

RÉFLEXIONS SUR LA NATURE DES RELATIONS HÔTE-PARASITE DANS LE COUPLE «AGRUMES-PHYTOPHTHORA SPP.»

E. LAVILLE*

REFLEXIONS SUR LA NATURE DES RELATIONS
HÔTE-PARASITE DANS LE COUPLE
«AGRUMES-PHYTOPHTHORA SPP.»

E. LAVILLE (IFAC)

Fruits, Jan. 1975, vol. 30, n°1, p. 19-22.

RESUME - L'étude des résultats d'expériences d'inoculations de différentes espèces de *Phytophthora* sur diverses variétés d'agrumes, permet de penser que dans le couple *Phytophthora*-agrumes, se superposent des mécanismes de résistance (ou de sensibilité) à la fois de type polygénique et de type oligogénique, l'un ou l'autre étant plus ou moins dominant selon la variété hôte considérée.

Les pourritures de racines et de la base du tronc des agrumes, causées par les diverses espèces de *Phytophthora* qui leur sont inféodées, sont pour ces cultures de graves menaces toujours présentes.

Les études entreprises depuis longtemps, à la fois sur ces espèces parasites et sur leurs hôtes, permettent maintenant de mieux connaître les caractères principaux de ces deux populations affrontées et d'étudier la nature des relations qui les lient.

CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS

Diversité et variation de la population des parasites.

Les agrumes sont sensibles à plusieurs espèces appartenant au genre *Phytophthora*. En effet *Phytophthora citrophthora*, *P. nicotianae* var. *parasitica*, *P. palmivora*, *P. hibernalis*, *P. syringae*, *P. cactorum*, sont responsables des pourritures des racines et de la base des troncs.

Les premiers travaux portant sur cette maladie ont rapidement révélé l'existence de différences importantes dans



Photo 1. Gommosse à *Phytophthora* sur jeune plant.

* - Institut français de Recherches fruitières Outre-Mer (IFAC)
6, rue du Général Clergerie - 75116 PARIS.

l'activité parasitaire de ces espèces et ceci dans les conditions les plus favorables à chacune d'elles (FAWCETT, 1936). On a pu, en outre, observer des différences de pathogénie tout aussi marquées entre souches identifiées comme appartenant à la même espèce (GRIMM et WHIDDEN, 1962). De même, ont été mises en évidence des variations de pathogénie parmi des souches obtenues par stricte reproduction végétative (zoospores) d'une souche origine. Enfin, la reproduction sexuelle chez ces parasites est également génératrice de variations. Ceci est évident lors de croisements intraspécifiques ou inter-spécifiques survenant entre souches hétérothalliques de signe complémentaire (ERWIN, 1964 ; NELSON et HAASIS, 1964 ; SAVAGE et coll., 1968 ; BOCCAS, 1973), mais on a pu observer aussi certaines variations parmi les cultures issues d'oospores d'une souche homothallique origine (BOCCAS, 1972).

Les populations de *Phytophthora* parasites des agrumes ne manquent donc pas de moyens de diversification, de variation et d'évolution.

Diversité et variation de la population des hôtes.

Parmi toutes les espèces se rattachant au genre *Citrus*, quelques centaines seulement sont cultivées. Ces dernières présentent entre elles de grandes différences de comportement vis-à-vis des *Phytophthora* sp. et très tôt, on a pu, pour plus de 80 variétés, obtenir une échelle de sensibilité (KLOTZ et FAWCETT, 1930).

D'autres recherches, portant sur plus de 500 variétés et hybrides, ont complété cette gamme d'hôtes (ROSSETTI, 1947 ; CARPENTER et FURR, 1962).

Mais de grandes différences de sensibilité se rencontrent aussi parfois parmi les clones d'une même variété, la mandarine Cléopâtre et le Rough lemon en sont des exemples.

De même, une certaine hétérogénéité du caractère de résistance a été observée dans une population de bigaradiers issus de graines (GRIMM et GARNSEY, 1969). Ceci est d'ailleurs explicable par le fort degré d'hétérozygotie des agrumes.

Mais les agrumes utilisent sans doute d'autres voies génératrices de variations puisqu'on peut aussi, rarement certes, observer quelques variations notables de comportement au sein de populations de plants nucellaires obtenus par stricte reproduction végétative.

Commentaires.

Deux populations évolutives sont donc en présence.

Il faut remarquer cependant que celle des hôtes, sous l'influence des impératifs économiques du développement agricole, a tendance à se stabiliser, ou du moins à s'uniformiser. En effet, d'une part le maintien strict des caractères marchands d'une variété, obtenue par greffage de boutures végétatives, est plus recherché que leur variation, et d'autre part des méthodes culturales semblables, densités de plantations, irrigations, désherbage chimique, etc., sont de plus en plus utilisées malgré la diversité des climats et des sols. Si l'on ajoute que la menace de certaines maladies à virus, largement répandues dans le monde, conduit à choisir des

porte-greffe souvent identiques pour toutes les régions agrumicoles et que la création de nouvelles variétés est une oeuvre difficile et de longue haleine, on est conduit à constater que les possibilités de diversification des agrumes sont fortement sous-employées quand elles ne sont pas consciemment réprimées.

En revanche, le contrôle direct de l'évolution de la population des parasites n'est pas accessible à l'agriculteur, mais l'uniformisation des variétés de porte-greffe, même issus de semis, exerce une pression de sélection plus forte sur la population de parasites et rend les vergers plus vulnérables à une mutation brutale d'une espèce, apportant des qualités pathogènes nouvelles au sein de celle-ci.

En face de cette situation il est donc nécessaire de connaître la nature des relations liant ces deux populations.

NATURE DES RELATIONS HÔTE-PARASITE

Malgré la réalisation d'un grand nombre d'expériences d'inoculations destinées à sélectionner des variétés résistantes, il semble qu'aucune d'entre elles n'ait été réalisée ou exploitée dans le but de déterminer aussi, la nature de cette résistance. Est-elle de type polygénique ou oligogénique ? (VAN DER PLANK, 1968).

C'est ainsi que dans un grand nombre d'expériences, une seule souche de *Phytophthora* est confrontée à plusieurs variétés d'agrumes. Cette méthode permet de ranger ces variétés selon leurs sensibilités relatives, mais limite ce classement à un cas particulier (KLOTZ et coll., 1968).

Dans d'autres expériences, plusieurs souches sont inoculées à une seule variété hôte et l'on met ainsi en évidence l'existence de différences dans l'activité parasitaire de souches morphologiquement identiques (GRIMM et WHIDDEN, 1962), ces variations étant sans relation avec l'origine des souches (écorce, racine, terre ...).

Mais dans la plupart des essais, plusieurs souches de *Phytophthora* sont inoculées en mélange (quatre souches, douze souches) à plusieurs variétés d'hôtes (CARPENTER et FURR, 1962 ; BROABDENT et coll., 1971). Or, cette technique n'apporte pas de renseignements supplémentaires par rapport aux inoculations effectuées avec une seule souche, car on ne peut savoir si plusieurs souches parasitent en même temps une seule plante ou si l'une d'elles ne supplante pas les autres.

D'autre part, cette méthode ne permet pas de distinguer si les différences de sensibilité, observées sur une même variété au cours d'expériences réalisées indépendamment et dans des pays différents, proviennent de variations naissant au sein des populations d'hôtes ou au sein des populations de parasites.

Elle est enfin très incertaine car rien n'indique que les plantes atteintes le sont toujours systématiquement par la souche la plus active du mélange. On se prive donc d'une information importante concernant l'amplitude de la variabilité de pathogénie des populations de parasites.

Il existe cependant des expériences au cours desquelles **plusieurs souches de *Phytophthora* ont été inoculées séparément à plusieurs variétés d'hôtes.** Dans l'une d'elles (ROSSETTI, 1971), deux souches pathogènes de *Phytophthora* (*P. citrophthora* et *P. parasitica*) ont été inoculées séparément à 12 variétés d'orangers utilisés comme porte-greffe pour un clone nucellaire et pour un clone de vieille lignée d'oranger Hamlin. L'activité des souches et la sensibilité des combinaisons sont estimées par mesure de l'importance de la lésion produite sur le tronc après inoculation.

Les résultats obtenus dans cet essai révèlent tout d'abord une différence marquée d'activité entre les deux souches parasites : *P. citrophthora* apparaissant comme nettement plus pathogène que *P. parasitica*. Ils révèlent aussi que le classement des variétés, par ordre croissant de sensibilité, diffère significativement selon qu'elles ont été inoculées par *P. parasitica* ou par *P. citrophthora*. De plus, ce même classement diffère encore significativement, pour les inoculations effectuées avec l'une ou l'autre des deux souches, selon que le greffon est d'origine nucellaire ou d'origine de vieille lignée.

Une action différentielle entre les populations d'hôtes et les deux souches parasites est ainsi mise en évidence, et par conséquent, très vraisemblablement, **la variété de porte-greffe, prise dans le groupe des orangers, introduit une relation de type oligogénique entre les hôtes et leurs parasites.**

Dans une autre expérience (KLOTZ et coll., 1958) trois souches de *P. parasitica* sont inoculées à deux groupes d'hôtes, le citronnier Lisbonne et l'oranger Washington Navel, greffés sur le même porte-greffe : l'oranger Mme Vinous. Malgré cette identité du porte-greffe, limitant la variabilité de l'hôte, des différences significatives apparaissent entre les activités pathogènes des trois souches et au niveau de la sensibilité des deux combinaisons hôtes.

L'influence du greffon sur la sensibilité du porte-greffe

est clairement révélée, comme dans l'expérience précédente (ROSSETTI, 1971), mais il apparaît en outre des interactions différentielles entre populations d'hôtes et populations de parasites. En effet le classement des trois souches, par ordre d'activité pathogène croissante, est différent chez les deux groupes d'hôtes.

Dans cet exemple et dans le précédent il semble que **la variété du greffon révèle aussi l'existence d'une situation de type oligogénique.**

Pour notre part, nous avons, en 1973-1974, inoculé trois souches de *P. parasitica* d'origines géographiques diverses, séparément, à quatre variétés d'agrumes.

Cet essai a permis d'observer des différences notables d'activité parasitaire parmi ces souches et de classer les variétés selon leur degré de sensibilité. On peut ainsi effectuer simultanément deux classements concernant, d'une part les souches par activité parasitaire décroissante, et d'autre part les variétés par ordre de résistance croissante, et les regrouper dans un même tableau (tableau 1).

On ne note aucune action différentielle entre populations d'hôtes et populations de parasites. En effet, le classement des trois souches par ordre d'activité parasitaire décroissante n'est pas différent chez les quatre groupes d'hôtes et réciproquement le classement des hôtes ne varie pas avec les souches parasites, et ceci est caractéristique d'une relation hôte-parasite de type polygénique.

Dans une autre expérimentation, réalisée à cette même époque, destinée à comparer la résistance de différents clones de *Poncirus trifoliata*, ceux-ci ont été inoculés par deux souches de *Phytophthora parasitica*, et les résultats sont indiqués dans le tableau 2.

Comme dans l'exemple précédent, ces résultats sont caractéristiques d'une relation hôte-parasite de type polygénique.

TABLEAU 1

Souches classées par ordre d'activité parasitaire décroissante (dans les conditions de l'expérience)	Variétés classées par ordre de résistance croissante (coefficient de résistance de 0 à 100)			
	citron Euréka	pomelo Thompson	pomelo Marsh	<i>Poncirus trifoliata</i>
<i>P. parasitica</i> (Maroc)	0	12,5	21,22	87,50
<i>P. parasitica</i> (Corse)	0	39,40	45,46	94,12
<i>P. parasitica</i> (Côte d'Ivoire)	45,46	96,97	100	100

TABLEAU 2

Souches classées par ordre d'activité parasitaire décroissante	Clones de <i>Poncirus trifoliata</i> classés par ordre de résistance croissante (coefficient de résistance de 0 à 100)						
	Z2	A58	A2	A59	Z19	Z26	A7
<i>P. parasitica</i> (Maroc)	76,67	77,78	77,78	85,00	90,00	95,00	100
<i>P. parasitica</i> (Corse)	80,00	84,34	86,12	91,67	95,00	100	100

CONCLUSIONS

L'observation de ces résultats d'expériences d'inoculations bien que limitées, semble indiquer que dans le couple agrume-*Phytophthora*, se superposent deux catégories de relations, l'une de type polygénique, l'autre de type oligogénique.

Cette dernière est plus facilement révélée, soit au sein d'une population d'hôtes relativement sensibles appartenant à un même groupe, comme dans l'exemple des orangers, soit lorsque seule, la variété greffée varie.

La première semble en revanche prépondérante, d'une part lorsqu'on compare l'ensemble des variétés d'agrumes,

des plus sensibles au plus résistantes, d'autre part au sein de groupes d'hôtes résistants comme dans l'exemple des *Poncirus*.

Ceci indique qu'il est nettement préférable de sélectionner de nouvelles variétés résistantes dans les populations d'hybrides obtenus par croisement interspécifiques, car au regard des caractéristiques principales des maladies à *Phytophthora* des agrumes : forte variabilité potentielle verticale des parasites, faible variabilité des hôtes et forte pression de sélection sur les populations parasites, la possession d'une résistance de type horizontal présente indiscutablement de meilleures garanties de durée et d'efficacité dans les différentes zones géographiques où sont cultivées ces plantes.

BIBLIOGRAPHIE

- BOCCAS (B.). 1972.
Contribution à l'étude du cycle chez les *Phytophthora*. Analyse du mode de transmission d'un caractère génétique quantitatif chez une espèce homothallique, le *P. syringae*.
C.R. Ac. Sc. Paris, t. 235, série D, p. 663-666.
- BOCCAS (B.). 1973.
Observations sur un cas d'hybridation interspécifiques entre le *Phytophthora parasitica* et le *Phytophthora cinnamomi*.
Fruits, vol. 28, n°6, p. 445-451.
- BROADBENT (P.), FRASER (L.R.) et WATERWORTH (Y.). 1971.
The reaction of seedlings of *Citrus* spp. and related genera to *Phytophthora citrophthora*.
Proceed. Linn. Soc. N.S. Wales, vol. 96, part 3, p. 119-127.
- CARPENTER (J.B.) et FURR (J.R.). 1962.
Evaluation of tolerance to foot rot caused by *Phytophthora parasitica* in seedlings of *Citrus* and related genera.
Phytopathology, vol. 52, n°12, p. 1277-1285.
- ERWIN (D.C.). 1964.
A strain of *Phytophthora parasitica* from okra and its sexual compatibility with isolates from *Citrus*.
Phytopathology, vol. 54, I, p. 114.
- FAWCETT (H.S.). 1936.
Citrus diseases and their control.
Mc. Gray Hill ed., N.Y. et London.
- GRIMM (G.R.) et WHIDDEN (R.). 1962.
Range of pathogenicity of Florida *Citrus* of the foot rot fungus.
Flor. St. Hort. Soc., n°75, p. 73-74.
- GRIMM (G.R.) et GARNSEY (S.M.). 1969.
Foot rot and Tristeza tolerance of smooth Seville orange from two sources.
Citrus Industry, vol. 50, n°1, p. 12.
- KLOTZ (L.J.) et FAWCETT (H.S.). 1930.
The relative resistance of varieties and species of *Citrus* to *Pythiacystis gummosis* and other bark diseases.
J. Agric. Res., 41, p. 415-425.
- KLOTZ (L.J.), DE WOLFE (T.A.) et PO-PING WONG, 1958.
Influence of two varieties of *Citrus* scions on the pathogenicity of three isolates of *Phytophthora parasitica* to sweet orange rootstocks.
Phytopathology, vol. 48, p. 520-521.
- KLOTZ (L.J.), BITTERS (W.P.), DE WOLFE (T.A.) et GARBER (M.J.). 1968.
Some factors in resistance of *Citrus* to *Phytophthora* spp.
Plant Diseases Report., vol. 52, n°12, p. 952-955.
- NELSON (R.R.) et HAASIS (F.A.). 1964.
Interspecific compatibility patterns among six species of *Phytophthora*.
Phytopathology, vol. 34, n°8, p. 902.
- ROSSETTI (V.). 1947.
Estudos sobre la «gomose» de *Phytophthora* dos Citros :
1) Suscetibilidade de diversas especies citricas a algumas especies de *Phytophthora*.
Arq. Inst. Biol. Sao Paulo, 18, p. 97-124.
- ROSSETTI (V.). 1971.
Estudo comparativo da resistencia a *Phytophthora citrophthora* e *P. parasitica* de onze variedades de *Citrus sinensis*, usadas como porta-enxertos para laranja Hamlin de clone nucelar e clone velho.
Anais de I Congresso Brasileiro de Fruticultura, 1971, p. 489-503.
- SAVAGE (E.J.), CLAYTON (C.W.), HUNTER (J.H.), BRENNEMAN (J.A.), LAVIOLA (C.) et GALLEGLY (M.E.).
Homothallism, heterothallism and interspecific hybridization in the Genus *Phytophthora*.
Phytopathology, vol. 58, n°7, p. 1004-1021.
- VAN der PLANK (J.E.). 1968.
Disease resistance in plants.
Academic Press, N.Y. et London.

