats exactement inverses aux précédents : *palmivora* s'est révélée plus sensible que *megakarya* au stade installation seulement, puisque peu de modifications sont décelables par la suite entre traités et témoins.

Sur *bicolor*, plus proche de l'Amelonado (car il est lui aussi à développement épigé), la différence entre *P. palmivora* et *P. megakarya* relèverait-elle d'une action analogue à celle d'un fongicide systématique direct ?

Pour expliquer la différence de tolérance à *P. palmivora* observée sur différentes espèces de *Theobroma*, on a évoqué à la suite de tests biologiques (Daguenet, 1982) une manifestation de substances de type phytoalexine beaucoup plus efficaces, car en quantité beaucoup plus importante que chez *T. cacao*...

S'il est vrai que sur *T. cacao* var. Amelonado, et encore plus sur *T. bicolor*, la présence de phytoalexines s'exprime sur *P. palmivora* entre trois et six jours, *P. megakarya* sur *bicolor* ne lève pas l'inhibition après trois jours comme sur l'Amelonado, mais reste définitivement bloqué. Les mécanismes actifs contre *megakarya* apparaissent donc bien différents de ceux mis en œuvre contre *palmivora*.

Ne faudrait-il pas chercher davantage dans les substances constitutives de type prohibitine pour expliquer la différence de comportement de *megakarya* sur *cacao* et sur *bicolor* ? Sur *cacao*, l'agressivité à l'installation sur épicotyle sectionné étant plus faible pour *megakarya* que pour *palmivora*, l'effet défavorable de substances constitutives pourrait s'exercer d'emblée, mais de façon temporaire sur *megakarya*. Sur *bicolor*, l'efficacité de telles substances serait nettement plus forte et surtout durable puisque *P. megakarya* reste bloqué. Ce phénomène resterait dans ce cas bien différent de celui observé sur *P. palmivora*.

A moins qu'interviennent, chez *T. bicolor*, des phytoalexines de nature autre que celles de l'Amelonado ?

Rappelons que sur *T. cacao*, *P. megakarya* ne présente pas une inhibition accrue après la phase installation, mais accuse au contraire une augmentation de sa vitesse de progression, dénonçant l'inefficacité des phytoalexines mises en œuvre chez le *T. cacao* (mais efficaces dans une certaine mesure sur *P. palmivora*). Le blocage de *megakarya*, permanent sur *bicolor*, ne proviendrait-il pas de l'existence de phytoalexines particulières à *bicolor* ?

L'étude biochimique fine peut seule nous renseigner sur les substances et les mécanismes de défense mis en œuvre... *a priori* celles-ci (ou ceux-là) semblent bien différentes (ou différents), comme semblent le montrer les infections à *P. palmivora* ou à *P. megakarya*.

L'élément du pouvoir pathogène, que nous n'avons pas pu aborder sur épicotyle en raison de la technique d'inoculation brutale utilisée, est la capacité d'attaque ou capacité à la pénétration des tissus superficiels. Mis à part les tests sur racines, le seul essai réalisé sur tissus intacts a consisté à comparer la capacité à la pénétration et l'évolution correspondante de la maladie sur des blocs de cortex de cabosses par des suspensions de zoospores. Quatre isolats seulement ont été comparés : 0517 et 5010 (*palmivora*), 0413 (*capsici*) et 2184 (*megakarya*). L'essai réalisé à Montpellier a été possible en miniaturisant les échantillons (photo B 8, p. 270) :

— le cortex est utilisé sous forme de blocs (trente-cinq par souche), prélevés à l'emporte-pièce et d'une taille de 10 mm de diamètre ;

— les dépôts des suspensions de zoospores se font à l'aide d'une micropipette Pipetman Gilson.

Les résultats consignés dans le tableau IX (p. 268) montrent que, pour les différents paramètres envisagés, 0517 et 5010 sont proches en tous points, mais nettement différents de 2184, 0413 étant le moins efficace. Les résultats en % peuvent apparaître de la façon suivante :

Isolats		0413 (<i>capsici</i>)	0517 + 5010 cumulés (<i>palmivora</i>)	2184 (<i>megakarya</i>)
Points huileux en %	48 h	23	38	11
	72 h	26	20	3
	120 h	18	16	5
Points nécrotiques en %	48 h	38	25	53
	72 h	53	46	66
	120 h	36	20	16
Nécrose totale en %	5ème jour	10	30	42

La rapidité d'évolution des symptômes est nettement supérieure avec *megakarya* : les points nécrotiques sont importants dès 48 h (photos B 9 et B 10, p. 270) et le pourcentage de blocs totalement pourris à cinq jours est de 42 % contre 30 % pour *palmivora* et 10 % pour *capsici*.

L'extension de *megakarya* sur cortex paraît être centripète et non latérale. Ce type de progression semble se traduire, au niveau des taches de pourriture sur fruits atteints, par une marge de croissance très irrégulière, floue et marbrée, tandis que *palmivora* présente un front de croissance régulier et net (photos C 11 et C 12). Cet aspect du bord des nécroses sur fruit apparaît comme un premier moyen important d'identification au champ (photos C 13, C 14 et C 15).

Les observations et les résultats obtenus dans ce présent travail semblent confirmer la complexité de la nature pathogène des *Phytophthora* du cacaoier, surtout en ce qui concerne *P. megakarya*. Avec les MF1 *palmivora*, en proportion largement dominante en Côte d'Ivoire, Partiot et Babacauh (1977) ont mis en évidence un large spectre de variabilité se situant à certaines étapes du cycle du développement et principalement lors de l'étape parasitaire. La variabilité pathogénique semble plus évidente, car encore beaucoup plus importante avec les souches *megakarya*, quel que soit l'organe végétal soumis à l'infection, racines, tiges

ou cortex. Cette variabilité nous avait déjà fait dire que le parasite n'était probablement pas le même en tous les points géographiques de la cacaoyère camerounaise (Blaha, 1973). Elle nous paraît aujourd'hui comme la manifestation d'une importante base génétique en faveur de l'espèce *megakarya*.

L'expérimentation sur fruits est de loin la plus souhaitable, mais en son absence, soit qu'il s'agisse de travaux effectués en dehors des zones de production, soit qu'il s'agisse de la mise en œuvre de tests précoces, les inoculations effectuées sur semences après décapitation de l'épicotyle sont jusqu'à présent les seules qui nous sont apparues comme les plus fiables et susceptibles de nous renseigner le plus fidèlement possible sur l'action phytopathogène d'un isolat.

A l'aide de quelques souches références, la plupart des éléments du pouvoir pathogène peuvent être facilement, mais minutieusement répertoriés avec ce type de test. Mais les résultats obtenus n'en demeurent pas moins une approche des phénomènes susceptibles de se produire sur fruit, comme cela semble le cas au niveau de la capacité d'attaque ou de pénétration des tissus superficiels non blessés. Cette aptitude ne saurait être négligée dans le choix d'un test précoce, fiable pour la sélection du matériel résistant à la pourriture brune, mais aussi dans la recherche d'une plus grande efficacité des moyens de lutte directe par voie chimique.

BIBLIOGRAPHIE

- AMPONSAN (J. D.), ASARE-NYAKO (A.). — Glasshouse method for screening seedlings of cocoa (*Theobroma cacao* L.) for resistance to black pod caused by *Phytophthora palmivora* (Butl.), Butl. *Tropical Agriculture* (Londres), vol. 50, n° 2, avr. 1973, p. 143-152.
- ASOMANING (E. J. A.). — Black pod disease. Root infection of cocoa by *P. palmivora* Butl. Rep. Cocoa Res. Inst., Ghana Acad. Sci., 1962-63, 1964, p. 23-25.
- ATHANASSIOU (I.), BONNET (P.), RICCI (P.). — Expression du pouvoir pathogène chez le couple *Phytophthora cryptogea*-*Gerbera*. *Agronomie* (Paris), vol. 1, n° 6, 1981, p. 495-502.
- BABACAUH (K. D.). — Structure et dynamique des populations de *Phytophthora* sp. parasite du cacaoier (*Theobroma cacao* L.). Thèse Doct. Etat. Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 1980.
- BABACAUH (K. D.), PARTIOT (M.). — Le *Phytophthora* sp. parasite du cacaoier en Côte d'Ivoire : première étude de sa variabilité morphologique, physiologique et pathogénique. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. 20, n° 2, avril-juin 1976, p. 117-128.
- BAKALA (J.). — Répartition des types morphologiques de *Phytophthora palmivora* Butl. (Butl.) au Cameroun. 7^e Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Douala, Cameroun, 4-12 nov. 1979, p. 297-301.
- BLAHA (G.). — Caractères distincts de quelques souches de *Phytophthora palmivora* au Cameroun. 2^e Réunion du Sous-Groupe de Travail Afrique sur le *Phytophthora palmivora*. Brazzaville, Congo, 14-17 mars 1973, 14 p. mult.
- BLAHA (G.), GUYOT (B.), SARA DJENATA (A.), CAMBRONY (D.), GUEULE (D.), HERAIL (C.). — Etude des réactions différentielles de quelques fongicides systémiques sur les *Phytophthora* parasites du cacaoier *in vitro*, à travers le duo fongicide-*Phytophthora* et sur le vivant, à travers le trio fongicide-*Phytophthora*-cacaoier. (En préparation.)
- BLAHA (G.), LOTODÉ (R.). — Contribution à la connaissance des modalités de la transmission héréditaire de la résistance du cacaoier à la pourriture brune des cabosses (*Phytophthora palmivora*) au Cameroun. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. 21, n° 3, juil-sept. 1977, p. 179-196.
- BLAHA (G.), MULLER (R. A.). — Mise au point de méthodes de tests de sensibilité aux *Phytophthora* sur semences de cacaoiers et sur autres plantes dicotylédones à développement épigé. 7^e Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Douala, Cameroun, 4-12 nov. 1979, p. 303-310.
- BRASIER (C. M.), GRIFFIN (M. J.). — Taxonomy of *Phytophthora palmivora* on cocoa. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* (Londres), vol. 72, n° 1, 1979, p. 111-143.
- BRASIER (C. M.), MEDEIROS (A. G.). — The karyotype of *Phytophthora palmivora* morphological form 4. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* (Londres), vol. 70, 1978, p. 295-297.
- CLERJEAU (M.), LATERROT (H.), LECOQ (H.), PITRAT (M.). — Orientations actuelles de la sélection de variétés résistantes aux maladies chez les plantes maraichères. *Agronomie* (Paris), vol. 1, n° 1, 1981, p. 41-48.
- CLERJEAU (M.), NOURRISEAU (J. G.). — La résistance du piment (*Capsicum annum*) à *Phytophthora capsici*. II. Variation de la réceptivité des tissus voisins de la zone infectée, induite par la contamination. *Ann. Phytopath.* (Paris), vol. 8, n° 4, 1976, p. 389-397.
- CLERJEAU (M.), PITRAT (M.), NOURRISEAU (J. G.). — La résistance du piment (*Capsicum annum*) à *Phytophthora capsici*. IV. — Etude de l'agressivité de divers isolats au niveau des feuilles, des tiges et du collet de plantes sensibles et résistantes. *Ann. Phytopath.* (Paris), vol. 8, n° 4, 1976, p. 411-423.
- DAGUENET (G.). — Etude des fongicides systémiques anti-phycomycètes en vue de la lutte contre la pourriture brune des cabosses du cacaoier due à *Phytophthora*

- sp. Recherche d'une méthode de tri sur plantules en laboratoire. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. 23, n° 3, juil.-sept. 1980, p. 195-202.
- DAGUENET (G.). — Etude de l'activité de quelques fongicides systémiques sur les *Phytophthora* parasites du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). Colloque International sur la Protection des Cultures Tropicales. Lyon, juil. 1981.
- DAGUENET (G.). — Contribution à l'étude des relations hôte-parasite chez le couple *Theobroma* sp., *Phytophthora* sp. : mise en évidence de substances phytoalexiniques. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris-Sud, Fac. Orsay, janv. 1982, 63 p. 21 × 29,7 mult.
- DAVOUS (M. P.). — Induction de résistance à *Phytophthora parasitica* chez l'œillet. — Recherches sur les phénomènes d'élicitation. — Etude d'un mode d'action possible pour l'Éthylphosphite de sodium. Mémoire de fin d'Études, CRA d'Antibes, 1981.
- DESPREAUX (D.). — Etude du mode d'action biochimique du Cymoxanil. Thèse de 3^e cycle, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, sept. 1982, 56 p., 21 × 29,7 mult.
- DJIEKPOR (E. K.), PARTIOT (M.), LUCAS (P.). — La pourriture brune des cabosses du cacaoyer due à *Phytophthora* sp. au Togo : détermination des espèces responsables. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. 26, n° 2, avril-juin 1982, p. 97-108.
- FOLLIN (J. C.). — Analyse des éléments de la résistance d'*Hibiscus sabdariffa* L. au chancre (*Phytophthora parasitica* Dast.) dans les lignées F₃ d'un croisement d'une variété à fibres (*H.s.* var. *altissima*) avec une variété alimentaire (*H.s.* var. *edulis*). *Cot. Fib. Trop.* (Paris), vol. 36, n° 3, 1981, p. 241-246.
- FRITIG (B.). — Modulation de l'élicitation, contrôle des taux de phytoalexines à différents niveaux : biosynthèse, détoxification, suppression. 18^e Colloque de la Société Française de Phytopathologie, Toulouse, France, avril 1980.
- GRIFFIN (M. J.). — Cocoa *Phytophthora* workshop. Rothamsted Experimental Station, Angleterre, 24-26 mai 1976. *PANS*, 23, 1977, p. 107-110.
- GRIFFIN (M. J.), BRASIER (C. M.), MADDISON (A. C.). — Some diagnostic differences between two chromosome types of *Phytophthora* on Cocoa in West Africa. Proceedings of the Fifth International Cocoa Research Conference (Ibadan, Nigeria), 1-9 sept. 1975, p. 382-387.
- HUGUENIN (B.), BOCCAS (B.). — Distribution des signes de compatibilité de *Phytophthora palmivora* (Butl.) Butl., parasite du cacaoyer en République Fédérale du Cameroun. Rapport de Mission ORSTOM, 1971.
- HUGUENIN (B.), BOCCAS (B.). — Enquête épidémiologique dans les cacaoyères de la Sangha au cours de la campagne 1972. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol. (Paris), n° 20, 1973, 79-85.
- KELLAM (M. K.), ZENTMEYER (G. A.). — Field investigations of *Phytophthora* spp. on cocoa in Brazil. International Symposium *Phytophthora*, U.S.A., Riverside, avr. 1981.
- KOGBO. — Rapport DEA, ENSAM-IFCC, Montpellier, 1981.
- LAWRENCE (J. S.). — Evaluation of methods for assessing resistance of cocoa (*Theobroma cacao* L.) cultivars and hybrids to *Phytophthora palmivora* (Butl.) Butl. CEPLAC. *Boletim Técnico* (Ilheus), n° 62, 1978, 47 p.
- LOHO KOSSL — Rapport de stage CNEAT, IFCC-GERDAT, Montpellier, 1980.
- NEWHOOK (F. J.), WATERHOUSE (G. M.), STAMPS (D. J.). — Tabular key to the species of *Phytophthora* de Bary. Mycological Papers, n° 143, 1978, Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, Angleterre.
- PARTIOT (M.). — La résistance horizontale du cacaoyer au *Phytophthora* sp. : contribution à l'étude de son évaluation, de son amélioration et de son utilisation. Thèse de 3^e cycle, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, mai 1976, 89 p., 21 × 29,7 mult.
- POCHARD (E.), CHALAL (N.), MARCHOUX (G.). — Effet spécifique de trois virus sur l'expression de la résistance à une maladie cryptogamique du piment due à *Phytophthora capsici* Léon. *Agronomie* (Paris), vol. 1, n° 7, 1981, p. 521-526.
- POCHARD (E.), CLERJEAU (M.), PITRAT (M.). — La résistance du piment, *Capsicum annuum* L. à *Phytophthora capsici* Léon. I. — Mise en évidence d'une induction progressive de la résistance. *Ann. Amélior. Plantes* (Paris), vol. 26, n° 1, 1976, p. 35-50.
- POCHARD (E.), DAUBEZE (A. M.). — Recherche et évaluation des composantes d'une résistance polygénique : la résistance du piment à *Phytophthora capsici*. *Ann. Amélior. Plantes* (Paris), vol. 30, n° 4, 1980, p. 377-398.
- PONCHET (J.), ANDREOLI (C.), AUGÉ (G.). — Essai de caractérisation du pouvoir pathogène chez quelques espèces du genre *Phytophthora*. *Ann. Phytopath.* (Paris), vol. 7, n° 2, 1975, p. 105-114.
- RAVISE (A.). — Etude comparative des aptitudes parasitaires de souches de *Phytophthora* parasites de cultures tropicales. *Agronomie Tropicale* (Paris), vol. 25, n° 12, déc. 1970, p. 1015-1031.
- SANSOME (E. R.), BRASIER (C. M.), GRIFFIN (M. J.). — Chromosome size differences in *Phytophthora palmivora* a pathogen of cocoa. *Nature* (Londres), vol. 255, 26 juin 1975, p. 704-705.
- SANSOME (E. R.), BRASIER (C. M.), SANSOME (F. W.). — Further cytological studies on the « L » and « S » types of *Phytophthora* from cocoa. *Trans. Br. Mycol. Soc.* (Londres), vol. 73, n° 2, 1979, p. 293-302.
- TURNER (P. D.). — Strains of *Phytophthora palmivora* (Butl.) Butl. from *Theobroma cacao* L. I. — Isolates from West Africa. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* (Londres), vol. 43, n° 4, 1960, p. 665-672.
- WATERHOUSE (G.). — The genus *Phytophthora* de Bary. Mycological Papers, n° 122, 1970, 18 p. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, Angleterre.
- WATERHOUSE (G.). — *Phytophthora palmivora* and some related species. In *Phytophthora* disease of cocoa. Ed. sous la direction de Ph. Gregory, Ed. Longman (Londres), 1974, p. 28-36.
- ZENTMEYER (G. A.), KAOSIRI (T.), IDOSU (G. O.), KELLAM (M. K.). — Formes morphologiques de *Phytophthora palmivora*. VII^e Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Douala, Cameroun, 4-12 nov. 1979, p. 291-295.
- BLAHA (G.), LOTODÉ (R.). — Etude comparée du pouvoir pathogène sur semenceaux de *Theobroma cacao* des espèces de *Phytophthora* parasites du cacaoyer. Analyse des éléments du pouvoir pathogène de *Phytophthora palmivora* et de *P. megakarya*. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXVI, n° 4, oct.-déc. 1982, p. 237-272, 9 tabl., 8 fig., 1 schéma, 3 pl. photos, 44 réf.

Ce travail a pour but l'étude des relations existant entre les différentes espèces de *Phytophthora* responsables dans le monde de la pourriture brune des cabosses et la plante hôte. Les travaux effectués à Montpellier (France) ont porté sur la comparaison et l'analyse du pouvoir pathogène de ces espèces sur cacaoyers au stade

The object of this study was to investigate the relationships between the various species of *Phytophthora* responsible for cocoa black pod disease and the host plant in the world. The work carried out at Montpellier (France) consisted in comparing and analysing the pathogenicity of these species on cocoa trees at their

de très jeunes plants. La grande majorité des essais a été réalisée sur tiges ou racines de semenceaux Amelonado, l'expérimentation sur fruits n'étant effectuée qu'à titre de contrôle. Les tests mis au point pour connaître le pouvoir pathogène des souches de *Phytophthora* sur racines n'ayant pas donné satisfaction, l'ensemble des résultats est tiré des tests effectués sur épicotyles.

On note une similitude dans l'agressivité de certaines souches quel que soit l'organe attaqué.

Dans l'intervention infectieuse sur épicotyles sectionnés, on peut distinguer trois phases principales auxquelles se superposent certains éléments du pouvoir pathogène : une première phase infectieuse caractéristique de l'aptitude à l'installation, une seconde phase infectieuse au cours de laquelle les comportements des pathogènes peuvent présenter des particularités spécifiques à l'égard des réactions de la plante, et un stade de tolérance reflétant une plus ou moins forte spécialisation parasitaire du pathogène.

La résistance induite chez *Theobroma cacao* s'est confirmée et les différences de la stabilité de la résistance induite est l'un des points les plus importants mis en évidence au cours de cette étude pour différencier *P. palmivora* de *P. megakarya*.

BLAHA (G.), LOTODÉ (R.). — Vergleichende Untersuchung der krankheitserregenden Fähigkeit auf die Keimpflanzen von *Theobroma cacao* der Arten *Phytophthora* Parasiten des Kakaobaums. Analyse der Elemente der krankheitserregenden Fähigkeit von *Phytophthora palmivora* und *P. megakarya*. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXVI, n° 4, oct.-déc. 1982, p. 237-272, 9 tabl., 8 fig., 1 schéma, 3 pl. photos, 44 réf.

Gegenwärtige Arbeit hat zum Ziel die Untersuchung der zwischen den verschiedenen Arten von auf dem Gebiet der Braunfäule der Schoten verantwortlichen *Phytophthora* und der Wirtspflanze bestehenden Beziehungen. Die in Montpellier ausgeführte Arbeiten bezogen sich auf den Vergleich und die Analyse der krankheitserregende Fähigkeit dieser Arten auf Kakaobäume im Stadium der Keimpflanze. Der grösste Teil der Versuche wurde auf Stiele oder Wurzeln von Amelonado Keimlingen ausgeführt, wobei die Probe an Früchten nur als Kontrolle ausgeführt wurde. Nachdem die zur Kenntnis der krankheitserregenden Fähigkeit der Stämme von *Phytophthora* auf Wurzeln fertiggestellte Tests sich nicht als zufriedenstellend erwiesen wurden die gesamten Resultate aus den Tests entnommen die auf Epicotyle erzielt geworden waren.

Es wurde eine Ähnlichkeit in der Aggressivität bei gewissen Stämmen festgestellt, welches das angegriffene Organ war.

Beim infektiösen Eingriff auf sektionierte Epicotyle werden drei Hauptphasen unterschieden, mit denen gewisse Elemente der krankheitserregenden Fähigkeit sich überdecken : eine erste infektiöse Phase die sich für die Eignung zur Einrichtung charakterisiert, eine zweite infektiöse Phase in deren Verlauf das Verhalten der Krankheitserreger spezifische Eigentümlichkeiten gegenüber der Reaktionen der Pflanze aufweisen können und ein Toleranzzustand welcher eine mehr oder weniger starke Parasitenspezialisierung des Krankheitserregers widerspiegelt.

Die bei *Theobroma cacao* induzierte Resistenz hat sich bestätigt und die Unterschiede der Stabilität der induzierten Resistenz ist einer der wichtigsten Punkte die im Verlauf dieser Untersuchung nachgewiesen wurde um *P. palmivora* von *P. megakarya* zu unterscheiden.

seedling stage. Most of the tests were carried out on the stems and roots of seedlings of Amelonado, tests on fruits being carried out only for checking purposes. Since the test methods developed for determining the pathogenicity of strains of *Phytophthora* to roots were found to be unsatisfactory, all the results were taken from the tests on epicotyls.

A similarity in the aggressivity of some strains, regardless of the organs attacked, was noted.

In the course of infection on sectioned epicotyls, three principal phases could be distinguished, onto which certain pathogenicity factors were superimposed : a first infection phase, characteristic of its installation capability, a second infection phase, during which the behaviour of the pathogens can exhibit specific particularities in regard to the reactions of the plant, and a tolerance stage, reflecting a lesser or greater pest specialisation of the pathogen.

The resistance induced in *Theobroma cacao* was confirmed and the differences in the stability of the resistance induced is one of the most important points revealed during this study to differentiate *P. palmivora* from *P. megakarya*.

BLAHA (G.), LOTODÉ (R.). — Estudio comparado del poder patógeno sobre yemas de *Theobroma cacao*, de las especies *Phytophthora*, parásitos del árbol del cacao. Análisis de los elementos del poder patógeno de *Phytophthora palmivora* y de *P. megakarya*. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXVI, n° 4, oct.-déc. 1982, p. 237-272, 9 tabl., 8 fig., 1 schéma, 3 pl. photos, 44 réf.

Este trabajo ha tenido por objeto el estudio de las relaciones que existen entre las distintas especies de *Phytophthora* responsables en el mundo de la podredumbre parda de las mazorcas y de la planta huésped. Los trabajos llevados a cabo en Montpellier (Francia) se han referido a la comparación y al análisis del poder patógeno de estas especies en cacaos llegados a la etapa de plantitas. La mayor parte de los ensayos se ha llevado a cabo en los tallos o raíces de plantitas Amelonado, ya que la experimentación en relación con los frutos únicamente se ha efectuado a título de control. Los métodos de prueba establecidos para conocer el poder patógeno de las estirpes de *Phytophthora* respecto a las raíces no han dado ninguna satisfacción y el conjunto de los resultados se ha obtenido mediante pruebas efectuadas con epicotilos.

Se advierte una similitud en la agresividad de ciertas estirpes, sea cual sea el órgano atacado.

En la intervención infecciosa con epicotilos seccionados, cabe establecer la diferencia entre tres fases principales, a las cuales se superponen ciertos elementos del poder patógeno : una fase preliminar infecciosa característica de la aptitud de instalación, una segunda fase infecciosa durante el transcurso de la cual los comportamientos de los elementos patógenos pueden llegar a presentar particularidades específicas respecto a las reacciones de la planta y, finalmente, una etapa de tolerancia que refleja una especialización parasitaria más o menos pronunciada del elemento patógeno.

La resistencia inducida en *Theobroma cacao* se ha visto confirmada y las diferencias de la estabilidad de la resistencia inducida constituye uno de los puntos más importantes que se han evidenciado durante el transcurso de este estudio para establecer la diferencia entre *P. palmivora* y *P. megakarya*.

TABLEAU I

Classement en fonction de la longueur de la nécrose au quatrième jour

ESSAI A (04/80)

	2131	1086	0241	0255	1107	2132	0272	1029	0211	0413	0600	0288	4044	0309	0700	1130	0801	0517	5010
	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉
\bar{x} N4j en mm	15,8	21,7	22,2	24,2	27,3	28,9	29,3	30,3	30,7	30,7	31	31,8	32,3	33,3	34,7	36,2	36,3	38,3	42,4
S^2x (où n = 12)	9,4	7,9	9,9	12,6	23,8	17,5	20,8	21,9	18,8	34	34,7	10,9	45,5	20,3	16,6	7,3	13,8	12,6	40,2
Morphotypes	MF1	MF3	MF3	MF3	MF1	MF3	MF3	MF1	MF3	MF4	MF3	MF3	MF1	MF3	MF1	MF1	MF1	MF1	MF1
Signes sexuels	A2	A1	A1	St	A1	A1	St	A2	St	St	A1	A1	A2	A2	A2	A2	A2	A2	A2

ESSAI B (10/80)

	5092	2182	5152	0241	2181	2050	2185	0413	2184	2080	2036	2037	5010	2053	0517
	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉
\bar{x} N4j en mm	7,8	14,5	18,6	19,7	24,6	27,9	28,9	29,4	34,2	36,4	38,1	38,3	41,8	46,5	47,4
S^2x	1,5	24	5,7	11,2	21,8	48,1	72,3	23,8	32,4	102,6	71,2	112,4	84,5	106,7	59,5
n (nombre de plants)	20	20	19	15	20	18	18	14	20	20	20	20	19	20	13
Morphotypes	MF1	MF3		MF3	MF3	MF1	MF1	(MF4)	MF3	MF1	MF1	MF1	MF1	MF1	MF1
Signes sexuels	A2	A2		A1	A1	A2	A2	St	A2	A1	A2	A2	A2	A2	A2
Types chromosomiques	(S)	L		(L)	L	S	S	(S)	L	S	S	S	(S)	S	(S)

TABLEAU II
Classement en fonction de la longueur de la nécrose au sixième jour

ESSAI A (04/80)

	2131	1086	0241	0255	1107	1029	0211	0413	0600	0272	0700	2132	0288	0801	1130	0309	4044	0517	5010
\bar{x} N6j en mm	19,3	25,8	28,4	33,8	38,5	39,3	40,5	41,7	42,5	43	45,4	46,3	46,4	48,8	49,3	42,5	53,2	55,4	59
S^2_x (où n = 12)	10,6	26	12	100	64	131	68,4	104	117	98	23,2	77	54	95	42,5	25,2	305	159	131
Morphotypes	MF1	MF3	MF3	MF3	MF1	MF1	MF3	MF4	MF3	MF3	MF1	MF3	MF3	MF1	MF1	MF3	MF1	MF1	MF1
Signes sexuels	A2	A1	A1	St	A1	A2	St	St	A1	St	A2	A1	A1	A2	A2	A2	A2	A2	A2

ESSAI B (10/80)

	5092	5152	0241	2182	2050	2185	2181	0413	2080	2036	5010	2037	2184	2053	0517
\bar{x} N6j en mm	8,6	24,9	26,6	27,8	31,2	37,7	40	42	43,5	52	53,2	58,4	60,5	65	70,5
S^2_x	1,3	23,5	36,8	180	52,7	150,4	127,1	136,4	115,3	127,6	217,9	303,8	51,9	244,6	60,4
n (nombre de plants)	20	19	15	20	18	18	20	14	20	20	19	20	20	20	13
Morphotypes	MF1		MF3	MF3	MF1	MF1	MF3	(MF4)	MF1	MF1	MF1	MF1	MF3	MF1	MF1
Signes sexuels	A2		A1	A2	A2	A2	A1	St	A1	A2	A2	A2	A2	A2	A2
Types chromosomiques (S)			(L)	L	S	S	L	(S)	S	S	(S)	S	L	S	(S)

TABLEAU III

Essai A

1°) - DIFFÉRENCES ENTRE LES LONGUEURS DES NÉCROSES ENTRE LE 6ÈME ET LE 4ÈME JOUR ($N_{6J} - N_{4J}$ en mm par ordre croissant)

Souches	2131	1086	0241	1029	0255	0211	0700	0413	1107	0600	0801	1130	0272	0288	5010	0517	2132	0309	4044
Codes espèces	⊗	⊙	⊙	⊗	⊙	⊙	⊗	⊗	⊗	⊙	⊗	⊗	⊙	⊙	⊗	⊗	⊙	⊙	⊗
mm / 48 h	3,50	4,10	6,20	9,00	9,60	9,80	10,7	11,0	11,2	11,5	12,5	13,1	13,7	14,6	16,6	16,8	17,4	19,2	20,9

2°) - CLASSEMENT EN FONCTION DU RALENTISSEMENT (-) OU DE L'ACCÉLÉRATION (+) DE LA PROGRESSION DES NECROSES ENTRE LE 4ÈME ET LE 6ÈME JOUR (en % de la vitesse de progression des nécroses calculée entre 0 et le 4ème jour)

Souches	1086	2131	0241	1029	0700	0211	0801	0413	1130	0600	5010	0255	1107	0517	0288	0272	0309	2132	4044
Codes espèces	⊙	⊗	⊙	⊗	⊗	⊙	⊗	⊗	⊗	⊙	⊗	⊙	⊗	⊗	⊙	⊙	⊙	⊙	⊗
%	- 62	- 56	- 44	- 41	- 38	- 36	- 31	- 28	- 28	- 26	- 22	- 21	- 18	- 13	- 8	- 6	+ 13	+ 20	+ 29

Essai B

1°) - DIFFÉRENCES ENTRE LES LONGUEURS DES NÉCROSES ENTRE LE 6ÈME ET LE 4ÈME JOUR ($N_{6J} - N_{4J}$ en mm par ordre croissant)

Souches	5092	2050	5152	0241	2080	2185	5010	0413	2036	2182	2181	2053	2037	0517	2184
Codes espèces	⊗	⊗	⊗	⊙	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	⊙	⊙	⊗	⊗	⊗	⊙
mm / 48 h	0,8	3,4	6,4	6,9	7,2	8,3	11,4	12,7	13,2	13,2	15,5	18,5	20,1	23,2	26,4

2°) - CLASSEMENT EN FONCTION DU RALENTISSEMENT (-) OU DE L'ACCÉLÉRATION (+) DE LA PROGRESSION DES NÉCROSES ENTRE LE 4ÈME ET LE 6ÈME JOUR (en % de la vitesse de progression des nécroses calculée entre 0 et le 6ème jour)

Souches	5092	2050	2080	5010	2185	5152	2036	0241	2053	0413	0517	2037	2181	2184	2182
Codes espèces	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	⊙	⊗	⊗	⊗	⊗	⊙	⊙	⊙
%	- 80	- 76	- 60	- 45	- 40	- 32	- 30	- 30	- 20	- 14	- 2	+ 5	+ 20	+ 35	+ 45

TABLEAU IV
Préinfections

1°) - Longueur des nécroses de la première infection au 3ème jour

Souches Inf ₁	Essai C (04/07)			Essai D (13/07)			Essai E (05/08)			Moyenne des variances
	n	\bar{x}	S ² x	n	\bar{x}	S ² x	n	\bar{x}	S ² x	
⊗ 0517	29	29,8	13,7	30	33,8	14,6	29	33,1	11,7	13,3
⊗ 0413	29	23,0	11,6	30	30,4	26,7	30	27,0	11,5	16,6
⊙ 0241	30	11,6	13,0	29	18,3	13,5	30	16,5	13,0	13,2
⊗ 1130	30	35,5	8,0	30	36,0	18,7	29	34,3	19,9	15,5
⊗ 2131	30	12,8	29,6	29	12,6	39,5	30	20,6	33,4	34,2
⊙ 2132	29	16,2	16,7	30	21,9	35,2	28	21,8	25,1	25,7
⊙ 0600							31	23,3	45,2	45,2
⊗ 6202							30	35,7	17,8	17,4

2°) - Classement cumulé des souches Inf₁ en fonction des longueurs des nécroses au 3ème jour

	Groupe peu agressif		Agressivité croissante →				Groupe très agressif	
	2131 ⊗	0241 ⊙	2132 ⊙	0600 ⊙	0413 ⊗	0517 ⊗	1130 ⊗	6202 ⊗
\bar{x} N3j en mm	15,4	15,4	20	23,3	26,8	32,3	35,2	35,7
S ² x	34,2	13,2	25,7	45,2	16,6	13,3	15,5	17,4
n	89	89	87	31	89	88	89	30

TABLEAU V

(voir p. 267)

TABLEAU VI

Infection sur épicotyles de semenceaux Amelonado préalablement traités ou non à l'Aliette
(58 mg m.a. par plant au sol)

\bar{x} = longueur des nécroses en mm, trois jours après l'infection
n = nombre de plants S²x = variance

	<i>Phytophthora palmivora</i> ⊗					<i>Phytophthora megakarya</i> ⊙							
	2185	2130	5010	0517	6202	0241	0211	0255	2181	2132	2184	0309	0600
Sans traitement (Témoins NTr)	\bar{x} 30,8	34,5	35,7	40,3	40,7	16,6	18,7	19,9	20,5	22,9	25,4	27,6	28,1
	n 10	10	9	10	10	11	9	10	10	11	10	10	8
	S ² x 27,3	12,3	12,3	12,0	14,7	8,3	12,3	13,0	10,1	11,9	18,3	32,7	9,3
Avec traitement (Tr)	0517	2185	6202	5010	2130	0211	2181	0241	0255	0600	0309	2184	2132
	\bar{x} 10,8	11,5	13,1	19,0	27,5	10,6	13,4	14,0	14,4	17,4	17,7	19,6	20
	n 10	8	7	7	8	9	10	9	7	8	10	10	9
	S ² x 38,8	6,9	30,8	10,7	14,3	2,3	10,5	9,5	26,0	25,1	43,1	11,6	12,5

(58 mg m.a. par plant au sol)

\bar{x} = longueur des nécroses en mm, 3 jours après l'infection

n = nombre de plants S²x = variance

TABLEAU V

Réinfections. Longueur au bout de trois jours des nécroses de la seconde infection

Souches Inf ₁ des préinfections (par ordre d'agressivité croissante les trois premiers jours	SOUCHES Inf ₂ DES " REINFECTIONS " PAR ORDRE D'AGRESSIVITE CROISSANTE																							
	Réinfection 0241 ⊙				Comparaison avec témoin 0241 3 jours				Réinfection 0413 ⊕				Comparaison avec témoin 0413 3 jours				Réinfection 0517 ⊗				Comparaison avec témoin 0517 3 jours			
	n	\bar{x}	S ² _x		n	\bar{x}	S ² _x		n	\bar{x}	S ² _x		n	\bar{x}	S ² _x		n	\bar{x}	S ² _x					
⊙ 0241	29	9,1	35,7	† (t = 2,8) ^{xx}	27	19,4	46	† (t = 4,1) ^{xxx}	90	22,2	78,4	† (t = 5,7) ^{xxxx}												
⊗ 2131	30	6,9	53,9	† (t = 3,9) ^{xxx}	29	19,6	54,4	† (t = 3,8) ^{xxx}	29	18	69,2	† (t = 8,3) ^{xxxx}												
⊙ 2132	26	12,1	75,3	= (t = 0,3)	30	16,6	79,1	† (t = 5) ^{xxx}	29	18,4	70,7	† (t = 8) ^{xxxx}												
⊙ 0600	10	8,9	35,8	= (t = 1,9)	9	27,2	49,6	= (t = 0,9)	12	14,3	31,7	† (t = 10) ^{xxxx}												
⊕ 0413	29	10,5	51	= (t = 1,5)	29	20,9	112,9	† (t = 2,1) ^x	30	25	138,3	† (t = 3,3) ^{xx}												
⊗ 0517	24	21,6	85,8	† (t = 4,4) ^{xxx}	24	21,2	87,4	† (t = 2) ^x	28	26,4	168,7	† (t = 2,4) ^x												
⊗ 1130	23	15,7	84,2	= (t = 1,5)	26	20,9	64,4	† (t = 2,6) ^{xx}	29	26,4	167,2	† (t = 2,4) ^x												
⊗ 6202	10	20,2	78,8	† (t = 2,6) ^x	10	25,9	35,2	= (t = 0,4)	10	27	16,5	† (t = 3,6) ^{xxx}												
Témoins 3 jours Inf ₂	45	12,7	19,8		46	25,1	10,6		45	32,5	29,1													

x seuil de signification 5 % ; xx seuil de signification 1 % ; xxx seuil de signification 1 % ; xxxx seuil de signification 1 %

† manifestation d'une résistance induite chez la plante hôte ; = absence de toute réaction ; † poursuite des nécroses des préinfections

TABLEAU VII
Comportements de *Phytophthora palmivora* et de *P. megakarya* sur épicotyles de différentes espèces de *Theobroma*

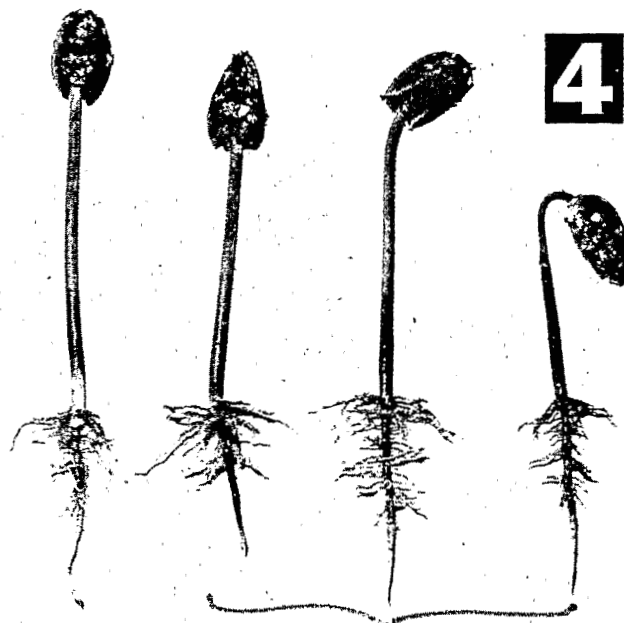
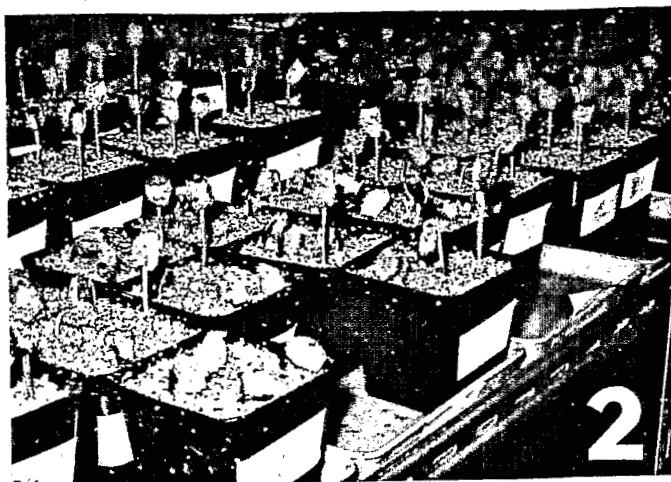
Espèces <i>Phytophthora</i>		Espèces <i>Theobroma</i>			
		<i>cacao</i> (Amelonado)	<i>bicolor</i>	<i>grandiflorum</i>	<i>microcarpum</i>
<i>palmivora</i> ⊗ (souche 0517)	Nécroses à 3 jours en m/m	35	23	15	23
	Nécroses à 6 jours en m/m	54	33	19	37
	Rapport des vitesses $\frac{6j-3j}{3j-0j}$	0,54	0,44	0,27	0,61
<i>megakarya</i> ⊙ (souche 2184)	Nécroses à 3 jours en m/m	20	4	11	12
	Nécroses à 6 jours en m/m	55	5	12	14
	Rapport des vitesses $\frac{6j-3j}{3j-0j}$	1,75	0,25	0,09	0,17

TABLEAU VIII
Tailles des nécroses sur fruits de taille adulte détachés et blessés, à 25 °C, sous alternance lumière-obscurité 12 h-12 h
(petit diamètre méridien/grand diamètre équatorial en mm)

Isolats monospores	Cabosses de 5 mois						Cabosses de 5 à 6 mois							
	⊗		⊙		⊕		⊗		⊙		⊕			
	0517	5010	2185	2181	2182	2184	0241	0413	0517	5010	2184	0241	0413	
Dates des lectures	2 jours	34/37	28/32	29/31	5/8	19/25	29/25	5/8	30/34	32/41	26/32	25/30	12/20	18/18
	4 jours	80/103	76/92	78/90	46/47	67/85	72/85	39/41	80/92	88/108	77/95	70/84	45/53	45/70
	5 jours	102/140	99/121	101/118	61/70	88/115	86/105	49/55	100/129	110/140	98/120	90/107	53/78	70/104
	6 jours	125/191	121/157	122/154	76/92	105/140	111/140	56/83	119/169	132/183	122/156	105/140	64/92	93/130

TABLEAU IX
Evolution des symptômes de la maladie sur blocs de cortex sans blessure après attaque de zoospores
(en % du nombre total de blocs en observation)

Isolat monospore	Lectures en heures	Rien	Aspect huileux			Aspect nécrotique		Importance de la surface nécrosée			
			Points	Réseau	Tache	Points	Réseau	1/4	1/2	3/4	Totalité
0517 (<i>palmivora</i>) ⊗	48	13	38	18	0	25	0	3	0	3	0
	72	8	15	3	20	41	0	0	0	8	5
	120	5	15	8	13	20	0	3	3	0	33
5010 (<i>palmivora</i>) ⊗	48	13	37	21	0	24	2	3	0	0	0
	72	3	23	5	5	50	3	5	0	3	3
	120	3	16	7	11	18	0	3	5	11	26
0413 (<i>capsici</i>) ⊕	48	18	23	15	0	38	3	3	0	0	0
	72	8	26	5	0	53	0	8	0	0	0
	120	8	18	3	5	36	10	0	10	0	10
2184 (<i>megakarya</i>) ⊙	48	0	11	11	0	53	25	0	0	0	0
	72	0	3	0	0	66	8	18	0	0	5
	120	0	5	0	0	16	32	0	5	0	42



T **INFECTES**

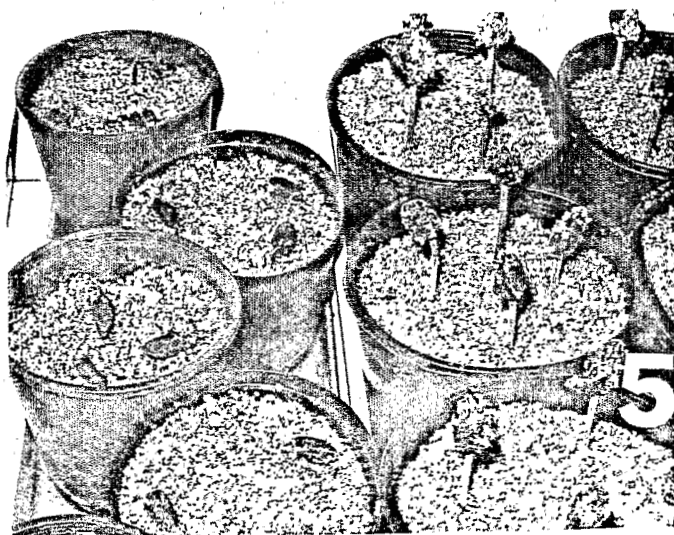


PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE A

Clichés G. Blaha

Tests sur racines

1. — Repiquage des plantules Amelonado de dix à douze jours sur vermiculite infectée
2. — Vue d'ensemble, une semaine après le début de l'expérience
3. — Premières mortalités
4. — Aspect nécrotique du système racinaire et du collet. Verse caractéristique par affaissement de l'hypocotyle à la base des cotylédons
5. — Effets d'une souche agressive à gauche (*P. palmivora* souche 0517) et d'une souche très peu agressive à droite (*capsici* souche 0413)

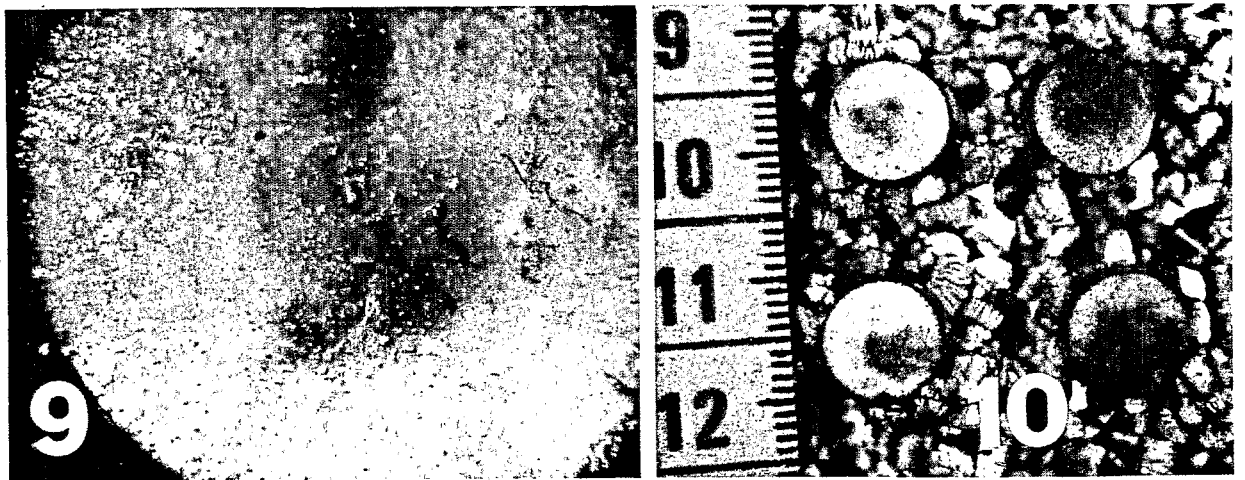
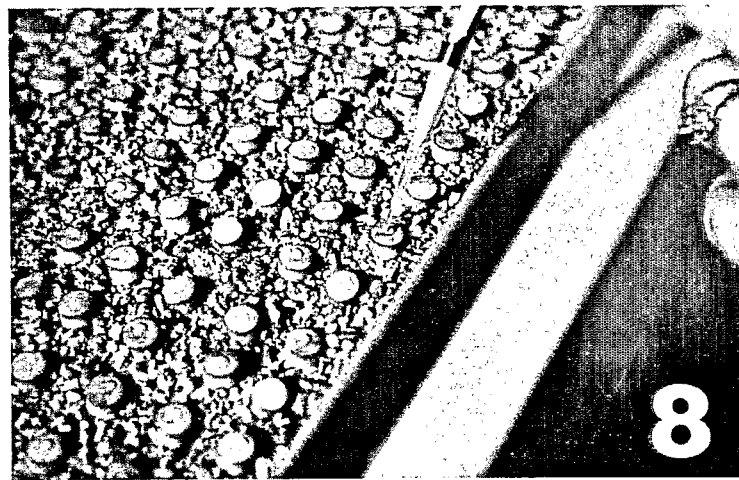
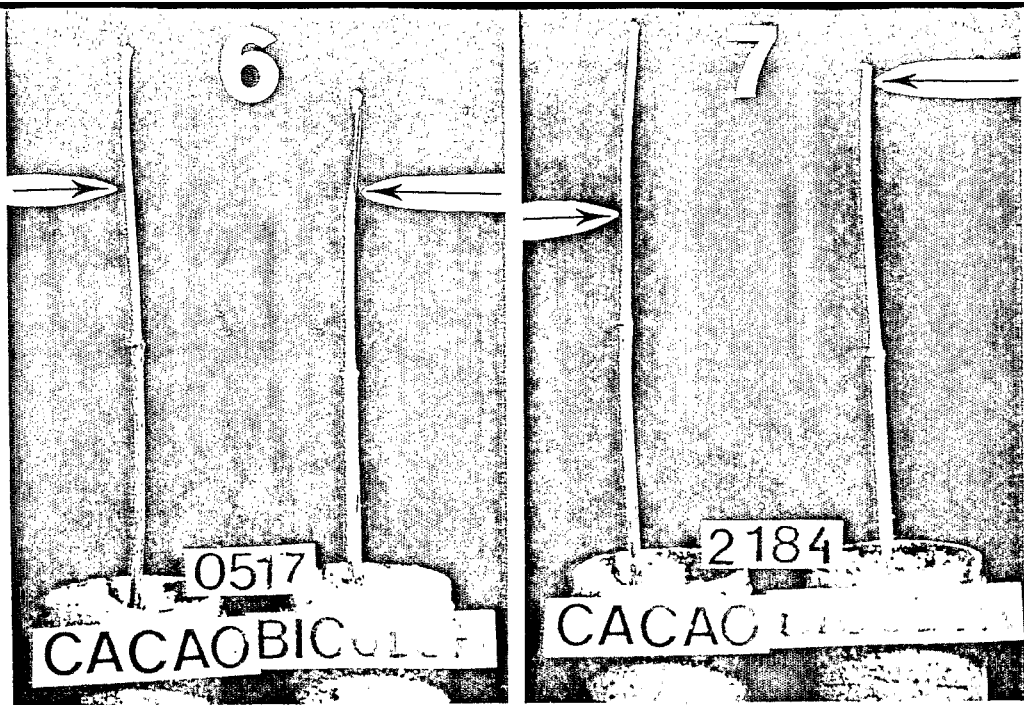


PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE B

Clichés G. Blaha

Tests sur épicotyles

6. — Comparaison des nécroses obtenues six jours après l'infection de l'apex par la souche *palmivora* (0517) sur Amelonado à gauche, et sur *bicolor* à droite
 7. — Comparaison dans les mêmes conditions que précédemment mais avec une souche *megakarya* (2184)

(Les flèches situent le front d'avancée des nécroses)

Tests sur cortex

8. — *Jour J* : inoculation par dépôt d'une goutte de suspension de zoospores à la surface des blocs de cortex non blessés
 9. — *J + 48 heures* : points et réseaux nécrotiques après une agression d'une souche *megakarya* (2184)
 10. — *J + 72 heures* : à gauche, taches huileuses et réseaux nécrotiques provoqués par une souche *palmivora* (0517); à droite, taches nécrotiques marbrées occasionnées par une souche *megakarya* (2184)

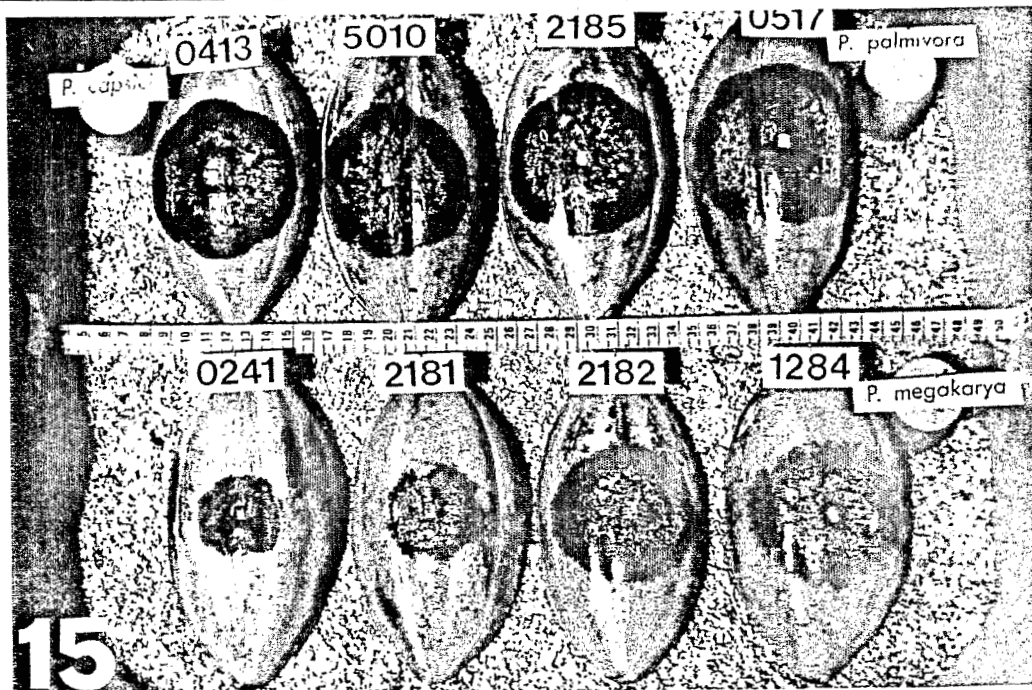
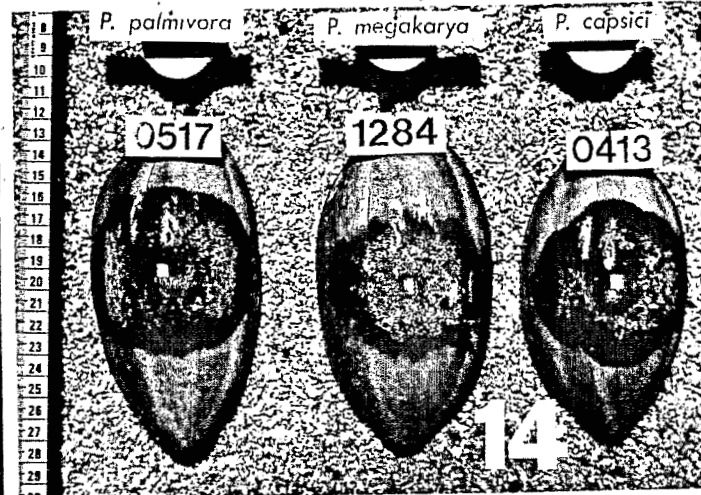


PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE C
Aspects des nécroses sur fruits adultes

Clichés G. Blaha

11. — Front de croissance, net et régulier, d'une tache à *P. palmivora* (souche 0517)
12. — Front de croissance, irrégulier, flou et marbré, d'une tache à *P. megakarya* (souche 2184)
13. — Tache marbrée caractéristique de *P. megakarya* sur cabosse attachée non blessée (infection expérimentale de cinq à six jours sur SNK 37, Station de Nkoemvone au Cameroun en 1970)
14. — Taches caractéristiques des trois principales espèces après infection par blessure de fruits détachés (Lire 2184 au lieu de 1284)
15. — Comparaison, quatre jours après infection par blessure, de plusieurs souches sur un même clone de cacaoyer (Zozokondji C₇₃)
On remarquera la variabilité de la taille des taches avec l'espèce *megakarya* de gauche à droite souche 0241 < s. 2181 < s. 2182 < s. 1284 (lire 2184)

