

Nouvelles orientations des recherches théoriques et pratiques sur la résistance aux maladies chez les plantes

ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE

É. LAVILLE *

La recherche de variétés résistantes demeure souvent la voie privilégiée de lutte contre les maladies fongiques, bactériennes ou virales des plantes, et ceci malgré la découverte et l'utilisation de produits pesticides efficaces.

Or, on assiste depuis plusieurs années, à un renouvellement important des idées et des schémas qui étaient habituellement utilisés pour étudier les maladies chez les plantes cultivées et pour sélectionner des variétés résistantes.

J.E. VAN DER PLANK est sans doute l'un des principaux artisans de cette évolution. Depuis près de 10 ans ses travaux sur la propagation des épidémies atteignant le monde végétal (17, 18), sur l'évolution des populations d'hôtes et de parasites (19), sur les mécanismes génétiques de résistance, de virulence et d'agressivité (20, 21), ont permis de dégager des modèles d'étude et des stratégies nouvelles de lutte à long terme, pouvant être adaptées à chaque problème particulier (ROBINSON, 1968 - 13), KIYOSAWA, 1970 - 6). Ensuite ou parallèlement, d'autres chercheurs : ZADOKS (22), ALEXANDER (1), MOSEMAN (12), LEONARD (9), MODE (11), etc., ont amélioré les méthodes d'observation et les modèles de propagation des épidémies, poursuivi les études des relations hôtes-parasites en terme de population, approfondi les systèmes géniques de résistance ou de sensibilité.

Les ouvrages et les articles parus sur ces sujets s'adressent donc à la fois aux phytopathologistes et aux généticiens chargés des programmes d'amélioration.

Mais cette recherche a créé son propre vocabulaire (HABGOOD 5, VAN DER PLANK 21, ZADOKS 22) et c'est pourquoi nous avons traduit un certain nombre des termes utilisés, ainsi que leurs définitions, établies par A.R. ROBINSON, 1969 (14).

DÉFINITIONS.

Maladie - Disease : maladie de type infectieux à caractère épidémique.

Anomalie, désordre - Disorder : maladie non infectieuse.

Epidémie - Epidemic : développement d'une maladie sur une population de plantes hôtes due à l'accroissement de la population du pathogène.

Hôte - Host : organisme abritant un parasite, désigne un individu ou une population (pathodème).

Pathogène - Pathogene : parasite capable de causer, de provoquer une maladie à un hôte particulier ou à un groupe d'hôtes.

Pathogénicité, pathogénie - Pathogenicity : attribut d'un pathogène, degré de possibilité pour un pathogène de causer une maladie.

Parasite facultatif - Facultative parasite : parasite pouvant aussi se développer en saprophyte.

Parasite obligatoire - Obligate parasite : se dit d'un parasite qui ne peut pas survivre (dans les conditions naturelles) en phase saprophytique.

Sensibilité - Susceptibility : la sensibilité à une maladie s'oppose à la résistance.

Résistance - Resistance : possibilité pour une plante hôte de faire obstacle au pathogène. Ce terme s'utilise pour les maladies de type épidémique et non dans le sens de «résistance au froid» (par exemple).

Hypersensibilité - Hypersensitivity : forte réaction locale à une infection, conduisant à la destruction des tissus atteints, empêchant l'extension de l'infection.

* - Institut français de Recherches fruitières Outre-Mer, Laboratoire de Phytopathologie, Faculté des Sciences d'Orsay.

Immunité - Immunity : Exemption d'infection. L'immunité est la résistance absolue à un pathogène.

Maladie à intérêt composé - Compound interest disease : maladie pour laquelle la progression est mathématiquement semblable à celle des intérêts composés (domaine des prêts à intérêt). On utilise la transformation $\log x (1-x)$ lorsqu'on veut noter l'importance de la maladie en fonction du temps dans laquelle (x) égale le pourcentage de tissus atteints.

Maladie à intérêt simple - Simple interest disease : maladie dont la progression est mathématiquement analogue à celle d'un intérêt dit simple.

Pathotype - Pathotype : population de pathogène dont tous les individus ont en commun un caractère particulier de pathogénie.

Pathodème - Pathodeme : population d'un hôte dont tous les individus ont en commun un même caractère de résistance. Comme il existe plusieurs sortes de résistance, les pathodèmes sont qualifiés, par exemple, d'horizontaux ou de verticaux.

Variété composite - Multiline : cultivar fait de plusieurs pathodèmes verticaux distincts. Est utilisée en général contre les pathogènes qui sont des parasites obligatoires, et qui provoquent des maladies à intérêt composé.

Inoculum initial - Initial inoculum : désigne la totalité de la population du pathogène au début d'une épidémie. L'importance de cet inoculum initial est un facteur conditionnant ultérieurement la sévérité de l'épidémie. VAN DER PLANK distingue deux catégories d'inoculum initial. La première conduit généralement au développement de maladies dites à intérêt composé et comprend le plus souvent des parasites obligatoires ; la seconde conduit au développement de maladies dites à intérêt simple et regroupe les parasites facultatifs.

Race - Race : Subdivision d'une espèce. Par convention, en phytopathologie, ce terme s'applique exclusivement au pathogène et jamais à l'hôte.

Esquive - Disease escape : situation particulière qui entrave l'infection et le développement d'une maladie, bien que toutes les conditions soient remplies (présence du pathogène et de sa plante hôte). Ne doit pas être confondue avec un phénomène de résistance.

Relation gène pour gène - Gene for gene relationship : cette relation existe lorsque la présence d'un gène particulier dans une population d'organismes (pathogène) est liée à la présence d'un gène particulier présent dans une autre population (hôte).

Gène principal (majeur) de résistance - Major gene resistance : chaque mécanisme de résistance comporte souvent parmi tous les gènes impliqués, certains gènes dont l'activité est primordiale.

Gène mineur de résistance - Minor gene resistance : gène dont l'activité est secondaire.

Gène rival (assorti, opposé) - Matching gene : se dit d'un gène ou des gènes de virulence d'un pathogène, qui rivalisent, qui s'attaquent, aux gènes de résistance correspondant chez l'hôte.

Gène de virulence (V) - V-gene : désigne un gène unique de virulence chez le pathogène. Il peut être dominant (V) ou récessif (v).

Gène (R) - R-gene : désigne un gène unique de résistance verticale chez un hôte, peut être dominant (R) ou récessif (r).

Résistance polygénique - Polygenic resistance : tout mécanisme de résistance dont la succession est contrôlée par un grand nombre de gènes. Cette situation ne caractérise pas nécessairement la résistance horizontale.

Résistance verticale - Vertical resistance : Le terme vertical a été employé par VAN DER PLANK en 1963 lors de l'établissement de graphiques destinés à traduire la résistance des plantes hôtes à différents parasites, cette résistance apparaissant alors sur des graphiques sous la forme d'un axe vertical.

Lorsqu'une variété de plante hôte est résistante à quelques races seulement d'un pathogène, on dit qu'elle possède une résistance de type vertical.

La résistance verticale est prouvée par une analyse de variance au cours de laquelle on met en évidence des interactions différentielles significatives entre pathotypes et pathodèmes.

On pense en général que la résistance verticale est la seule résistance utilisable en agronomie ou que les mécanismes de résistance sont nécessairement surmontés plus ou moins tôt.

Ce pessimisme ne doit pas être de règle surtout si l'on se réfère aux mécanismes de résistance horizontale et à ses qualités.

Résistance horizontale - Horizontal resistance : le terme horizontal a été employé par VAN DER PLANK en 1963, lors de l'établissement de graphiques destinés à traduire la résistance de diverses variétés hôtes à plusieurs races de parasites, cette résistance apparaissant alors sur ces graphiques, sous la forme d'un axe horizontal.

Lorsque la résistance d'une variété de plante hôte s'exerce à l'encontre de toutes les races d'un pathogène, on dit qu'elle est de type horizontal.

La résistance horizontale peut être mise en évidence lorsqu'on teste une série de pathotypes à l'égard d'une série de pathodèmes, c'est-à-dire lorsqu'on recherche la pathogénie de plusieurs souches vis-à-vis de différentes variétés d'une même plante hôte.

Une analyse de la variance doit mettre en évidence, d'une part une différence significative au sein de la population de pathotypes, d'autre part une différence significative au sein de la population des pathodèmes. En revanche, il ne doit pas y avoir de différence, entre pathotypes et pathodèmes. La résistance de type horizontal est dite aussi «field resistance» ou résistance au champ et «general resistance» ou résistance globale. Elle peut être déterminée génétiquement par un nombre restreint de gènes elle est dite oligogénique, mais aussi par un grand nombre de gènes, elle est dite alors polygénique, et c'est le cas le plus fréquent.

Il existe des arguments solides pour penser que la résistance de type horizontal, est présente dans toutes les plantes, vis-à-vis de toutes les maladies, et le fait que souvent certaines pratiques culturales ne la fasse pas apparaître ne signifie pas qu'elle n'existe pas. Cependant, la résistance horizontale est difficile à obtenir dans un programme d'amélioration et de ce fait est souvent négligée.

Pathotype vertical - Vertical pathotype : pathotype défini par les critères de la pathogénie verticale, il peut être simple ou complexe.

Pathodème vertical - Vertical pathodeme : pathodème défini par les critères de résistance verticale.

Pathogénie verticale - Vertical pathogenicity : la pathogénie verticale est révélée, mise en évidence, par une action différentielle entre les pathotypes et les pathodèmes. Une pathogénie verticale élevée implique un nombre élevé de gènes V de virulence et une pathogénie verticale faible n'implique qu'un petit nombre de gènes V de virulence.

Pathodème horizontal - Horizontal pathodeme : pathodème défini par les critères de la résistance horizontale.

Pathotype horizontal - Horizontal pathotype : pathotype défini par les critères de pathogénie horizontale. Un pathotype horizontal peut avoir plusieurs niveaux de pathogénie horizontale.

Pathogénie horizontale - Horizontal pathogenicity : niveau de pathogénie d'un pathotype horizontal.

Mutabilité verticale d'un pathogène - Vertical mutability of the pathogen : facilité avec laquelle un pathogène est capable de produire un nouveau pathotype vertical.

Erosion, usure - *Erosion (of horizontal resistance)* : perte de la résistance (horizontale) chez une population hôte survenant à la suite de changements génétiques.

Modèle, type - *Patterns (of vertical resistance)* : il existe plusieurs modèles de résistance. Par exemple :

- modèle de résistance verticale distribuée dans le temps, ainsi des populations successives d'hôtes peuvent avoir différentes résistances verticales,
- modèle distribué dans l'espace, dans une région déterminée, peuvent coexister plusieurs pathodèmes verticaux différents,
- modèle s'appliquant à la plante, qui entraîne des différences de résistance verticale entre chaque plante individuelle,
- modèle au sein des cultures, qui introduit des différences de résistance verticale au sein de différentes cultures ou au sein de différentes populations hôtes.

Mécanisme de résistance - *Resistance mechanism* : il faut distinguer entre un mécanisme individuel de résistance et la résistance « hors tout » d'un hôte. Chaque sorte de mécanisme de résistance peut être caractérisé, mais cela n'indique pas nécessairement que ce mécanisme confère une résistance horizontale ou verticale. Une plante hôte peut posséder plusieurs mécanismes de résistance et dans un certain sens, à la fois la résistance verticale et la résistance horizontale.

Variabilité verticale de l'hôte - *Vertical variability of the host* : la résistance verticale de l'hôte est variable dans l'espace et dans le temps, ainsi une population de plantes annuelles ne peut demeurer inchangée durant plusieurs années.

Virulence - *Virulence* : ce terme est souvent utilisé pour signifier la pathogénie verticale et est opposé à l'agressivité qui désigne la pathogénie horizontale.

Agressivité - *Aggressiveness* : ce terme est employé par différents auteurs avec des sens différents. VAN DER PLANK l'utilise pour caractériser la pathogénie horizontale et l'oppose à « virulence » qu'il réserve pour la pathogénie de type vertical.

Rupture, écroulement - *Breakdown* : désigne l'écroulement de la résistance verticale, étant entendu que la disparition de cette résistance est due à un changement survenu au niveau du pathogène et non à une modification de la plante hôte.

Ensemble (ou complexe) de pathotype vertical - *Complex vertical pathotype* : pathotype vertical comprenant plusieurs gènes de virulence.

Ensemble (ou complexe) de résistance verticale - *Complex vertical resistance* : résistance verticale comprenant plusieurs gènes de résistance verticale (chez les plantes hôtes).

Hôte différentiel - *Differential host* : plante hôte faisant partie d'une série, au sein de laquelle chaque plante hôte possède une résistance verticale différente.

Interaction différentielle - *Differential interaction* : terme du vocabulaire statistique, signifie que l'expression des différences de résistances verticales dépend des différences des pathotypes, alors que l'expression des différences des résistances horizontales ne dépend pas des différences des pathotypes. Ainsi, lorsqu'une série de pathotypes est inoculée à une série de pathodèmes dans toutes les combinaisons, et que les résultats sont analysés mathématiquement, si la pathogénie (ou la résistance) est verticale, il existe des interactions significativement différentes entre les pathotypes et les pathodèmes ; en revanche, si la pathogénie (ou la résistance) est de type horizontale, on ne peut déceler de différences significatives.

Demi-vie (d'un pathotype vertical) - *Half-life (of a vertical pathotype)* : ce terme caractérise une étape de la disparition progressive d'un pathotype vertical sous l'effet de la pression de stabilisation (par comparaison avec la perte de radioactivité d'une substance, courbe logarithmique décroissante).

Pression de sélection - *Selection pressure* : sélection naturelle ou artificielle qui favorise un variant particulier parmi tous les autres. Dans le contexte épidémiologique, la culture d'un pathodème vertical particulier, exerce une pression de sélection sur son pathotype vertical rival qui lui correspond.

Pression stabilisante - *Stabilizing pressure* : la culture d'un pathodème vertical crée une pression de sélection vis-à-vis de son pathotype vertical rival, et lorsque cette culture cesse, le pathotype vertical rival qui y correspond tend à disparaître, ce phénomène est appelé pression stabilisante.

Le degré de pression stabilisante est mesuré en termes de demi-vie du pathotype vertical en question.

Gène fort de résistance verticale - *Strong gene for vertical resistance* : la pression stabilisante agit parfois plus rapidement avec certains pathotypes verticaux qu'avec d'autres. Lorsqu'elle agit rapidement, on dit alors que le gène R de résistance rival de l'hôte est fort. La force de gène R de résistance est mesurée en termes de demi-vie du pathotype vertical rival opposé.

Pathotype vertical simple - *Simple vertical pathotype* : pathotype vertical ne possédant que peu de gènes V de virulence.

Résistance verticale simple - *Simple vertical resistance* : résistance verticale conditionnée par peu de gènes de résistance R.

Effet Vertifolia - *Vertifolia effect* : *Vertifolia* est une espèce de pomme de terre sélectionnée pour la résistance verticale du *Phytophthora infestans*. Lorsque cette résistance verticale a été surmontée, on s'est aperçu que la résistance horizontale de cette même variété était devenue anormalement basse. C'est cette diminution de la résistance horizontale, au cours des générations de sélection de la résistance verticale, qui a été appelée effet *Vertifolia*.

Le but que se fixent phytopathologistes et généticiens, lorsqu'ils examinent le rôle de la résistance dans les maladies des plantes, est d'obtenir durablement la meilleure protection possible des cultures, sans perdre de vue que les populations d'hôtes et de parasites en présence sont susceptibles de varier, soit indépendamment l'une de l'autre, soit, et c'est le plus fréquent, l'une avec ou par l'autre.

VAN DER PLANK a su distinguer deux sortes de résistances chez les plantes hôtes, auxquelles correspondent deux sortes de pathogénies chez les populations de parasites :

- la résistance (la pathogénie) verticale,
- la résistance (la pathogénie) horizontale.

Cette distinction est fondamentale, et lorsqu'on entreprend de sélectionner une nouvelle variété de plante résistante à un parasite déterminé, il est indispensable de connaître le type de résistance, verticale ou horizontale, qui lie cet hôte à son parasite car les méthodes pour conserver ou acquérir l'une ou l'autre de ces résistances ne sont pas les mêmes, et surtout leurs valeurs respectives varient avec les facteurs épidémiologiques propres à chaque maladie.

Nous emprunterons à R.A. ROBINSON (14, 15) l'exposé des principaux facteurs épidémiologiques qui permettent de caractériser une maladie, et les règles qui en découlent. Cet auteur rappelle, que ces règles sont sujettes à révision au fur et à mesure de la progression de nos connaissances dans ce domaine, que leur importance rela-

tive diffère sensiblement selon la maladie considérée, enfin qu'elles doivent être utilisées toutes ensemble et non individuellement.

PRINCIPAUX FACTEURS ÉPIDÉMIOLOGIQUES.

I - Variabilité verticale de l'hôte.

Lorsque la résistance verticale est perdue chez un pathodème vertical, celui-ci doit être remplacé ou modifié. Si ce remplacement est facile à obtenir, on dit que l'hôte possède une forte variabilité verticale.

Cette variabilité est sous la dépendance de deux composantes : d'une part la durée du cycle de reproduction de la plante et d'autre part sa plus ou moins grande aptitude à s'hybrider.

Le remplacement d'un pathodème par un autre est relativement aisé dans le cas de cultures annuelles (tomate, pomme de terre, tabac, etc.), plus difficile dans le cas de cultures semi-pérennes (cane à sucre, bananier, etc.) et très difficile en arboriculture (cacao, hévéa, citrus, palmier, etc.).

Règle n° 1 : la recherche d'une résistance de type vertical n'est pas souhaitable dans le cas de cultures pérennes et pour les plantes difficiles à hybrider.

II - Type de l'épidémie.

Les maladies des plantes sont classées en deux grands groupes selon que leur propagation est analogue, soit à une courbe mathématique dite à «intérêt simple», soit à une courbe dite à «intérêt composé».

Ainsi par exemple, les «wilt» à *Fusarium*, à *Verticillium* ou à Bactéries, sont des maladies dites à «intérêt simple». Les Rouilles des céréales et nombre de maladies de feuillage sont en revanche dites à «intérêt composé».

Dans le premier cas, la dispersion de la maladie est beaucoup plus lente que dans le second cas, où un pathotype vertical nouveau peut envahir une région entière en quelques saisons.

Règle n° 2 : la résistance verticale doit être cherchée de préférence lorsqu'il s'agit de maladies à intérêt simple.

III - Mutabilité verticale du pathogène.

Certains pathogènes peuvent différencier de nouveaux pathotypes verticaux plus facilement que d'autres.

Théoriquement, la mutabilité verticale est mesurée par le nombre de fois où de nouveaux pathotypes apparaissent au sein d'une population de taille définie et dans un temps déterminé, ou après un nombre donné de générations.

En pratique, l'estimation de ce caractère est difficile à obtenir, mais elle a pu l'être pour certains pathogènes comme le *Phytophthora infestans*, *Puccinia polysora*, *Pseudomonas solanacearum*, etc., qui mutent facilement et fréquemment.

Règle n° 3 : la résistance verticale ne peut être utilisée à l'encontre de pathogènes possédant une forte mutabilité verticale.

IV - Pression de sélection.

La présence d'un pathodème vertical exerce une pression de sélection sur l'apparition d'un nouveau pathotype vertical correspondant et cette pression est d'autant plus grande que ce pathodème est plus important et plus homogène.

Règle n° 4 : il est recommandé de rechercher une résistance de type horizontal lorsque la population de l'hôte est génétiquement uniforme et qu'un seul cultivar occupe de larges superficies contiguës.

V - Pression stabilisatrice.

On sait que la culture d'un pathodème vertical exerce une pression de sélection sur un pathotype vertical correspondant. Lorsque la culture de ce pathodème cesse, la pression stabilisatrice agit sur le pathotype vertical qui décroît jusqu'à éventuellement disparaître. La pression de stabilisation peut être forte ou faible. Lorsqu'elle est forte, le gène de résistance de l'hôte est appelé «gène fort de résistance verticale». Dans le cas contraire, le gène est appelé «gène faible de résistance verticale».

La force du gène de résistance est mesurée par la demi-vie du pathotype vertical correspondant.

La pression stabilisatrice ne joue pas lorsque le pathogène possède une phase dormante durant laquelle la pathogénie verticale ne peut varier.

Règle n° 5 : la résistance verticale peut être utilisée lorsque la pression stabilisatrice peut jouer.

VI - Nature du parasite.

On a l'habitude de distinguer, en conditions naturelles, deux types de parasites : les parasites dits «obligatoires» et les parasites «facultatifs».

Si le parasite est un parasite obligatoire, la pression stabilisatrice sur un pathotype vertical ne peut survenir que durant la croissance parasitaire. Si le pathogène est un parasite facultatif, la pression stabilisatrice peut aussi intervenir durant la phase saprophytique.

Règle n° 6 : contre les parasites facultatifs, un seul gène fort de résistance verticale est suffisant pour que puisse jouer la pression stabilisatrice ; en revanche, contre les parasites obligatoires, au moins deux gènes forts sont nécessaires.

VII - Mode de culture.

La monoculture d'un pathodème vertical exerce une pression de sélection sur le pathotype vertical correspondant. Pour compenser cette pression de sélection, on peut utiliser plusieurs pathodèmes verticaux, soit simultanément en les juxtaposant par grandes zones, à l'échelle

d'une région, soit successivement en pratiquant des rotations de cultures.

Règle n° 7 : la monoculture de plusieurs pathodèmes verticaux pratiquée simultanément est plus efficace pour lutter contre les maladies à progression de type «intérêt composé»; en revanche, la succession de monocultures de plusieurs pathodèmes verticaux est mieux adaptée à la lutte contre les maladies de type «intérêt simple».

VIII - Mode de transmission de la maladie.

Lorsqu'un pathodème vertical est cultivé pour la première fois, l'inoculum initial du pathotype vertical correspondant est très faible ou même inexistant. Mais certaines maladies sont transmises par le matériel de multiplication de l'hôte (boutures, souches). Si ce matériel possède une résistance verticale mais est néanmoins infesté, il transmet le pathotype vertical correspondant et l'effet de la résistance verticale est progressivement perdu. Si la propagation de la maladie est du type à intérêt simple, on peut éviter cette évolution par un contrôle sévère des plants. Mais si la maladie se propage selon le type de l'intérêt composé, une seule plante sur 100.000 par exemple est suffisante pour être, à l'origine de la maladie.

Règle n° 8 : la résistance verticale est probablement moins efficace à l'encontre d'une maladie transmise par le matériel de multiplication de la plante hôte que la résistance horizontale.

IX - Degré de protection.

Les mécanismes de résistance verticale peuvent conférer une protection plus ou moins grande vis-à-vis de pathotypes verticaux. Une protection incomplète favorise la perte rapide de la résistance verticale.

Règle n° 9 : la résistance verticale est perdue d'autant plus rapidement que la protection qu'elle confère est moins complète.

X - Saisons défavorables.

Des saisons défavorables, comme un hiver rigoureux ou une longue saison sèche, ont pour effet de réduire notablement la population du pathogène. Ceci est particulièrement important vis-à-vis des parasites obligatoires causant des maladies à intérêt composé sur des plantes annuelles.

Règle n° 10 : la résistance verticale est à conseiller lorsqu'il existe, dans le cycle annuel, des saisons défavorables.

XI - Contrôle sanitaire.

Le mode et la rigueur du contrôle sanitaire qu'il est possible de mettre en oeuvre influencent notablement l'efficacité de la résistance verticale.

Ceci concerne plus particulièrement un parasite obligatoire contre lequel un pathodème vertical résistant a été

sélectionné. Il est nécessaire de faire disparaître toute trace du pathodème sensible auquel le parasite est inféodé, car la culture en mélange du pathodème sensible et du pathodème résistant crée obligatoirement une pression de sélection pour l'apparition d'un nouveau pathotype vertical.

Règle n° 11 : l'efficacité de la résistance verticale est accrue lorsqu'un contrôle sanitaire rigoureux est possible.

XII - Rapport de la résistance verticale avec la résistance horizontale.

On a de bonnes raisons de penser que chaque plante possède quelque résistance horizontale à chaque maladie, mais parfois le niveau de cette résistance horizontale est trop faible pour être directement utilisable. Il arrive cependant qu'au cours des opérations d'hybridations destinées à obtenir une bonne résistance verticale, on perde les facteurs de cette résistance horizontale. Il en résulte que lorsque la résistance verticale est perdue, la plante hôte devient encore plus sensible.

Règle n° 12 : il est important de renforcer la résistance verticale par un niveau, même faible, de résistance horizontale.

XIII - Rapport de la résistance verticale avec la pathogénicité horizontale.

Un pathodème vertical qui possède un grand nombre de gènes de résistance présente une résistance verticale élevée. De même, un pathotype vertical qui possède de nombreux gènes de virulence présente une pathogénie verticale élevée. Or, il semble, au moins chez les parasites obligatoires, qu'une pathogénie verticale élevée est souvent associée à une pathogénie horizontale faible et la réduction de la pathogénie horizontale est équivalente à l'augmentation de la résistance horizontale. Dans les deux cas, les dégâts sont diminués.

Règle n° 13 : la perte d'une résistance verticale élevée semble moins défavorable que celle d'une résistance verticale simple.

Examinons maintenant quelle peut être l'application de ces principes théoriques à deux maladies importantes dont les facteurs épidémiologiques sont bien connus.

La Maladie de Panama du bananier, dont la progression est de type à «intérêt simple» est causée par *Fusarium oxysporum* f. *cubense*, parasite facultatif présentant une phase saprophytique importante.

Avec ces premières données, la recherche d'une résistance de type vertical semble préférable.

Mais, malgré son cycle végétatif quasi-annuel, la culture du bananier peut être considérée comme semi-pérenne; de plus, les variétés de «dessert» sont difficiles à hybrider,

et la culture est fréquemment menée avec une seule variété sur de larges étendues. Enfin, le parasite varie fréquemment et est souvent présent dans le matériel de multiplication (souches et rejets) utilisé pour les replantations.

Ces derniers facteurs indiquent alors nettement qu'il est préférable de rechercher de nouvelles variétés de bananier possédant une résistance de type horizontal à la maladie de Panama.

En ce qui concerne le «Mildiou» de la pomme de terre, causé par *Phytophthora infestans*, les principaux facteurs épidémiologiques sont les suivants :

La propagation de cette maladie est de type à intérêt composé, la pomme de terre est une culture annuelle possédant des gènes forts qui lui confèrent une résistance de type vertical vis-à-vis des différents pathotypes verticaux du *Phytophthora infestans*.

Ce dernier est un parasite obligatoire pouvant varier

facilement et dispersé par le matériel de multiplication (tubercule).

A cause de cela, jusqu'à présent, la résistance de type vertical de la pomme de terre au mildiou a fait faillite, il est donc nécessaire de renforcer la résistance horizontale et d'utiliser des modèles de culture comportant plusieurs variétés distribuées dans le temps ou dans l'espace.

Ces exemples indiquent clairement la stratégie à appliquer dès que toutes les caractéristiques d'une maladie sont connues.

Par conséquent, il n'y a pas de tâche plus urgente actuellement, pour le phytopathologiste affronté à diverses maladies, que d'en rechercher avec précision les facteurs épidémiologiques puis de déterminer le type de relations, verticales ou horizontales, qui lient ces populations d'hôtes aux populations de parasites.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 - ALEXANDER (L.J.). 1971. Host pathogen dynamics of Tobacco mosaic virus on Tomato.
Phytopathology, vol. 61, n°6, p. 611, 1971.
- 2 - ALLARD (R.W.). 1966. Principles of Plant Breeding.
J. Wiley & Son, édit., N.Y. 485 p.
- 3 - FIRMAN (I.D.). 1970. Possible side effects of fungicides on banana and coffee diseases.
Nature, vol. 225, p. 1161, 1970.
- 4 - GOUJON (M.). 1971. Réflexions à propos de la résistance des caféiers à la rouille orangée et à la rouille farineuse.
Centre ORSTOM Côte d'Ivoire (non publié).
- 5 - HABGOOD (R.M.). 1970. Designation of physiological races of plant pathogens.
Nature, vol. 227, sept. 19, p. 1268, 1970.
- 6 - KIYOSAWA (S.). 1970. Comparison among various methods for testing blast resistance of rice varieties.
Ann. Phytopath. Soc. Jap., 36, 325-333 (résumé anglais).
- 7 - LAVILLE (E.) et LOSSOIS (P.). 1963. Méthode de VAN DER PLANK et mode de propagation du bayoud.
Fruits, vol. 18, n°5, p. 249, 1963.
- 8 - LAVILLE (E.). 1970. Principes et méthodes de sélection des variétés de palmiers dattiers résistants aux maladies fongiques.
1er Congrès Maghrebin sur l'Agronomie saharienne, Zagora avril 1970, INRA, Maroc.
- 9 - LEONARD (K.J.). 1969. Genetic equilibria in host-pathogen systems.
Phytopathology, 59, 1858-63, 1969.
- 10 - LEPPIK (E.E.). 1970. Gene centers of plants as sources of disease resistance.
Ann. Rev. of Phytopath., vol. 8, p. 323.
- 11 - MODE (C.J.). 1958. A mathematical model for the co-evolution of obligate parasites and their hosts.
Evolution, 12, p. 158, 1958.
- 12 - MOSEMAN (J.G.). 1971. Genes for specific resistance : powdery mildew of barley.
Phytopathology, vol. 61, n°6, p. 617, 1971.
- 13 - ROBINSON (R.A.). 1968. The concept of Vertical and Horizontal resistance as illustrated by bacterial wilt of potatoes.
Phytopathological Papers n°10, C M I Kew Surrey G.B.
- 14 - ROBINSON (R.A.). 1969. Disease resistance terminology.
R.A.M., vol. 48, n° 11-12, p. 593, 1969.
- 15 - ROBINSON (R.A.). 1971. Vertical resistance.
Rev. Pl. Path., vol. 50, n°5, p. 233.
- 16 - THURSTON (H.D.). 1971. Relationship of general resistance: Late Blight of potato.
Phytopathology, vol. 61, n°6, p. 620.
- 17 - VAN DER PLANK (J.E.). 1947. A method for estimating the number of random groups of adjacent diseased plants in a homogeneous field.
Trans. Roy. Soc. South Africa., 31, 269-278, 1947.
- 18 - VAN DER PLANK (J.E.). 1960. Analysis of epidemics in «Plant Pathology».
Horsfall & Dimond ed., vol. 3, p. 229 Academic Press N.Y.
- 19 - VAN DER PLANK (J.E.). 1963. Plant diseases: epidemics and control.
Academic Press N.Y. & London, 349 p.
- 20 - VAN DER PLANK (J.E.). 1966. Horizontal (polygenic) and vertical (oligogenic) resistance against blight.
Amer. Potato J., 43, 43-54, 1966.
- 21 - VAN DER PLANK (J.E.). 1968. Disease resistance in plants.
Academic Press N.Y. & London, 206 p.
- 22 - ZADOKS (J.C.). 1971. Systems analysis and the dynamics of epidemics.
Phytopathology, vol. 61, n°6, p. 600, 1971.