

# LA SELECTION POUR LA RESISTANCE AUX PARASITES APPLICATION AU BLE TENDRE

par G. DOUSSINAULT

Station d'Amélioration des Plantes - Domaine de la Motte au Vicomte - Le Rheu.

## I. INTRODUCTION.

Depuis toujours l'homme est en compétition pour l'exploitation des ressources photosynthétiques de la terre avec les herbivores, les insectes, les nématodes et les agents pathogènes.

Il a pu augmenter les ressources par l'intensification de l'Agriculture et aussi par une diminution de l'intervention des herbivores, par la destruction chimique des insectes et des agents pathogènes et par l'amélioration de la résistance génétique aux adversités.

La sélection pour la résistance aux parasites diminue les pertes, atténue les fluctuations annuelles et améliore la qualité. Ce n'est pourtant pas la seule méthode efficace de lutte contre les parasites, mais elle se justifie pleinement:

- dans le cas où la valeur du produit par unité de surface n'est pas suffisante pour justifier un traitement (c'est souvent le cas des céréales),
- lorsque la culture se pratique sur de petites surfaces difficiles à traiter,
- dans les régions tropicales là où la multiplication des parasites et de leurs vecteurs se poursuit toute l'année,
- dans le cas des maladies à virus,
- quand les agents pathogènes se multiplient et se conservent, dans le sol ce qui empêche pratiquement la lutte chimique; les rotations culturales ne sont pas toujours possibles ou efficaces. En ce qui concerne les céréales c'est le cas des Fusarium, des Nématodes, du Piétin-échaudage.

Bien que la lutte chimique soit largement pratiquée, son utilisation n'est pas sans inconvénients.

Il faut déterminer avec précision le moment efficace pour l'intervention. Les pesticides sont chers, ils peuvent laisser des résidus qui ont un effet sur la vie des animaux et plantes de l'environnement et sur l'homme lui-même.

L'emploi permanent des pesticides favorise la sélection de souches résistantes de l'agent pathogène et également peut détruire les antagonistes utiles dans la concurrence avec des agents pathogènes d'angereux.

On peut aussi associer de façon bénéfique la lutte chimique et la lutte génétique en pratiquant des traitements moins fréquents et plus efficaces sur des variétés déjà relativement résistantes.

L'objectif final de la sélection pour la résistance aux parasites est d'obtenir d'une manière durable la meilleure protection possible des cultures sans perdre de vue que les populations d'hôtes et de parasites en présence sont susceptibles de varier souvent l'une avec l'autre ou par l'autre. La pression de sélection naturelle augmente la résistance des plantes mais provoque également l'évolution des parasites dans le sens d'une meilleure adaptation à ces plantes possédant de nouvelles caractéristiques.

Notre connaissance des mécanismes de résistance chez les plantes présente encore bien des lacunes.

## II. MANIFESTATION DE LA RESISTANCE DES PLANTES.

La résistance chez les plantes est l'état dans lequel le développement normal de l'agent pathogène est diminué ou empêché. C'est l'état normal des plantes. (En effet, celles-ci ne sont sensibles qu'à un nombre très restreint de parasites).

La première évidence de la variation biologique chez l'agent pathogène a été fournie dès 1911 par l'observation de différences de pouvoir pathogène de souches d'antracnose chez le haricot. Une souche A est virulente sur Navy pea bean mais non virulente sur Détroit; par contre une souche B est virulente sur Détroit et non sur Navy pea bean. C'est ainsi que BARNES dit déjà qu'une variété immune à un parasite à un endroit peut être sensible à ce même parasite à un autre endroit.

STAKMAN (1914) décrit de nombreuses races physiologiques de *Puccinia graminis tritici* sur Blé.

Cette variation biologique chez l'agent pathogène conduit au caractère souvent éphémère de la réussite de la sélection pour la résistance aux parasites.

Lorsqu'un parasite attaque une espèce, il est dit pathogène vis à vis de cet hôte. Cet agent pathogène peut alors varier selon deux schémas:

a) Les races qui ne présentent pas d'interaction différentielle avec les variétés de l'hôte mais qui varient en attaquant plus ou moins fortement ces hôtes sont dans un système de résistance non spécifique ou horizontale; elles varient en agressivité.

b) Les races qui présentent une interaction différentielle avec les variétés de l'hôte varient en virulence et sont dans un système de résistance spécifique ou verticale.

Une race est dite universellement virulente quand elle possède tous les gènes de virulence connus, elle attaque toutes les variétés possédant des gènes de résistance de type vertical. Une variété est dite universellement sensible quand elle ne possède aucun gène de résistance verticale connu.

### III. RESISTANCE SPECIFIQUE OU VERTICALE.

#### DEFINITION.

Les termes de résistance verticale et de résistance horizontale ont été proposés par J. E. VAN DER PLANK.

Il y a une résistance spécifique ou résistance verticale quand apparaissent entre l'hôte et le parasite des interactions différentielles. Un gène de résistance ne protège totalement l'hôte qui le possède que vis à vis d'une partie de la population des races du parasite. La résistance spécifique se traduit alors par des réactions d'incompatibilité de type « tout ou rien » où l'hôte réagit par l'hypersensibilité à l'agression du parasite.

A chacun des gènes de résistance de l'hôte, qui sont généralement dominants, correspond, chez le parasite, un gène de virulence récessif. Ces gènes de résistance assurent l'immunité à l'égard de toutes les races à l'exception de celles qui portent le gène de virulence qui leur correspond. Ces gènes de résistance sont donc en fait des facteurs de sensibilité exclusive.

#### AVANTAGES ET INCONVENIENTS DE LA RESISTANCE VERTICALE.

Gouvernée par des systèmes oligogéniques et s'exprimant par des phénotypes faciles à reconnaître, la résistance verticale a été vite adoptée par les sélectionneurs. Cependant, ce type de résistance n'est pas acquis pour toujours. Il est réputé instable, sa longévité dépend de la variabilité du parasite et des pressions qu'exercent et subissent l'hôte et le parasite.

Les agents pathogènes (champignons en particulier) sont capables d'une grande variation de leur pouvoir pathogène, soit par mutation, soit par des phénomènes de parasexualité — échanges nucléaires, hétérocaryose —, soit par recombinaisons sexuelles.

Les mutations sont toujours le fait du hasard et leur fréquence varie suivant les allèles concernés et le classement des fréquences de mutation qui

reste le même quelle que soit la cause qui le provoque (agents mutagènes ou mutations naturelles).

De plus les variations du pouvoir pathogène ne sont pas seulement qualitatives dans le sens d'une sélection vers une virulence plus large ou plus étroite. Dans la population des races du parasite, deux types de pression jouent, l'une directionnelle et imposée par l'hôte résistant, l'autre stabilisatrice tend à ramener la population du parasite à sa composition initiale dès que la pression directionnelle de l'hôte cesse.

La population des plantes d'une variété résistante, possédant un gène de résistance verticale, exprime sur la population du parasite une pression de sélection différentielle et directionnelle qui agit en faveur exclusive des races qui lui sont virulentes. La mutation qui provoque l'apparition de telles races donne à ces dernières un énorme avantage sélectif. Après quelques années de culture, du fait de cet avantage sélectif, les races virulentes envahissent la population du parasite et la résistance verticale s'effondre. Le gain de sélection qu'avait apporté le gène considéré disparaît et tout est à recommencer. Jusqu'à présent, la plupart du temps la réaction du sélectionneur est d'incorporer à la variété un nouveau gène de résistance verticale qui risque un jour de ne plus être efficace. Ainsi naît entre le parasite et le sélectionneur une course effrénée vers l'accumulation de gènes verticaux. Le résultat pratique de ce type de démarche a été l'apparition par paliers successifs de races très virulentes à partir de races peu virulentes.

La pression stabilisatrice est exercée par l'environnement dès que la pression directionnelle de l'hôte cesse, c'est-à-dire dès que le parasite est en phase saprophytique ou qu'il peut parasiter d'autres hôtes non résistants. Dans ce cas, les allèles de virulence, nécessaires pour attaquer le premier hôte résistant, deviennent totalement inutiles voire néfastes au parasite. En effet, il est généralement admis que, chez un parasite, la mutation de l'avirulence vers la virulence correspond à une perte d'aptitude (celle d'être producteur de substance par exemple) à déclencher la réaction d'hypersensibilité. Cette perte d'aptitude s'accompagne d'une baisse de capacité à survivre. Ainsi les races très virulentes deviennent moins compétitives dès que certains de leurs gènes de virulence sont inutiles; leur fréquence relative tend alors à baisser. Cette théorie a été vérifiée expérimentalement entre 1931 et 1951, FLOR constate que les races de Rouille du lin qui prédominent sont celles qui possèdent le nombre de gènes juste nécessaire pour être virulentes. La littérature fournit encore de nombreux exemples d'évolution à l'appui de cette thèse, mais des exceptions ont aussi été signalées.

La pression stabilisatrice ne s'exprime pas sur tous les gènes de virulence inutiles avec la même intensité. VAN DER PLANK introduit la notion de gènes « forts » sur lesquels cette pression agit avec force et des gènes « faibles » peu sensibles à la pression stabilisatrice.

Les gènes très faibles peuvent être totalement insensibles à cette pression stabilisatrice. Ainsi le gène Sr 15 chez le Blé est un gène très faible (Stem rust).

Un gène de virulence peut se maintenir dans une population s'il n'est pas lié à des effets négatifs et s'il est associé à des caractères de compétitivité.

En conclusion on peut dire:

Lorsque la résistance verticale est perdue chez la variété, celle-ci doit être remplacée ou modifiée; ce remplacement est plus aisé si le cycle de reproduction de la plante est relativement court d'une part, s'il est facile d'obtenir des hybrides d'autre part. C'est le cas des céréales.

Les maladies peuvent être classées en deux grandes catégories; celles qui progressent selon une loi à intérêt simple (Piétin-verse du Blé), celles qui progressent selon une loi à intérêt composé (Rouilles du Blé). Dans le premier cas la dispersion de la maladie et donc de la nouvelle race éventuelle est beaucoup plus lente. La résistance verticale peut donc être recherchée avec succès quand on travaille une maladie qui progresse selon la loi de l'intérêt simple.

Certains agents pathogènes peuvent différencier de nouvelles races plus rapidement que d'autres, il y a apparition fréquente des races. La résistance verticale ne peut pas être utilisée à l'encontre de pathogènes ayant un fort pouvoir de mutation.

La résistance verticale peut être utilisée si le gène de résistance est fort. Contre les parasites facultatifs un seul gène fort de résistance verticale peut conduire à une réduction de l'inoculum et la pression stabilisatrice peut ensuite intervenir durant la phase saprophytique.

La monoculture de plusieurs variétés à résistance verticale pratiquée simultanément est plus efficace pour lutter contre les maladies à progression de type intérêt composé. En revanche, la succession de monocultures de plusieurs variétés ayant des résistances verticales différentes est mieux adaptée à la lutte contre les maladies de type « intérêt simple ».

La résistance verticale est perdue d'autant plus rapidement que la protection qu'elle confère est moins complète. La résistance verticale est à déconseiller lorsqu'il existe dans le cycle annuel des saisons défavorables.

L'efficacité de la résistance verticale est accrue lorsqu'un contrôle sanitaire rigoureux est possible (pas de cultures d'une variété sensible à côté d'une variété résistante).

La perte d'une résistance verticale élevée qui correspond à un parasite ayant de nombreux gènes de virulence mais moins compétitif semble moins défavorable que celle d'une résistance verticale simple qui correspond à un parasite plus compétitif.

#### IV. RESISTANCE NON SPECIFIQUE OU HORIZONTALE.

##### DEFINITION ET CARACTERISTIQUES.

Dans le cas de la résistance non spécifique, il n'apparaît pas d'interactions différentielles entre les variétés de l'hôte et les races du parasite. La résistance s'exprime vis à vis de toutes les races de la population du parasite, ses variations sont liées aux variations d'agressivité du parasite. Les variétés se classent dans le même ordre, quelle que soit la race virulente utilisée et quel que soit l'environnement.

La résistance non spécifique est aussi appelée « field-résistance », résistance polygénique, « minor gene resistance », « adult plant resistance », « stable resistance » avec VAN DER PLANK il est aussi simple de l'appeler résistance horizontale.

Théoriquement, la résistance horizontale est la plus valable, car elle aide à réduire les variations quantitatives de la population du parasite, du fait de l'absence de pression de sélection différentielle. Elle place, face au parasite, des barrières complexes à vaincre, qui sont soit des effets directs, soit des effets indirects de leur système génétique. C'est un complexe de facteurs agissant avant et après l'infection. Ils affectent le taux d'infection, la période de latence, la croissance mycélienne, la taille des taches et la production de spores. La résistance horizontale agit comme un frein au développement de l'épidémie. Elle en réduit les dommages à un niveau acceptable.

La résistance horizontale est le résultat des interactions entre l'hôte, le parasite et l'environnement. On exprime cette résistance par le taux de croissance journalier qui est le reflet des interactions.

POUR VAN DER PLANK, la résistance horizontale peut être considérée comme le résultat de trois aptitudes:

- 1) Un plus faible pourcentage de spores réussissent l'infection
- 2) La période d'incubation (ou de latence) est plus longue
- 3) La quantité de spores produites est plus faible.

Il propose donc que la création de variétés à résistance horizontale passe par la recherche successive de géniteurs possédant au moins une de ces aptitudes, puis leur recombinaison pour créer un géniteur possédant ces trois aptitudes. La recherche de ces géniteurs devrait théoriquement se faire dans des conditions naturelles de culture.

## EXEMPLES DE MALADIES CONTROLEES PAR LA RESISTANCE HORIZONTALE.

Parmi les maladies déjà contrôlées par la résistance horizontale, on peut citer à titre d'exemples:

1) Au Mexique, le mildiou de la pomme de terre. Après plus de quinze ans et malgré une certaine érosion de la résistance, les pommes de terre sont toujours résistantes malgré la multiplicité des races. De même, en Europe, les variétés Capella et Akersegen, possèdent uniquement de la résistance horizontale.

2) La Rouille du Maïs, celle provoquée par *Puccinia sorghi*, n'a jamais été considérée comme un problème important dans le Corn Belt aux USA bien que l'environnement soit favorable aux épidémies et que le parasite soit présent. Cette résistance exprimée par le Maïs est due à un système polygénique.

3) La nielle du Blé causée par *Urocystis agropyri* a été maîtrisée par des variétés ayant une résistance polygénique. La variété Nabana, cultivée en Australie est après 50 ans de culture aussi résistante qu'à ses débuts et sa résistance est si forte qu'il est difficile de trouver le parasite dans les parcelles de cette variété.

4) Le Maïs cultivé en Afrique humide a fourni, parmi les croisements entre Maïs introduits et locaux et aussi parmi les Maïs locaux des variétés présentant une bonne résistance horizontale vis à vis de *Puccinia polysora*.

## FACTEURS DE LA RESISTANCE HORIZONTALE.

Les différentes barrières opposées au parasite par les plantes pourvues de résistance horizontale, peuvent être de diverses natures. Parmi les caractères morphologiques, on peut signaler le rôle joué par une cuticule épaisse ou cireuse, la présence d'une pubescence abondante, le nombre, la taille et le délai d'ouverture des stomates, la largeur et la position des feuilles, l'architecture de la plante. SUZUKI (1970) rapporte que, chez le riz, les feuilles dressées reçoivent beaucoup moins de spores que les feuilles retombantes. SAKAMOTO mesure en conditions idéales d'infection, le taux d'infection de *Pyricularia oryzae* sur le riz. Seulement 40% des spores forment un appressoria, parmi lesquels 68% pénètrent dans l'hôte. Parmi ces derniers 51% développent des hyphes dans la première cellule mais 17% seulement envahissent les cellules voisines. SAKAMOTO attribue au phénomène de résistance à l'infection, ce rendement peu élevé de 2,4%.

La composition des tissus de la plante intervient également. BABAYANT signale des corrélations positives entre la largeur des bandes de chlorenchyme

et celle des urédosores sur le Blé, de même qu'entre le pourcentage total de chlorenchyme et le taux d'infection.

D'autres mécanismes, d'ordre biochimique sont déclenchés par l'entrée du parasite dans la plante et ont pour conséquence, une croissance ralentie du parasite.

#### PRESSIONS DE SELECTION HOTE-PARASITE.

La résistance horizontale est un mécanisme universel, présent dans toutes les plantes. Contrairement à la résistance verticale, ses variations sont d'ordre quantitatif, une variété n'est jamais démunie de résistance horizontale. Comme tous les phénomènes quantitatifs, sa mesure et sa sélection ne peuvent se faire que sur des échantillons représentatifs d'une population.

La nature, elle même, sélectionne massalement un certain niveau de résistance horizontale, les populations locales d'une espèce ont souvent un bon comportement de résistance non spécifique. Elle résulte de deux pressions.

La première est imprimée par l'hôte sur le parasite, sélectionnant les races suffisamment agressives, celles qui sont les plus aptes à survivre.

La seconde est imprimée par le parasite sur l'hôte, elle sélectionne automatiquement, les plantes les moins sensibles, et cette pression agissant plus longtemps sur les variétés tardives, ces dernières sont généralement plus résistantes que les variétés de cycle précoce.

Quand la pression du parasite cesse, c'est-à-dire quand l'hôte est cultivé dans une région où le parasite n'existe pas, ou quand il en est totalement protégé — par des gènes de résistance verticale par exemple — la résistance horizontale n'est plus sélectionnée. Elle se dilue dans la population au point qu'elle apparaisse nulle après un certain temps. Le phénomène est identique quand la sélection d'une lignée est conduite sans pression de la part du parasite. Par exemple les clones de pomme de terre, sélectionnés en Europe vers 1920-1950 et totalement protégés par leurs gènes R1, R2, R3, ne reçurent aucune pression de sélection de résistance horizontale, à tel point que ces clones se révélèrent pleinement sensibles quand la résistance verticale des gènes R1, R2, R3 s'effondra, vaincue par les nouvelles races de phytophthora infestans.

Les variétés d'*Oryza glabberinra*, originaires du delta central du Niger se sont comportées dès leur introduction en Côte d'Ivoire comme pleinement sensibles à *Pyricularia oryzae* alors que les variété collectées en Côte d'Ivoire sont beaucoup plus résistantes.

Les exemples montrent l'importance primordiale de conduire une sélection avec une pression suffisante des parasites et l'intérêt de ne pas perdre la résistance horizontale quand on a des gènes de résistance verticale.



Les mécanismes de frein provoqués par la résistance horizontale ne sont pas exercés uniquement sur les parasites. Des barrières de même type se dressent contre les insectes. Par exemple les variétés de Blé à tiges pleines sont résistantes au Cèphe.

#### V. MESURE DE LA RESISTANCE.

Elle se fait encore le plus souvent par observation des plantes dans des conditions naturelles ou après infection artificielle.

Les observations en conditions naturelles permettent de suivre le développement des épidémies, par contre toutes les années et tous les lieux ne sont pas favorables à ces observations. Il faut par ailleurs inclure dans la série des variétés à observer, des témoins qui fourniront les références concernant l'importance et le moment de l'attaque.

En conditions artificielles on peut créer un milieu favorable au parasite et inoculer avec des particules infestieuses précédemment recueillies ou cultivées. Mais il faut savoir que la sensibilité de la plante varie au cours de sa croissance et de son développement. Par exemple la sensibilité de jeunes plantules de Blé vis à vis de la Rouille noire est importante au stade deux feuilles puis diminue au moment du tallage pour augmenter ensuite à partir de la méiose et jusqu'à l'épiaison. Il faut savoir aussi que les cultures artificielles du parasite peuvent présenter une virulence ou une agressivité peu représentatives de la population de l'agent pathogène.

Les notations se font à un moment déterminé alors qu'il vaudrait mieux les rapporter à un stade de développement commun car les plantes souffrent plus ou moins d'une attaque selon leur stade de développement.

Bien sûr les notations sont différentes suivant le parasite observé. A titre d'exemple le tableau montre la manière de noter les Rouilles.

STATION D'AMELIORATION  
DES PLANTES  
35 - RENNES

## NOTATION ROUILLES

## DEGRE D'INFECTION.

- Noté sur feuille, tige ou épi suivant le cas.
- Echelle de 1 à 9.

- 0 - Observations non faites ou impossibles.
- 1 - Absence de maladies.
- 2 - Quelques taches par mètre linéaire.
- 3 - Moins de 5% de la surface est affectée en moyenne.
- 4 - Entre 5 et 10% de la surface est affectée en moyenne.
- 5 - Entre 10 et 20% de la surface est affectée en moyenne.
- 6 - Entre 20 et 40% de la surface est affectée en moyenne.
- 7 - Entre 40 et 60% de la surface est affectée en moyenne.
- 8 - Entre 60 et 80% de la surface est affectée en moyenne.
- 9 - Plus de 80% de la surface est affectée en moyenne.

*Type d'infection*

- 1 - Aucune trace.
- 2 - Formation de petits sores entourés de taches chlorotiques et (ou) nécrotiques.
- 3 - Sores moyens entourés de taches chlorotiques.
- 4 - Sores nombreux pas de taches chlorotiques.
- 5 - Sur la même plante on trouve plusieurs types d'infection.

*Stade de la plante*

- 1 - Tallage.
- 2 - Montée.
- 3 - Epiaison - Floraison.
- 4 - Formation du grain.
- 5 - Virage - Maturité.

## VI. PHENOMENES INTERVENANT DANS LA RESISTANCE.

Les bases biochimiques de la résistance restent pour la plupart obscures, on ne peut guère voir que les produits secondaires des gènes impliqués dans la résistance. Il est très difficile surtout dans le cas de la résistance de type horizontal de détecter les produits primaires des gènes en relation avec l'expression phénotypiques de la résistance des plantes. C'est pourquoi faute de connaissances, nous nous bornerons à étudier les phénomènes intervenant dans l'hypersensibilité.

### HYPERSENSIBILITE

Ce type de réaction est caractérisée par la désorganisation, le brunissement et la mort des cellules aux sites d'infection.

On pensait que la croissance des parasites était limitée dans les cellules qui réagissaient par l'hypersensibilité et que l'agent infectieux était combattu et même tué dans les tissus nécrosés. Ce phénomène a été observé tout d'abord dans des réactions incompatibles « hôte-parasite » principalement avec les parasites obligatoires.

Les études classiques de MULLER et BORGER sur les phytoalexines permettent de comprendre le rôle de la mort par l'hypersensibilité des cellules de l'hôte chez les plantes résistantes à l'infection. Les phytoalexines peuvent être définies comme des substances produites par les plantes après infection et responsables de la résistance aux agents infectieux.

En réalité KIRALY et al. 1972 montrent que la nécrose d'hypersensibilité en liaison avec la production de phytoalexine est seulement une conséquence et non une cause de la résistance de la pomme de terre, du haricot et du blé à différents parasites. En effet ils sont capables d'induire une nécrose de type hypersensible aussi bien sur le tubercule de la pomme de terre, la feuille du haricot et de blé en infectant avec des souches compatibles de parasite préalablement inhibées ou empêchées de croître dans les tissus de l'hôte.

Les auteurs inhibent du mycélium du mildiou de la pomme de terre avec du chloramphenicol. Ils inoculent des tubercules de pomme de terre normalement sensibles à la souche de mildiou étudiée. La plante hôte, contre toute attente réagit comme une variété incompatible en formant une nécrose et en produisant de la phytoalexine. Les activités des enzymes peroxidase et polyphenoloxidase sont aussi augmentées comme dans le cas d'une réponse hypersensible. C'est seulement lorsque l'agent pathogène est inoculé sous forme inactivée que l'on observe des réactions de type incompatible. On peut donc dire que l'inhibition de la croissance et la mort du

champignon dans les tissus de l'hôte sont nécessaires à l'induction de nécroses de type hypersensible chez l'hôte.

Donc dans une réaction incompatible hôte parasite, ce n'est pas la nécrose des tissus de l'hôte qui inhibe ou empêche la croissance ultérieure de l'agent pathogène, mais avant cette nécrose un ou des mécanismes pour le moment inconnus empêchent d'abord cette croissance; une endotoxine existerait dans les cellules du champignon et serait libérée de sa mort.

Chez les plantes compatibles l'agent pathogène reste intact dans les conditions naturelles et ainsi les endotoxines ne sont pas libérées. Aussi, la réaction d'hypersensibilité et la nécrose des tissus n'interviennent pas.

Chez les plantes incompatibles par contre, l'agent pathogène est inhibé ou tué par un mécanisme inconnu de résistance qui déclenche une série d'évènements; libération d'endotoxines, nécroses des tissus de l'hôte et production de phytoalexines. Tous ces phénomènes provoquent la réaction d'hypersensibilité. Cette réaction pourrait être liée au manque d'antigènes communs chez l'hôte et le parasite.

Quand on étudie les différents systèmes hôte-parasite, on constate:

1) Il y a beaucoup de gènes de résistance spécifique → il y a des substances pour provoquer autant de réactions de résistance qu'il y a de gènes de résistance.

2) leur fonctionnement est hautement spécifique → celui des substances également.

3) Il y a beaucoup d'allèles multiples de résistance chez l'hôte, une petite différence dans la séquence de base des allèles multiples conduit à la production de substances de spécificité différente.

4) les linkats de résistance tendent à se concentrer.

5) Une plus forte résistance est épistatique d'une plus faible → un gène produit activement des enzymes ou substances s'il est dominant. Les allèles de résistance et d'avirulence sont producteurs de substances alors que les allèles de virulence et de sensibilité ne le sont pas.

6) la résistance, généralement domine la sensibilité, de même que l'avirulence domine la virulence.

On peut penser à la suite de KIYOSAWA qu'il existe plusieurs interactions possibles de substances:

1) Le gène d'avirulence agit en inducteur ou régulateur du gène de résistance. Il déprime le gène responsable de la production d'enzyme inductrice de la réaction de résistance.

2) Les substances produites, l'une par le gène d'avarulence, l'autre par le gène de résistance, donnent un complexe ou une enzyme qui catalyse la réaction de résistance.

3) Un polymère produit par l'association des substances produites par les gènes, a un effet direct sur la viabilité des cellules de l'hôte et cause l'hypersensibilité.

## VII. SOURCE ET UTILISATION DE LA RÉSISTANCE.

Il est généralement admis aujourd'hui que les centres d'origine ou de diversification des plantes cultivées sont les meilleures zones pour détecter une résistance véritable qu'elle soit horizontale ou verticale, soit chez l'espèce cultivée elle-même, soit chez les espèces parentes ou ancestrales. Cette théorie a été énoncée la première fois par VAVILOV, elle a été reprise depuis par ZHUKOWSKI.

Dans les centres d'origine et de diversification, l'hôte et ses parasites (s'ils existent) ont été soumis à une longue confrontation, à des pressions de sélection réciproques dont le résultat a été l'élimination des hôtes sensibles et la concentration des gènes en ensembles ayant une meilleure valeur sélective vis à vis des parasites notamment. On admet qu'un bon équilibre règne entre l'hôte et le parasite dans ces centres.

Cependant les centres d'origines des parasites sont, d'une manière générale, beaucoup moins bien connus que ceux des plantes qu'ils attaquent. Quand ces deux centres coïncident on y trouve des hôtes très résistants, en même temps qu'une grande diversité dans les races physiologiques du parasite.

ZHUKOWSKI dénombre ainsi au Moyen-Orient neuf espèces de *Triticum* résistantes aux Rouilles parmi lesquelles *Triticum timopheevi* qui a déjà été utilisée pour ses gènes de résistance. Cette région est supposée être le centre d'origine de nombreux *Puccinia* dont *P. graminis*, *P. triticina* et *P. glumarum*.

Jusqu'à ce jour les sélectionneurs ont surtout utilisé la résistance verticale; l'utilisation de la résistance horizontale est toute récente.

Le prospections systématiques effectuées dans les centres d'origine et de diversifications pourraient exploiter une variabilité bien utile pour les variétés modernes. Au fur et à mesure des besoins, ces collections ainsi constituées sont examinées pour les caractères particulièrement recherchés.

Il faut être conscient que l'identification, l'entretien de ces collections et surtout la connaissance du matériel pose de problèmes importants de compétences, de temps et de place.

## MUTATIONS

Lorsque la variabilité naturelle fait défaut, on peut avoir recours aux mutations provoquées. Comme les mutations repérables sont souvent de nature monogénique, on peut craindre que la résistance obtenue soit relativement de courte durée car de type vertical.

Les mutations induites peuvent être tentées sur des variétés commerciales dans l'espoir d'ajouter des résistances spécifiques indispensables. En cas de réussite la méthode est rapide pour produire la variété recherchée. Il ne faut cependant pas oublier qu'une mutation favorable est un événement rare.

Très souvent la mutation produit également de la stérilité et il y a de gros risques de pollinisation par les plantes voisines et ainsi, si l'on repère des plantes résistantes on peut toujours douter de l'origine du gène de résistance.

Divers auteurs ont travaillé dans cette voie avec succès, c'est le cas de 2 lignées de Blé résistantes à la Rouille brune, une à la Rouille noire; de 2 Orges à l'oïdium, de 2 Avoines pour la Rouille couronnée et 2 pour la Rouille noire.

BRONNIMAN et FOSSATI en Suisse; LITTLE en Grande Bretagne tentent d'améliorer la résistance à *Septoria nodorum* par traitements mutagènes.

TOUVIN et DOMMERGUE en France ont obtenu des Blés résistants à l'oïdium.

## VII - HYBRIDATIONS INTERSPECIFIQUES.

Il arrive assez souvent qu'aucune source de résistance satisfaisante soit connue pour l'espèce et le parasite considéré. Aussi les sélectionneurs se sont ils adressés aux espèces sauvages voisines des espèces cultivées à améliorer. Ils ont détecté souvent le type de résistance recherchée. Mais encore faut-il pouvoir transférer cette résistance et contourner l'incompatibilité des espèces ou la stérilité des hybrides.

SEARS écrit: « Le transfert de caractères d'une espèce ou d'un genre à une autre n'est pas seulement important sur le plan pratique mais également sur le plan génétique. En général plus le transfert est important plus son intérêt est grand sur le plan génétique. Plus grande est la distance entre les espèces, plus grandes sont les possibilités d'introduire des caractères utiles absents chez l'espèce à améliorer. Il est dès lors très important d'étendre les limites du transfert aussi loin que possible ».

Ce sont les sélectionneurs de Blé qui ont réalisé les premiers l'exploit de l'hybridation interspécifique pour contrôler les parasites. Les premiers

travaux ont constitué à croiser des Blés 4x avec des Blés 6x, puis ce sont des Blés 2x et les genres voisins *Aegilops*, *Agropyron*, *Haynaldia* et *Secale*.

Une des premières étapes du travail est d'isoler les lignées d'addition lorsqu'on travaille avec du matériel assez différent de l'espèce à améliorer. Par exemple Y. CAUDERON a isolées 6 lignées d'addition d'*Agropyron intermedium* sur le génotype de la variété de Blé tendre Vilmorin 27, certaines sont résistantes à la Rouille noire, à la Rouille brune, à la Rouille jaune. Mais en général l'aboutissement final des travaux est le transfert de la résistance recherchée uniquement. Ainsi SEARS (1956) a transféré la résistance à la Rouille brune d'*Aegilops umbellulata*. Il a irradié aux rayons X, juste avant la méiose, la lignée d'addition résistante à la Rouille brune. Le pollen issu de ces plantes a servi à féconder un Blé normal. Dans la descendance, il a sélectionné les plantes résistantes et recherché les translocations Blé-*Aegilops*. Une translocation sur 17 obtenues se transmet normalement, c'est la variété Transfer. D'autres auteurs tels KNOTT ont employé cette méthode.

RILEY, CHAPMAN et JOHNSON (1968), ont utilisé les appariements entre homéologues pour transférer le(s) gène(s) de résistance à la Rouille jaune d'*Aegilops comosa*. Il existe chez le Blé, sur le chromosome 5B, un gène récessif qui provoque une méiose régulière, si ce système régulateur n'existe pas (nulli 5B) ou si on ajoute un gène dominant inducteur d'appariements homéologues (*Aegilops spletoïdes* et *Aegilops mutica*) il peut y avoir appariements entre homéologues. Ainsi si on croise une lignée d'addition avec une lignée suppresseur de l'effet 5B, on peut obtenir des recombinaisons. C'est ainsi qu'a été obtenue la variété Compair.

Les appariements entre homéologues ont l'avantage que le segment de chromatine du Blé est remplacé par un segment de chromatine d'une espèce voisine qui peut avoir des fonctions très proches. Par contre l'utilisation des translocations a l'avantage de pouvoir s'appliquer dans le cas où l'affinité entre le chromosome de l'espèce à améliorer et celle de l'espèce sauvage est mauvaise.

## VIII. HEREDITE DE LA RESISTANCE.

### CAS DE LA RESISTANCE VERTICALE

Il y a de nombreux exemples de cas d'hérédité simple de la résistance aux virus, aux bactéries et aux champignons pathogènes; il y a même quelques cas d'hérédité simple de résistance aux nématodes et aux insectes.

Cette résistance peut-être due à des allèles dominants ou récessifs ou encore à dominance incomplète.

Les variétés résistantes peuvent avoir plusieurs gènes qui agissent de façon indépendante. Chez une variété de Blé on peut trouver jusqu'à six gènes dominants qui agissent de façon indépendante pour provoquer la résistance aux différentes races d'une seule Rouille. Quelques gènes ont une action très étroite sur le contrôle de la résistance, d'autres gouvernent la résistance à un spectre très large de races. Quand plusieurs gènes sont présents chez l'hôte, l'étendue des biotypes auxquels ils sont résistants résulte de la somme des résistances gouvernées par chaque gène. Par ailleurs des gènes peuvent avoir une action complémentaire. Dans certains génotypes on peut aussi trouver des gènes modificateurs de la résistance.

Plusieurs allèles de résistance peuvent aussi exister à un seul locus, ce cas peut d'ailleurs facilement se confondre avec celui où les 2 loci sont très proches.

Pour localiser ces résistances SEARS (1958) a préconisé l'emploi des lignées monosomiques et nullisomiques. Cette méthode a été employée pour identifier les chromosomes porteurs de résistance aux Rouilles par exemple.

Réciproquement FLOR a hybridé deux souches de Rouille du lin, les cultures F<sub>2</sub> du parasite ont donné une ségrégation monofactorielle sur les variétés de lin possédant un seul gène de résistance et des ségrégations bi, tri, quadri factorielle sur les variétés possédant respectivement 2, 3 et 4 gènes de résistance. A chaque gène, qui, chez l'hôte conditionne la résistance correspond chez le parasite un gène responsable du pouvoir pathogène. Si une race du parasite est virulente sur un hôte, soit l'hôte n'a pas le gène de résistance verticale correspondant, soit tous ses gènes de résistance sont vaincus par les gènes de virulence du parasite.

Les gammes différentielles pour la reconnaissance des gènes doivent être constituées d'hôtes et de races monogéniques pour la résistance ou l'avirulence.

La relation gène pour gène a reçu une récente extension à l'étude des relations hôtes-insectes HATCHETT et GAULUN ont montré que certaines races de mouches de Hesse vivent sur certaines variétés de Blé dans un système de relation gène pour gène.

#### CAS DE LA RESISTANCE HORIZONTALE

Le caractère de stabilité de la résistance horizontale a conduit à penser qu'elle était gouvernée par des systèmes polygéniques. Bien que cette idée soit généralement admise, il y a peu d'études prouvant qu'elle puisse être attribuée à des gènes mineurs ou des systèmes polygéniques. Il est d'ailleurs difficile de dégager une idée générale des rares études génétiques dont on dispose.



LUKE et all signalent deux modes d'action de la résistance horizontale de l'Avoine à la Rouille couronnée. Il les appellent « late rusting » et « slow rusting ». Le premier se manifeste par un retard de 10 à 15 jours de l'apparition des urédosores. Le second confère un taux moyen d'infection plus faible.

Les variétés tardives montrent les deux modes de résistance, les variétés de cycle moyen n'expriment que le « slow rusting »; les variétés précoces n'ont aucun de ces deux modes de résistance.

## IX. METHODES DE SELECTION POUR LA RESISTANCE

### A - LA RESISTANCE VERTICALE

Le côté vulnérable de la plupart des schémas de sélection est implicite lorsqu'on s'adresse à un nombre restreint de gènes pour la résistance spécifique. Avec la pression de sélection qui s'exerce dans la production de nouvelles races virulentes du parasite, il est nécessaire de prévoir une gestion de l'utilisation des gènes de résistance des différentes populations de plantes. Trois types de démarches peuvent être envisagées:

- La création de variétés composites;
- L'introduction de plusieurs types de résistance dans un secteur géographique ou coupure géographique;
- Les rotations variétales.

#### a) Variétés composites.

Le défaut des variétés créées antérieurement a été d'offrir au parasite de vastes populations de plantes ayant une résistance identique et donc exerçant une pression de sélection identique sur les populations du parasite.

L'orientation vers des variétés composites, mélange de plusieurs lignées phénotypiquement semblables, mais différant seulement par un gène de résistance repose sur 3 hypothèses principales:

1) une race a une probabilité plus faible de gagner, asexuellement et à la fois, la virulence à l'égard de plusieurs gènes.

2) Plusieurs gènes peuvent avoir des relations additives et complémentaires qui portent la résistance à un niveau supérieur.

3) D'après VAN DER PLANK, l'acquisition d'une plus grande virulence s'accompagne d'une baisse d'agressivité.

L'action d'un composite sur l'agent pathogène est double. Il réduit à la fois l'inoculum initial et le taux d'infection. Par conséquent il réduit également le taux journalier de l'épidémie. Une critique possible des composites est le risque de voir rapidement apparaître une super-race du parasite, virulente à l'égard de tous les composants du composite; cette race possédant tous les allèles de virulence correspondant à tous les gènes de résistance présents dans le composite. En fait des mesures faites sur *Puccinia coronata* fsp *avenae* montrent que malgré l'avantage sélectif qu'elles tirent d'une large virulence, ces races sont loin d'envahir la population du parasite. Au contraire sa fréquence diminue fortement. BORLAUG et HOOKER comparent le composite à une étape vers un retour à la complète diversité de la nature où des super-races n'ont jamais prédominé dans les populations sauvages.

Pour accentuer la pression en défaveur des gènes inutiles du parasite, les composites doivent comporter une lignée totalement sensible. Quelle doit être la proportion de cette lignée: LEONARD estime que pour stabiliser la population de Rouille 35% de plantes sensibles à toutes les races suffisent. Le nombre de lignées résistantes, possédant chacune un gène de résistance verticale dépend du nombre de gènes disponibles. Pour VAN DER PLANK, il convient de n'utiliser que des gènes forts, c'est-à-dire ceux sur lesquels la pression de sélection stabilisatrice agit avec le plus d'intensité. Ces gènes sont rares, on les utilisera au maximum. Théoriquement pour que le composite soit pleinement efficace, le dosage de chaque lignée résistante doit être établi en tenant compte de la fréquence relative du gène de virulence correspondant dans la population du parasite.

Des variétés composites ont été proposées par JENSEN pour l'Avoine, par BORLAUG et GIBLER pour la Blé. Le premier composite de Blé cultivé en Colombie a été Miramar 63 (1963). C'était un composite à part égales de 10 lignées. Après deux années de culture, deux des composants se sont montrés sensibles à la Rouille mais les chutes de rendement enregistrées ont été faibles.

#### b) *Coupure géographique*

KNOTT a proposé de contrôler l'évolution des races de Rouille noire aux Etats-Unis et au Canada par cette méthode:

La Rouille noire passe l'hiver dans une zone I: le sud du Texas, au printemps elle passe dans une zone II: la Winter Wheat Belt et les Central Great Plains, puis en été elle atteint le Montana et le Canada. La composition génétique de la résistance dans ces différentes zones est très importante. Il faut y cultiver des variétés ayant des gènes de résistance différents. C'est ainsi que le gène fort de résistance Sr6 se montre efficace au Canada depuis

un grand nombre d'années. En réduisant ainsi le nombre de gènes particuliers de résistance des variétés cultivées dans chacune des zones le risque de voir le champignon évoluer vers une race universellement virulente et agressive est diminuée. Il y a une discontinuité génétique dans l'évolution de l'interaction hôte-parasite.

### c) *Rotations variétales.*

La troisième démarche consiste à organiser une rotation variétale systématique. Une variété I porteuse du gène de résistance A est retirée de la culture, juste avant que sa résistance ne s'effondre, elle est remplacée par une variété II porteuse du gène de résistance B. De même cette variété II sera remplacée par une variété III ayant une résistance C. On s'adressera ainsi à une série de variétés ayant des gènes de résistance différents puis on reviendra à la variété I.

La durée de la rotation dépend de la longévité de la résistance des variétés et du nombre de variétés à utiliser.

## B — LA RÉSISTANCE HORIZONTALE.

La sélection pour la résistance horizontale comporte deux difficultés majeures:

- Les systèmes génétiques qui la gouvernent sont mal connus;
- Son expression est le reflet des interactions entre l'hôte, le parasite et l'environnement.

Ces deux difficultés dictent notre attitude pour la sélectionner. Il nous faut:

- Réaliser l'analyse génétique de la résistance;
- Mesurer son expression aussi précisément et fidèlement que possible.

### a) *analyse génétique.*

Qu'elle soit gouvernée par des systèmes polygéniques, ou sous la dépendance de gènes majeurs et de gènes modificateurs, la résistance horizontale doit être analysée génétiquement pour que sa sélection soit pleinement efficace. En effet des résultats de cette analyse découlent les méthodes à mettre en oeuvre. Il faudrait en outre définir la part qui revient aux phénomènes d'additivité de dominance et d'épistasie dans l'hérédité des caractères.

b) *mesure de la résistance.*

On peut mesurer soit l'expression globale soit ses composantes. L'expression globale est estimée par  $\gamma$  le taux de croissance journalière de l'épidémie qui pour une épidémie à développement exponentiel s'exprime par:

$$\gamma = \frac{1}{t_2 - t_1} (\text{Log } y_2 - \text{Log } y_1).$$

$y_2$  et  $y_1$  étant des estimations aux instants  $t_2$  et  $t_1$  de la surface foliaire malade sur un échantillon représentatif.

Il faut remarquer qu'il y a équivalence des effets entre une résistance horizontale de l'hôte plus élevée, un environnement moins favorable du parasite ou une race moins agressive.

Il n'est pas très facile de comparer la valeur de  $\gamma$  pour plusieurs variétés. Il faut que l'action de l'environnement soit la même partout. Il faut limiter au maximum les échanges de spores entre parcelles. Il faut aussi limiter les mélanges de races.

Les valeurs de  $\gamma$  obtenues ne sont comparables qu'à l'intérieur de l'expérimentation.

Les composantes de la résistance horizontale sont encore plus délicates à mesurer. Ces composantes sont:

- un plus faible pourcentage de spores réussissant l'infection ( $n$ );
- une période d'incubation ou de latence plus grande ( $p$ );
- une quantité de spores produites plus faible ( $i$ ).

Il faut: utiliser une seule race de virulence maximale, si possible universelle, obtenir des inoculations homogènes et reproductibles. Ces mesures sont très difficiles à exécuter dans une expérimentation au champ.

La démarche de sélection de la résistance horizontale peut se dérouler en quatre étapes.

— Prospection du matériel végétal et observation pour éliminer le matériel insuffisamment résistant.

— Mesure particulière de la résistance du matériel susceptible d'être géniteur (l'analyse génétique pourra porter sur une partie de ce matériel).

— Création d'un géniteur de résistance horizontale élevée.

— Mesure de la résistance horizontale des lignées issues du croisement de ce géniteur avec une variété agronomique et choix des lignées de plus faible  $\gamma$ .

Il est à noter que la valeur de  $\gamma$  obtenue est calculée sur une petite parcelle et estimée par exès. Sa valeur exacte sur une très grande parcelle est plus faible étant donné le mécanisme de frein à l'infection qui est d'autant plus grand que la variété est cultivée sur de plus grandes surfaces.

## X. CONCLUSION.

Une résistance horizontale élevée est à rechercher dans tous les cas de sélection pour la résistance. Même si la stratégie est basée sur la résistance verticale, la résistance horizontale prolongera la longévité des variétés. Ceci est valable quelque soit le type d'exploitation de la résistance verticale retenue.

Il est exceptionnel qu'un hôte soit soumis à un seul parasite. Même si celui-ci est prédominant en gravité et en fréquence, d'autres parasites poseront des problèmes de sélection dès que des solutions auront été trouvées pour le premier. Il est plus prudent de rechercher la résistance à l'égard de plusieurs parasites à la fois, en particulier il faut aussi porter l'attention sur des maladies réputées graves mais inconnues dans le pays. On connaît assez mal les interactions qui existent entre les différents mécanismes de résistance impliqués dans plusieurs maladies.

Pour résoudre tous ces problèmes à la fois, il faut sans doute travailler en plusieurs lieux à la fois, en confiant à d'autres le soin de conduire les travaux que l'on ne peut réaliser soi-même.