

A C A D É M I E D E M O N T P E L L I E R

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

T H E S E

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

(Spécialité : Physiologie et Biologie
des organismes et populations)

TRANSMISSION DES VIRUS DE LA STRIURE, DU STRIPE
ET DE LA MOSAÏQUE DU MAÏS PAR LEURS VECTEURS
CICADULINA MBILA (NAUDE, 1924)
ET *PEREGRINUS MAIDIS* (ASHMEAD, 1890)
(HOMOPTERA)

Approches biologique, génétique et épidémiologique
de la relation vecteur-virus-plante

par

Bernard REYNAUD

Soutenu le 21 novembre 1988 devant le jury composé de :

MM.	MESSIAEN C.M.	Président
	BERGOIN M.	
	BOUX G.	
	BOVE J.	
	LECLANT F.	
	ROUANET G.	
	SIGNORET P.	

A C A D É M I E D E M O N T P E L L I E R

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

T H E S E

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

(Spécialité : Physiologie et Biologie
des organismes et populations)

TRANSMISSION DES VIRUS DE LA STRIURE, DU STRIPE
ET DE LA MOSAÏQUE DU MAÏS PAR LEURS VECTEURS
CICADULINA MBILA (NAUDE, 1924)
ET *PEREGRINUS MAIDIS* (ASHMEAD, 1890)
(HOMOPTERA)

Approches biologique, génétique et épidémiologique
de la relation vecteur-virus-plante

par

Bernard REYNAUD

Soutenue le 21 novembre 1988 devant le jury composé de :

MM. MESSIAEN C.M. Président
 BERGOIN M.
 BOUX G.
 BOVE J.
 LECLANT F.
 ROUANET G.
 SIGNORET P.

GLOSSAIRE
des
ABREVIATIONS

AAP : "Acquisition Access Period"

IP : "Incubation Period"

IAP : "Inoculation Period"

IITA : International Institute of Tropical Agriculture

CYMMIT : Centro Internacional del Mejoramiento de Maiz y Trigo

OSU : Ohio State University

D.O. : Densité optique à 405 nm

IBMC : Institut de Biologie Moléculaire et Cellulaire

CERF : Centre d'Expérimentation de Recherche et de Formation (du Syndicat des Fabricants de Sucre de la Réunion)

INRA : Institut National de Recherche Agronomique

IRAT : Institut de Recherches Agronomiques Tropicales et des Cultures Vivrières

CIRAD : Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement

IRFA : Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes

LBCM : Laboratoire de Biologie Cellulaire et Moléculaire

Les virus sont désignés par leur abréviation selon la nomenclature internationale, après avoir donné la première fois leur intitulé complet.

AVANT — PROPOS

AVANT-PROPOS

C'est très sincèrement que je remercie tous ceux qui de près ou de loin ont contribué à la réalisation de ce travail.

M. LECLANT, Professeur d'écologie animale et de zoologie agricole à l'ENSA de Montpellier a toujours montré un grand intérêt à mes travaux de recherches et a su malgré les distances me prodiguer de nombreuses recommandations. Il a su se mettre à ma disposition particulièrement au cours de la rédaction où son appui m'a été d'une grande aide. Il m'est très agréable de pouvoir lui exprimer ici ma profonde reconnaissance.

M. MESSIAEN, Directeur de recherche à l'INRA de Montpellier, spécialiste des problèmes de résistance des plantes aux maladies, m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse et d'en être également le rapporteur. Je le prie de croire en ma parfaite gratitude.

M. SIGNORET, Professeur de biologie, pathologie et écologie végétale à l'ENSA de Montpellier, a accepté d'être le rapporteur de cette thèse, je lui en suis très reconnaissant.

M. BOVE, Professeur de microbiologie à l'Université de Bordeaux II et Directeur du LBCM s'est intéressé à mon travail et a bien voulu participer à mon jury, je lui en témoigne ma vive reconnaissance.

M. BOUIX et M. BERGOIN, Professeurs respectivement de parasitologie et de microbiologie à l'USTL de Montpellier, ont également accepté de juger ce travail, je leur exprime toute ma gratitude.

Je tiens à remercier G. ROUANET, Chef du programme maïs de l'IRAT et avec lui, l'ensemble de la direction de mon Institut qui m'a donné tous les moyens nécessaires à la mise en oeuvre de ce travail.

Il me faut remercier tout particulièrement A. DEREVIER, et son successeur, J. SERVANT, Directeurs de l'IRAT/Réunion, qui ont toujours pris en compte l'ensemble de mes besoins.

J.L. MARCHAND, Responsable du programme et de la sélection maïs de l'IRAT, a été mon interlocuteur privilégié au cours de ces trois années de recherches. Il m'a apporté un appui précieux particulièrement en génétique. Je lui adresse mes vifs remerciements.

Ce travail interdisciplinaire aurait difficilement abouti s'il n'avait pas bénéficié d'une collaboration étroite et très active avec M. PETERSCHMITT, actuellement virologue à l'ICRISAT. Qu'il trouve ici le gage de mon amitié et mon souhait de poursuivre nos travaux en commun.

M. GIANNOTTI, Directeur de recherche à l'INRA de St- Christol-Iès-Alès, m'a initié à la microscopie électronique et a pris part activement à mes recherches, je l'en remercie très sincèrement.

Au cours de leur stage de fin d'études, J.C. BAK et Pascale SAUGER ont participé activement à certaines expérimentations. La qualité de leur travail a permis de préciser les méthodes de notation des viroses et la génétique de la transmission et de la résistance au Stripe. Je leur exprime ici toute ma reconnaissance.

L'ensemble de ces expérimentations ont pu être menées à bien grâce au travail rigoureux effectué au champ comme au laboratoire par tous mes collaborateurs à la Réunion. Je leur exprime ici mes sincères remerciements et ma sympathie.

Merci surtout à M. GRONDIN qui avec entrain et invention m'a aidé tout au long de cette étude.

A R.P. HOAREAU si vigilant sur le terrain et C. DEXPORT, pour son excellent travail dans le maintien des élevages.

De nombreux chercheurs étrangers ont accueilli avec intérêt notre programme de recherche et m'ont apporté personnellement leur soutien. Je pense particulièrement aux Docteurs L.J.C. AUTREY (MSIRI, Maurice), Z.T. DABROWSKI (IITA, Nigeria), M.R. WILSON (British Museum, G.B.), L.R. NAULT (O.S.U., E.U.), puissent-ils trouver le témoignage de ma reconnaissance.

La fin de cette rédaction me donne l'occasion de remercier avec plaisir Magalie DEVAUX qui a réalisé la frappe de ce texte en gardant toute sa patience et sa gentillesse ainsi que Evelyne TAILHADES, qui a assuré toutes les corrections.

M. BETBEDER-MATIBET, Isabelle GUINET, S. QUILICI ont apporté des critiques judicieuses à ce manuscrit, je leur en suis très reconnaissant.

Voilà, la liste est longue et pourtant nombreux sont les oublis. Je suis également extrêmement redevable de la compréhension de Fanch, mon amie, et de tous mes proches, pour la contrainte que ce travail a imposée à notre vie commune.

E R R A T A

Au lieu de :

- p 10 bis : BIBLIOGRAPHQUES
- p 32 : d'après ILTIS & DOLBEY (1980)
- p 38 : tranfert
- p 46 : MsV
- p 63 : Sylver Cross Bantom
- p 67 : rickettsieu
- p 81 : 3
- p 86 : le seuil minimum des concentrations virales minimum pour la transmission
- p 103 : (-) non - séronégatif taux de transmission filiale
- p 116 : séquences patholgoiques
- p 122 (tableau LXIX) :
parcelles
Isolats
- p 127 : alternés
- p 138 : inoculés
- p 140 : peut atteindre plus de 20 %
- p 164 : LASTRA J.R.
- p 165 : LASTRA R.J.

Lire :

- BIBLIOGRAPHIQUES
- d'après DOLBEY & ILTIS(1980)
- transfert
- MSV
- Sylver Cross Bantom
(tableau XXIV)
- rickettsien
- 43 (tableau XXXII)
- le seuil des concentrations virales minimales pour la transmission
- (-) séronégatif (tableau LV)
taux d'infection filiale
(tableau LVI)
- séquences pathologiques
- parcelles
Espèces végétales (tableau LXIX)
- atténués
- éliminés (avant dernier
paragraphe)
- peut atteindre plus de 80 %
- LASTRA R.
- LASTRA R.

Au lieu de :

Lire :

PLANCHE I :

- . Photo 4 : (x 20) (x 27)
- . Photo 5 : (x 27) (x 20)

PLANCHE II :

- . Photo 1 : (x 30) (x 20)
- . Photo 2 : (x 30) (x 20)
- . Photo 3 : (x 35) (x 23)
- . Photo 4 : (x 60) (x 30)

PLANCHE V :

- . Photo 1 : (x 17272) (x 8750)
- . Photo 2 : (x 21500) (x 37900)

Au lieu de :

- p 147 : - connue
 - respectivement 40 % et 33 %
 - Nous avons testé dans ce dernier essai sept épis issus des autofécondations de plants sensibles
- p 155 : - ANONYME, International Institute of Tropical Agriculture, 1986. *Maize Research Program, Annual Report 1985*. Ibadan, 167 p.

Lire :

- p 147 : - comme
 - respectivement 32 % et 43 %
 - Nous avons testé dans ce dernier essai quatre épis issus des autofécondations de plants sensibles et 4 croisements entre plants sensibles et résistants.
- p 155 : - ANONYME, 1986. *Maize Research Program. IITA Annual Report 1985*, Ibadan, 167 p.

Oubli :

- p 32 : (SMITH *et al.* 1982)
- p 63 : (Tableau IX)
- p 122 : Tableau LXIX : *Coix lacryma jobi* L.,
Digitaria biformis Willd

Tableau LXXXVI - Evolution du nombre et du pourcentage de plants virosés par épi testé dans l'essai 3

	EPI	Nombre de plants TOTAL	NOTATION DES PLANTS VIROSES A							
			15 jours		21 jours		28 jours		42 jours	
			pv	%	pv	%	pv	%	pv	%
R X S	17	36	0	0	0	0	0	0	2	6
	18	35	3	9	7	20	6	17	10	29
	19	53	3	6	6	11	8	15	9	17
	20	54	8	15	15	28	15	28	16	30
S. autof.	21	33	5	15	7	21	7	21	7	21
	22	42	21	50	23	55	25	60	27	69
	23	35	5	14	14	40	15	43	20	57
	24	53	17	32	22	42	24	45	27	53
	INRA	51	0	100	51	100	51	100	51	100

TABLEAU XI : Caractéristiques méthodologiques des différentes étapes pour les trois techniques ELISA

VIRUS	DETECTION DU MSV			DETECTION DU MStpV ET DU MMV (insecte)			DETECTION DU MMV ET DU MStpV (plante)		
TECHNIQUE	ELISA DOUBLE SANDWICH INDIRECTE			ELISA DOUBLE SANDWICH DIRECTE			ELISA SIMPLE SANDWICH INDIRECTE		
	Concentration	Température	Durée	Concentration	Température	Durée	Concentration	Température	Durée
Coating	Ig lapin 0,2 µg/ml en Tampon carbonate	37°C	3h	Ig lapin au 0,1µg/ml (MStpV) ou 1µg/ml (MMV) en Tampon carbonate ou Ig lapin de GINGERY (OSU) au 5000è en tampon carbonate	37°C	3h			
BSA (Albumine bovine)	1 % dans Tampon PBS avec Tween	37°C	1h	1 % dans tampon PBS avec Tween	37°C	1h			
ANTIGENES ECHANTILLONS A TESTER	Broyage individuel des insectes dans 0,3 ml de PBS avec microbroyeur de tissu en verre (RADNOTTI)	7°C	15h	Broyage individuel des insectes dans 0,3 ml de PBSTW avec microbroyeur de tissu en verre (RADNOTTI)	7°C	15h	Broyage de 0,5 g de feuilles virosées dans 4,5 ml de carbonate avec un ultrathurax	7°C	15h
ANTICORPS	Ig souris à 0,4 µg/ml en Tampon PBS avec Tween	37°C	2h				Ig lapin à 0,1µg/ml en Tampon PBS avec Tween + BSA 1 %	37°C	2h
CONJUGUE (avec de la phosphatase alcaline)	Conjugué commercial mouton anti souris au 4000è en tampon PBS avec Tween	37°C	2h	Conjugué lapin au 4000è (MStpV) ou 1000è (MMV) dans tampon PBS avec Tween	37°C	4h	Conjugué commercial chèvre anti lapin (Sigma) au 2000è en Tampon PBS du Tween	37°C	2h
SUBSTRAT (Paranitrophé- nyl Phosphate)	1 pastille pour 5 ml de Tampon Diethanolamine	37°C		1 pastille pour 5 ml de Tampon Diethanolamine	37°C		1 pastille pour 5 ml de Tampon Diethanolamine	37°C	
LECTURE AU SPECTROPHOTO- METRE 405 nm		37°C entre 30 mn et 1h30			37°C entre 1h30 et 5h			37°C à 1h30	

SOMMAIRE

SOMMAIRE	Pages
<u>AVANT-PROPOS</u>	2
<u>INTRODUCTION GENERALE</u>	11
<u>PREMIERE PARTIE : GENERALITES</u>	13
CHAPITRE I : ZONE D'ETUDE	13
1 - SITUATION GEOGRAPHIQUE	13
2 - GEOLOGIE	13
3 - LE CLIMAT	13
4 - LES SOLS	14
5 - L'AGRICULTURE REUNIONNAISE ET LA PLACE DU MAIS	14
6 - IMPLANTATION DES SITES D'ESSAIS	14
CHAPITRE II : LA TRANSMISSION PAR INSECTES VECTEURS	16
1 - GENERALITES ET DEFINITIONS	16
1.1. Le cycle de transmission	16
1.2. Mode de transmission	16
1.3. Spécificités de la transmission	17
1.4. Transmissions verticale et horizontale	17
1.5. Barrières à la transmission	18
1.5.1. <i>Barrière à la pénétration</i>	18
1.5.2. <i>Barrière à la multiplication de l'agent infectieux</i>	19
1.5.3. <i>Barrière à la migration et à la pénétration</i>	19
	<i>jusqu'aux sites d'inoculation</i>
2 - LA TRANSMISSION DU "MAIZE STREAK VIRUS" (MSV)	19
3 - LA TRANSMISSION DU "MAIZE STRIPE VIRUS" (MStpV)	20
4 - LA TRANSMISSION DU "MAIZE MOSAIC VIRUS" (MMV)	21
CHAPITRE III : LES MATERIELS	22
1 - LES VECTEURS	22
1.1. <i>Cicadulina mbila</i> (Naude, 1924)	22
1.1.1. <i>Taxonomie et répartition</i>	22
1.1.2. <i>Description</i>	22
1.1.3. <i>Biologie et comportement à différentes</i>	22
températures	
1.1.4. <i>Plantes hôtes</i>	23
1.1.5. <i>Dynamique des populations</i>	24
1.2. <i>Peregrinus maidis</i> (Ash mead, 1870)	25
1.2.1. <i>Taxonomie et répartition</i>	25
1.2.2. <i>Description</i>	25
1.2.3. <i>Biologie et comportement à différentes</i>	26
températures	
1.2.4. <i>Comportement sur différentes plantes hôtes</i>	27

1.2.5. Dynamique des populations	27
2 - LES VIRUS	28
2.1. Le "maize streak virus" (MSV)	28
2.1.1. Classification et caractéristiques du virus	28
2.1.2. Propriétés sérologiques et variabilité	28
2.1.3. Observation dans la plante et dans l'insecte	29
2.2. Le "maize stripe virus" (MStpV)	29
2.2.1. Classification et caractéristiques du virus	29
2.2.2. Propriétés sérologiques et variabilité	30
2.2.3. Observations dans la plante et l'insecte	30
2.3. Le "maize mosaic virus" (MMV)	30
2.3.1. Classification et caractéristiques du virus	30
2.3.2. Propriétés sérologiques et variabilité	31
2.3.3. Observations dans la plante et l'insecte	31
3 - LA PLANTE ET SON COMPORTEMENT VIS A VIS DES TROIS VIROSES	31
3.1. Le maïs	31
3.1.1. Classification	31
3.1.2. Origine et extension	32
3.2. La résistance variétale	32
3.2.1. Généralités	32
3.2.2. Types de résistance et leurs mécanismes	33
3.2.3. Objectifs de l'utilisation de la résistance	34
3.2.4. Stratégie des méthodes de sélection	35
3.3. La Striure	36
3.3.1. Répartition géographique et importance des dégâts	36
3.3.2. Epidémiologie	36
3.3.3. Quelques méthodes de lutte	37
3.3.4. La résistance variétale	37
3.4. Le Stripe	38
3.4.1. Répartition géographique et importance de la maladie	38
3.4.2. Epidémiologie	38
3.4.3. Méthode de lutte	39
3.4.4. Résistance variétale	39
3.5. La Mosaïque	39
3.5.1. Répartition géographique et importance de la maladie	39
3.5.2. Epidémiologie	39
3.5.3. Méthodes de lutte	40
3.5.4. Résistance variétale	40
CHAPITRE IV : LES TECHNIQUES	41
1 - TECHNIQUES DE PIEGEAGE	41
1.1. Généralités	41
1.2. Dispositif expérimental	41
1.3. Piégeage de <i>C. mbila</i>	42
1.4. Evaluation des densités de population de <i>P. maidis</i>	43
2 - LES TECHNIQUES D'ELEVAGE ET DE CULTURE	43
2.1. Technique de culture	43
2.1.1. Amélioration des techniques de culture en pot	43
2.1.2. Système d'irrigation fertilisante	44
2.1.3. Culture en condition "insect-proof"	44
2.2. Techniques d'élevage	44
2.2.1. Le local d'élevage	44
2.2.2. Les cages	45

2.2.3. Cycle de production	45
2.2.4. Mesures phytosanitaires	45
3 - TECHNIQUES D'INFESTATION	46
3.1. Sous cagettes	47
3.2. Sous bonnettes	47
3.3. En serre insect-proof	47
3.4. Au champ	47
4 - LES TECHNIQUES SEROLOGIQUES	48
4.1. Choix des techniques ELISA	48
4.2. Préparation des réactifs	48
4.3. Détermination des concentrations en réactifs et de la durée d'incubation des différentes étapes.	48
4.4. Dosage sur une courbe étalon préparée avec du virus purifié	49
5 - LES TECHNIQUES MICROSCOPIQUES	49
5.1. Préparation des échantillons	49
5.2. Inclusions et coupes	49
6 - LA TECHNIQUE DE MICRO-INJECTION	50
<u>DEUXIEME PARTIE : BIOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS</u>	51
CHAPITRE I - BIOLOGIE DE <i>C. MBILA</i>	52
1 - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE CYCLE DE <i>C. MBILA</i>	52
1.1. Matériels et méthodes	52
1.2. Résultats	52
1.3. Discussion	53
2 - COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DE <i>C. MBILA</i>	53
2.1. Matériels et méthodes	53
2.1.1. Sous bonnettes	53
2.1.2. En grande cage	54
2.2. Résultats	54
2.2.1. Sous bonnettes	54
2.2.2. En grande cage	55
2.3. Discussion	55
3 - CONCLUSION	55
CHAPITRE II - BIOLOGIE DE <i>P. MAIDIS</i>	57
1 - ETUDE DU CYCLE DE <i>P. MAIDIS</i> A DIFFERENTES TEMPERATURES	57
1.1. Matériels et méthodes	57
1.2. Résultats	57
1.2.1. Fertilité et incubation des oeufs	57
1.2.2. Durée du développement total (oeuf à adulte) et importance des différents stades larvaires	58
1.2.3. Mortalité et taux de survie	58
1.2.4. Sex-ratio et longévité des adultes	58
1.2.5. Durée de préoviposition	58
1.2.6. Fécondité	59
1.3. Discussion	59
2 - COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DE <i>P. MAIDIS</i>	60
2.1. Matériels et méthodes	60

2.1.1. Développement larvaire sur différentes espèces de Poacées cultivées sous bonnettes	60
2.1.2. Développement larvaire sur différentes espèces et variétés du genre Zea en chambres climatiques sous cagettes	61
2.1.3. Comparaison de la fécondité sur des plantes hôtes appartenant aux genres Zea et Sorghum	61
2.2. Résultats	62
2.2.1. Développement larvaire sur différentes espèces de Poacées cultivées sous bonnettes	62
2.2.2. Développement larvaire sur différentes espèces et variétés du genre Zea en chambre climatique sous cagettes	62
2.2.3. Comparaison de la fécondité sur des plantes hôtes appartenant aux Zea et Sorghum	63
2.3. Discussion	63
3 - RECHERCHE DE MICROORGANISMES PATHOGENES CHEZ P. MAIDIS	64
3.1. Matériels et méthodes	64
3.2. Résultats	64
3.2.1. Populations d'élevage	64
3.2.2. Populations naturelles	65
3.3. Discussion	65
4 - CONCLUSION	66
CHAPITRE III : DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE C. MBILA	
1 - REPARTITION GEOGRAPHIQUE ET IMPORTANCE RELATIVE DES ESPECES DE CICADULINA	68
1.1. Matériels et méthodes	68
1.2. Résultats	68
1.3. Discussion	68
2 - VARIATIONS PLURIANNUELLES DES POPULATIONS DE C. MBILA SUR MAIS	69
2.1. Matériels et méthodes	69
2.2. Résultats	69
2.2.1. Ligne-Paradis	69
2.2.2. Petite-France	70
2.3. Discussion	70
3 - CONCLUSION	71
CHAPITRE IV : DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE P. MAIDIS	
1 - VARIATIONS PLURIANNUELLES DES POPULATIONS SUR MAIS A LIGNE-PARADIS ET PETITE-FRANCE	73
1.1. Matériels et méthodes	73
1.2. Résultats	73
1.2.1. Ligne-Paradis	73
1.2.2. Petite-France (en zone forestière d'altitude)	74
1.3. Discussion	74
2 - CONCLUSION	74
V : CONCLUSION	
TROISIEME PARTIE : LES MECANISMES DE TRANSMISSION ET LEUR DETERMINISME CHEZ LES VECTEURS	77
CHAPITRE I - LA TRANSMISSION DU MAIZE STREAK VIRUS PAR CICADULINA MBILA	78

1 - CAPACITE INTRINSEQUE DE TRANSMISSION DES POPULATIONS NATURELLES DE <i>CICADULINA MBILA</i> A LA REUNION	78
1.1. Matériels et méthodes	78
1.2. Résultats	78
1.3. Discussion	78
2 - MISE EN EVIDENCE DU DETERMINISME GENETIQUE DE LA TRANSMISSION	79
2.1. Matériels et méthodes	79
2.2. Résultats	79
2.3. Discussion	79
3 - CONFIRMATION DU CARACTERE GENETIQUE DE LA CAPACITE INTRINSEQUE DE TRANSMISSION ET SELECTION POUR L'OBTENTION D'UNE POPULATION D'ELEVAGE TOTALEMENT ACTIVE	79
3.1. Matériels et méthodes	80
3.1.1. <i>Choix des descendances de femelles actives</i>	80
3.1.2. <i>Elimination des hétérozygotes</i>	80
3.1.3. <i>Etablissement de la population sélectionnée et contrôle de son taux de transmission</i>	80
3.2. Résultats	80
3.2.1. <i>Choix des descendances des femelles actives</i>	80
3.2.2. <i>Elimination des hétérozygotes</i>	80
3.2.3. <i>Etablissement de la population sélectionnée et contrôle de son taux de transmission</i>	81
3.3. Discussion	81
4 - DETERMINATION DU MODE DE TRANSMISSION DU MAIZE STREAK VIRUS PAR <i>C. MBILA</i>	81
4.1. Matériels et méthodes	82
4.2. Résultats	82
4.3. Discussion	84
5 - CONCLUSION	85
CHAPITRE II : TRANSMISSION DU MAIZE STRIPE VIRUS PAR <i>PEREGRINUS MAIDIS</i>	87
1 - RECHERCHE D'UNE EFFICACITE CIRCONSTANCIELLE MINIMALE	87
1.1. Matériels et méthodes	87
1.1.1. <i>Effet de la durée de la période d'inoculation</i>	87
1.1.2. <i>Importance du stade de développement au moment de l'acquisition</i>	87
1.1.3. <i>Persistance du pouvoir infectieux</i>	88
1.2. Résultats	88
1.2.1. <i>Effet de la durée de la période d'inoculation</i>	88
1.2.2. <i>Importance du stade de développement au moment de l'acquisition</i>	88
1.2.3. <i>Persistance du pouvoir infectieux</i>	88
1.3. Discussion	88
2 - DEFINITION DE LA CAPACITE INTRINSEQUE DE TRANSMISSION DU MStpV ET APPROCHE DE SON DETERMINISME GENETIQUE	89
2.1. Matériels et méthodes	90
2.1.1. <i>Capacité intrinsèque de transmission de différentes populations naturelles de <i>P. maidis</i> à la Réunion</i>	90
2.1.2. <i>Mise en évidence du déterminisme génétique de la transmission par sélection des femelles infectieuses</i>	90
2.1.3. <i>Importance de la transmission transovarienne</i>	90
2.1.4. <i>Première approche du génotype de la capacité intrinsèque de transmission</i>	91
2.1.5. <i>Méthode générale pour la détermination du pouvoir infectieux et l'analyse des résultats</i>	91

2.2. Résultats	92
2.2.1. <i>Capacité intrinsèque de transmission des populations de P. maidis de la Réunion</i>	92
2.2.2. <i>Mise en évidence du déterminisme génétique</i>	92
2.2.3. <i>Importance de la transmission transovarienne</i>	92
2.2.4. <i>Première définition du génotype de la capacité intrinsèque de transmission</i>	92
2.4. Discussion	93
3 - MECANISMES BIOLOGIQUES DE LA TRANSMISSION VERTICALE OU HORIZONTALE EN RELATION AVEC LEUR DETERMINISME GENETIQUE	94
3.1. Matériels et méthodes	95
3.1.1. <i>Mise en évidence de la transmission verticale</i>	95
3.1.2. <i>Recherche des différentes barrières affectant la capacité intrinsèque de transmission</i>	96
3.2. Résultats	97
3.2.1. <i>Mise en évidence de la transmission verticale</i>	97
3.2.2. <i>Recherche des différentes barrières affectant la capacité intrinsèque de transmission</i>	98
3.3. Discussion	99
4 - RECHERCHE DU GENOTYPE DE LA CAPACITE INTRINSEQUE DE TRANSMISSION DU MSTPV(*)	101
4.1. Matériels et méthodes	101
4.2. Résultats	101
4.2.1. <i>Transmission verticale</i>	101
4.2.2. <i>Acquisition alimentaire</i>	102
4.2.3. <i>Transmission à la plante</i>	102
4.3. Discussion	103
5 - CONCLUSION	104
CHAPITRE III : TRANSMISSION DU MMV PAR P. MAIDIS	106
1 - CAPACITE INTRINSEQUE DE TRANSMISSION DANS QUELQUES POPULATIONS NATURELLES DE L'ILE	106
1.1. Matériels et méthodes	106
1.2. Résultats	106
2 - RECHERCHES DES DIFFERENTES BARRIERES A LA TRANSMISSION DU MMV PAR P. MAIDIS	106
2.1. Matériels et méthodes	107
2.3. Résultats	108
2.4. Discussion	108
3 - CONCLUSION	108
IV : CONCLUSION	109
<u>QUATRIEME PARTIE : EPIDEMIOLOGIE DES VIROSES ET ETUDE DE LA RESISTANCE VARIETALE</u>	111
CHAPITRE I : EPIDEMIOLOGIE COMPAREE DES VIROSES A LA REUNION	112
1 - MATERIELS ET METHODES	112
2 - RESULTATS	112
2.1. La Striure	113
2.2. Le Stripe	114
2.3. La Mosaique	115

3 - DISCUSSION	115
CHAPITRE II : RESISTANCE A LA STRIURE	
1 - EVALUATION DE LA RESISTANCE AU MAIZE STREAK VIRUS CHEZ IRAT 297 EN CONDITIONS NATURELLES A LIGNE-PARADIS	121
1.1. Matériels et méthodes	121
1.2. Résultats	121
1.3. Discussion	122
2 - VARIABILITE DU "MAIZE STREAK VIRUS"	122
2.1. Matériels et méthodes	123
2.1.1. <i>Etude de la gamme d'hôtes</i>	123
2.1.2. <i>Etude du pouvoir infectieux de différents isolats sur l'hybride sensible de maïs INRA 508</i>	123
2.1.3. <i>Comparaison de l'effet pathogène de quelques isolats de MSV sur maïs sensible (INRA 508) et résistant (IRAT 297) à la Striure</i>	123
2.1.4. <i>Caractérisation sérologique de plusieurs isolats de MSV de la Réunion et comparaison avec quelques isolats de la zone tropicale à l'aide d'anticorps monoclonaux</i>	124
2.2. Résultats	124
2.2.1. <i>Etude de la gamme d'hôtes</i>	124
2.2.2. <i>Etude du pouvoir infectieux de différents isolats sur l'hybride sensible INRA 508</i>	125
2.2.3. <i>Comparaison du pouvoir pathogène de quelques isolats sur l'hybride sensible INRA 508 et le composite résistant IRAT 297</i>	125
2.2.4. <i>Caractérisation sérologique de plusieurs isolats de MSV de la Réunion et comparaison avec ceux d'autres pays de la zone tropicale à l'aide d'anticorps monoclonaux</i>	125
2.3. Discussion	126
3 - MISE AU POINT DES CRIBLAGES SOUS INFESTATIONS ARTIFICIELLES	128
3.1. Matériels et méthodes	128
3.1.1. <i>Mise au point des infestations artificielles</i>	128
3.1.2. <i>Etude du système de notation</i>	129
3.1.3. <i>Elaboration d'une note globale pour l'application au criblage variétal</i>	130
3.2. Résultats	130
3.2.1. <i>Mise au point des infestations artificielles</i>	130
3.2.2. <i>Etude du système de notation</i>	131
3.2.3. <i>Elaboration d'une note globale pour l'application aux familles</i>	131
3.3. Discussion	132
4 - EVALUATION DES DIFFERENTES SOURCES DE RESISTANCE A LA STRIURE	132
4.1. Matériels et méthodes	132
4.1.1. <i>Lignées résistantes</i>	132
4.1.2. <i>Essais internationaux IITA/CIMMYT</i>	133
4.2. Résultats	133
4.2.1. <i>Lignées résistantes</i>	133
4.2.2. <i>Essais internationaux IITA/CIMMYT</i>	134
4.3. Discussion	134
5 - MISE AU POINT DU SCHEMA DE TRANSFERT DE LA RESISTANCE	135
5.1. Matériels et méthodes	135
5.1.1. <i>Criblages des familles F2 pour le MSV</i>	135
5.1.2. <i>Amélioration du niveau de résistance d'IRAT 297</i>	135
5.1.3. <i>Criblage de F1 au cours du passage en F2</i>	136
5.2. Résultats	136
5.2.1. <i>Criblage des familles F2</i>	136

5.2.2. Amélioration du niveau de résistance d'IRAT 297	136
5.2.3. Criblage au cours du passage en F2	136
5.3. Discussion	137
6 - CONCLUSION	137
CHAPITRE III : RESISTANCES AUX VIROSES TRANSMISES PAR P. MAIDIS	140
1 - EVALUATION DE LA RESISTANCE AU MStpV, AU MMV ET A LEUR VECTEUR P. MAIDIS EN CONDITIONS NATURELLES A LIGNE-PARADIS	140
1.1. Matériels et méthodes	140
1.2. Résultats	140
1.2.1. Résistance au Stripe	140
1.2.2. Résistance à la Mosaique du maïs	141
1.2.3. Résistance à P. maidis	141
1.3 Discussion	141
2 - MISE AU POINT DES INFESTATIONS ARTIFICIELLES EN UNITE "INSECT-PROOF" ET ETUDE PRELIMINAIRE DE LA RESISTANCE A P. MAIDIS ET AU MStpV	142
2.1. Matériels et méthodes	142
2.1.1. Essai 1	142
2.1.2. Essai 2	143
2.2. Résultats	143
2.2.1. Essai 1	143
2.2.2. Essai 2	144
2.3. Discussion	145
3 - RECHERCHE DU GENOTYPE DE LA RESISTANCE AU MStpV CHEZ LE COMPOSITE IRAT 297	145
3.1. Matériels et méthodes	145
3.1.1. Importance de la résistance dans les descendances d'un croisement d'une variété sensible avec le composite IRAT 297	145
3.1.2 Génétique de la résistance dans IRAT 297	146
3.2. Résultats	146
3.2.1. Importance de la résistance dans les descendances du croisement de la variété sensible Tuxpeno avec le composite IRAT 297	147
3.2.2. Importance des taux de plants virosés et de plants sains dans les descendances des épis	147
3.2.3 Vitesse d'apparition et évolution des symptômes	148
3.3. Discussion	148
4 - CONCLUSION	149
IV : CONCLUSION	151
<u>CONCLUSION GENERALE</u>	153
<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>	155

INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION GENERALE

Avec plus de 481 millions de tonnes de production mondiale (FAO, 1986), le maïs est l'un des moteurs de la réussite agricole des pays industrialisés mais est également la base alimentaire de très nombreux pays, certains les plus pauvres du globe.

A l'image de ces disparités mondiales, les rendements ne cessent d'augmenter en zone tempérée alors qu'ils progressent difficilement en zone tropicale et particulièrement en Afrique où ils atteignent à peine une tonne à l'hectare.

Les dégâts occasionnés par les maladies et les ravageurs sont souvent plus graves en zone tropicale et accentuent ces différences. Les viroses sont une des principales causes des pertes en végétation.

L'origine virale de ces maladies a été soupçonnée très tôt, que ce soit en Afrique (FULLER, 1901) ou en Amérique (KUNKEL, 1921) mais la caractérisation des virus et de leur mode de transmission est encore à ce jour très incomplète.

L'impossibilité de lutte chimique contre ces agents pathogènes et son efficacité réduite à l'encontre des vecteurs mais aussi aux difficultés de son application en milieu paysan à faibles intrants, ont favorisé les recherches en vue d'une mise au point de variétés résistantes dans le cadre d'une lutte intégrée. Ces recherches ont débuté en Afrique australe pour la Striure (STOREY & HOWLAND, 1967), puis aux îles Hawaii pour la Mosaïque du maïs (BREWBAKER & AQUILIZAN, 1965).

Plus récemment, l'IITA a décidé de lancer un vaste programme de création de variétés résistantes au maïze streak virus (MSV) (SOTO *et al.*, 1982).

L'IRAT avait mis en évidence l'intérêt de la résistance d'une variété population de la Réunion "La Revolution" (LECONTE, 1974) et l'existence d'épidémies très importantes dues à plusieurs virus dans cette île de l'océan Indien (ETIENNE & RAT, 1973).

Lors d'une étude préliminaire, DELPUECH (1985) confirmait à la Réunion la présence de trois virus des plus importants sur le maïs en zone tropicale :

- le "maize streak virus" (MSV), agent de la Striure, présent dans toute l'Afrique mais aussi en Inde et en Océanie (fig. 10),
- le "maize stripe virus" (MStpV), agent du Stripe, maladie fréquente en Amérique mais présente également en Afrique, en Asie et même en Australie (fig. 11),
- le "maize mosaic virus" (MMV) agent de la Mosaïque du maïs présent en Afrique, en Amérique et en Inde (fig. 11).

Ces premiers résultats justifiaient l'implantation à la Réunion d'un programme de recherche pour la création de variétés multirésistantes.

Notre sujet de recherche s'inscrit dans ce cadre à l'interface d'un travail de virologie réalisé au CIRAD/Montpellier (PETERSCHMITT, 1988) et d'un travail d'amélioration variétale fait à la Réunion.

La transmission virale obligatoire par insecte nécessite un travail en trois étapes principales :

. Une étude de biologie et de dynamique des populations des vecteurs *Cicadulina mbila* (Naude, 1924) et *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1890) pour réaliser à terme des élevages de masse et des infestations artificielles.

. La compréhension des mécanismes de transmission virale pour l'obtention d'élevages d'insectes infectieux.

. Une connaissance de l'épidémiologie des maladies et de la résistance variétale pour la définition d'une stratégie de sélection.

Il était illusoire de vouloir mener à bien de façon exhaustive l'ensemble des thèmes développés pour les deux insectes et les trois virus. En s'appuyant sur les données acquises, certains aspects primordiaux pour la réussite du programme de création de variétés multirésistantes et nouveaux du point de vue scientifique ont été privilégiés. Il s'agit essentiellement de :

- l'influence de la température et des plantes hôtes sur la biologie des insectes,
- l'importance des variations saisonnières des densités de populations des vecteurs et d'intensité des maladies virales,
- la mise en évidence et la caractérisation d'un déterminisme génétique des mécanismes de transmission chez les insectes,
- la détermination de la résistance en conditions naturelles comme artificielles, et la reconnaissance de son héritabilité.

PREMIERE PARTIE : GENERALITES

CHAPITRE I : ZONE D'ETUDE

1 - SITUATION GEOGRAPHIQUE

L'île de la Réunion est située dans l'océan Indien à 800 km de Madagascar et 200 km de l'île Maurice par 55°32' de longitude est et 21°07' de latitude sud (fig. 1). Cette île volcanique est un édifice isolé, née vraisemblablement d'un "Paleo rift" (ROBERT, 1986). L'île culmine à plus de 3000 mètres d'altitude et couvre une surface de 2512 km².

2 - GEOLOGIE

L'île est constituée de deux massifs volcaniques accolés (fig. 2). Au nord ouest, le massif du piton des Neiges (3069 m) : émergé depuis 2,1 millions d'années, il n'est plus en activité depuis 30 000 ans. Ce massif est profondément entaillé par trois grandes dépressions, appelées cirques, dont l'origine est probablement un effondrement initial suivi d'une érosion très intense. Sur le flanc sud-est du premier, s'est formé il y a environ 0,5 millions d'années, le Piton de la Fournaise (2631 m). Ce "volcan bouclier" présente trois caldeiras d'effondrement. Son activité volcanique se poursuit encore actuellement essentiellement à l'intérieur de la troisième caldeira. Une zone de hautes plaines sépare ces deux massifs. Elle comprend la Plaine des Palmistes (964 m) et la Plaine des Cafres (1600 m). Les pentes générales sont faibles au sommet de l'île, s'accroissent aux altitudes moyennes (15 à 25 %) et s'affaiblissent à nouveau vers la Côte.

3 - LE CLIMAT

L'île bénéficie d'un climat tropical austral, caractérisé par une saison à tendance sèche et fraîche d'avril à octobre et une saison à tendance humide et chaude de novembre à mars, durant laquelle les risques cycloniques sont fréquents. Les températures varient essentiellement en fonction de l'altitude où un gradient de 0,5 à 0,6°C pour 100 mètres est observé (fig. 5).

L'île de la Réunion est soumise à un fort courant d'alizés très soutenus en saison fraîche qui déterminent trois régions : l'est-sud-est, région au vent par excellence, le nord et le sud, régions intermédiaires, et l'ouest qui ne reçoit aucun alizé. Deux courants de plus faible circulation, la brise et le foehn, sont d'origine locale et liés aux conditions insulaires (fig. 3).

Les précipitations sont surtout celles des alizés et celles des perturbations tropicales à l'origine du plus gros apport moyen annuel mais aussi du plus irrégulier. Les pluies d'alizés sont responsables de l'opposition des régions au vent très pluvieuse et sous le vent plutôt sèche. Les pluies cycloniques ont plutôt tendance à croître avec l'altitude. La pluviométrie est donc extrêmement variable allant du climat tropical semi-aride (Saint-Gilles-Les Bains, moins de 600 mm/an) à une pluviométrie annuelle moyenne record (11 m/an dans les Hauts de Sainte-Rose à 860 m) (fig. 4).

L'humidité relative reste toujours élevée, avec des minima de l'ordre de 50 %, l'abaissement de la température en altitude entraînant une quasi-saturation de l'air. L'insolation est très importante dans les régions côtières (près de 8 h/jour en moyenne), elle baisse en altitude à cause de la présence de formations nuageuses localisées (parfois moins de 5 h/jour).

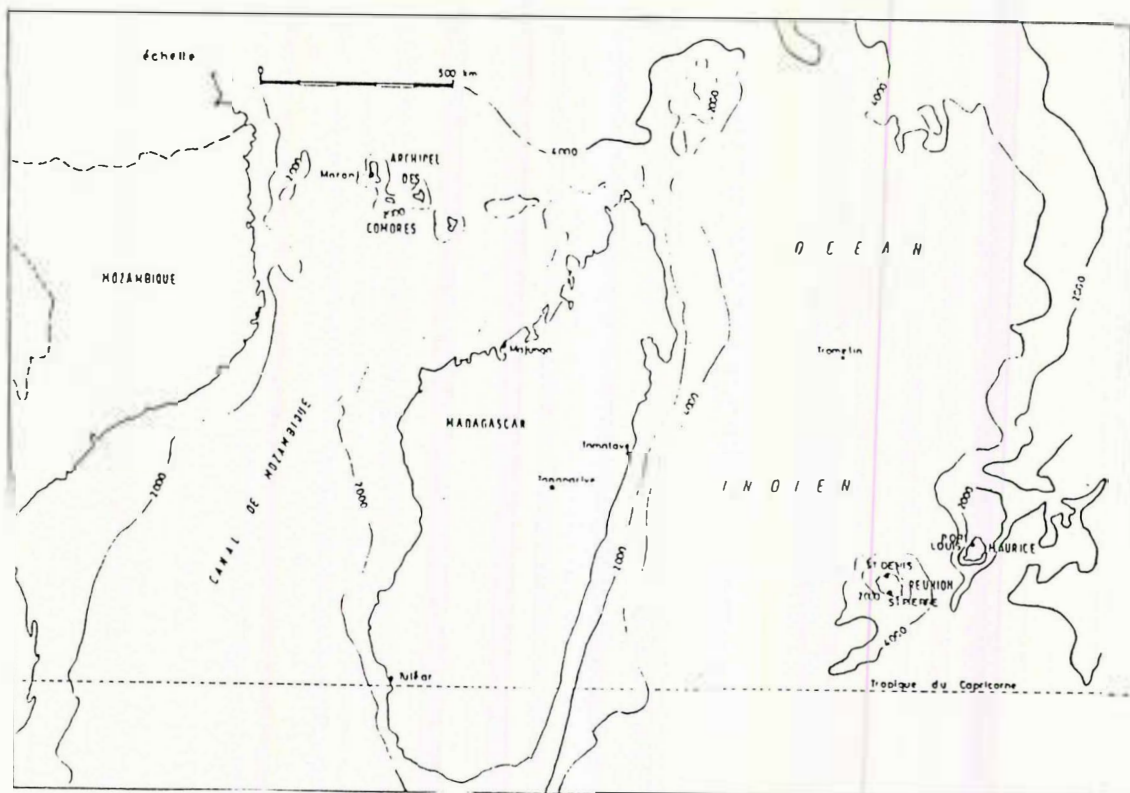


Fig. 1 : Carte de situation de l'île de la Réunion.

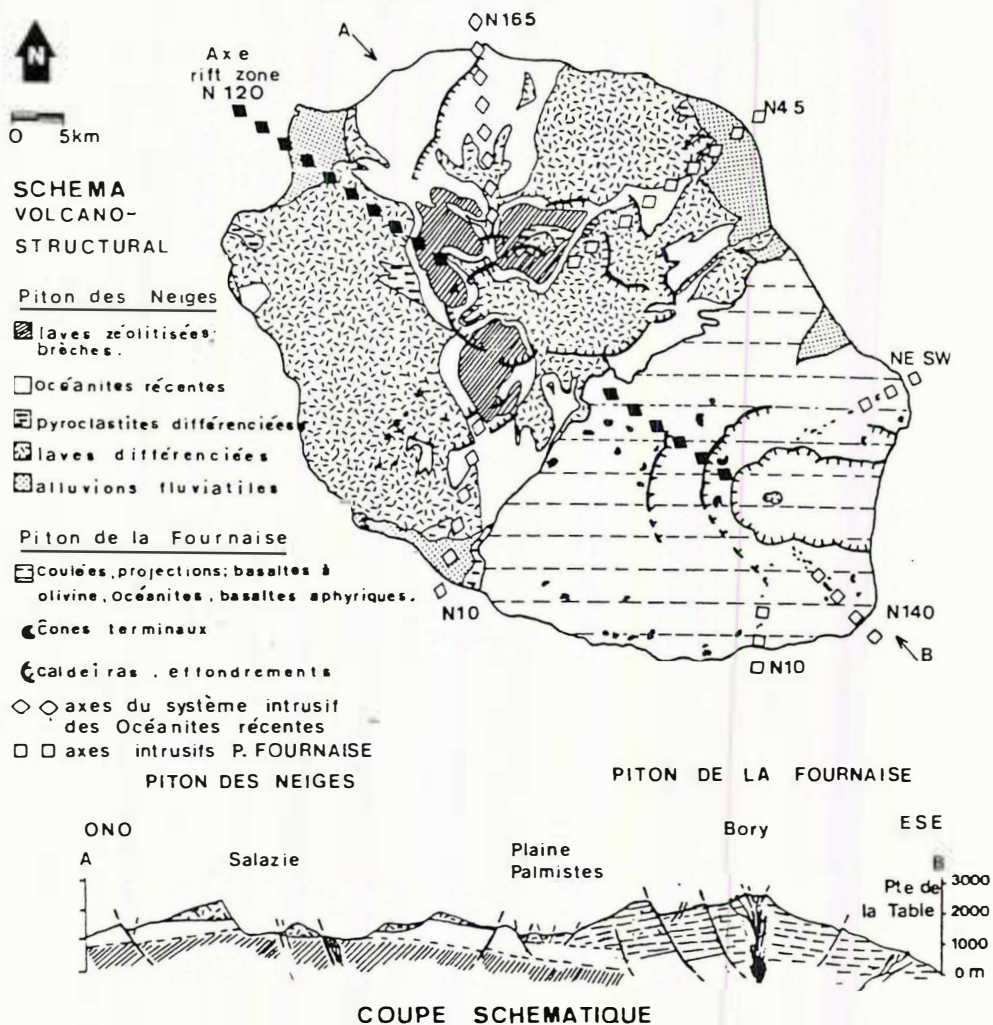


Fig. 2 : Carte et coupe volcano-structurale de l'île de la Réunion d'après CLERC (1987).

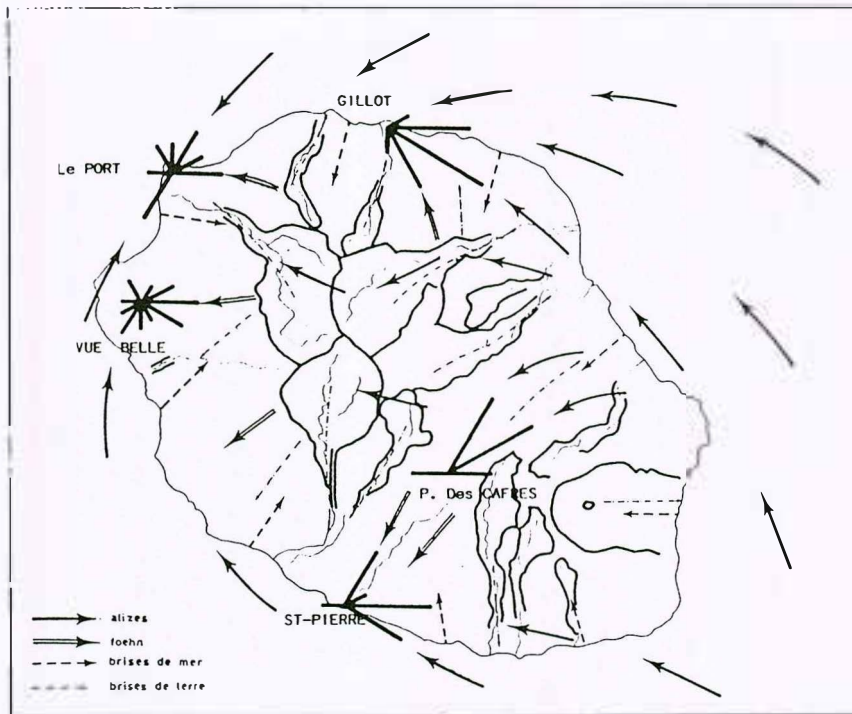


Fig. 3 : Carte de la ventilation à la Réunion (sur les roses des vents, ne sont indiquées que les directions où les observations sont supérieures à 5 %), d'après ROBERT (1985).

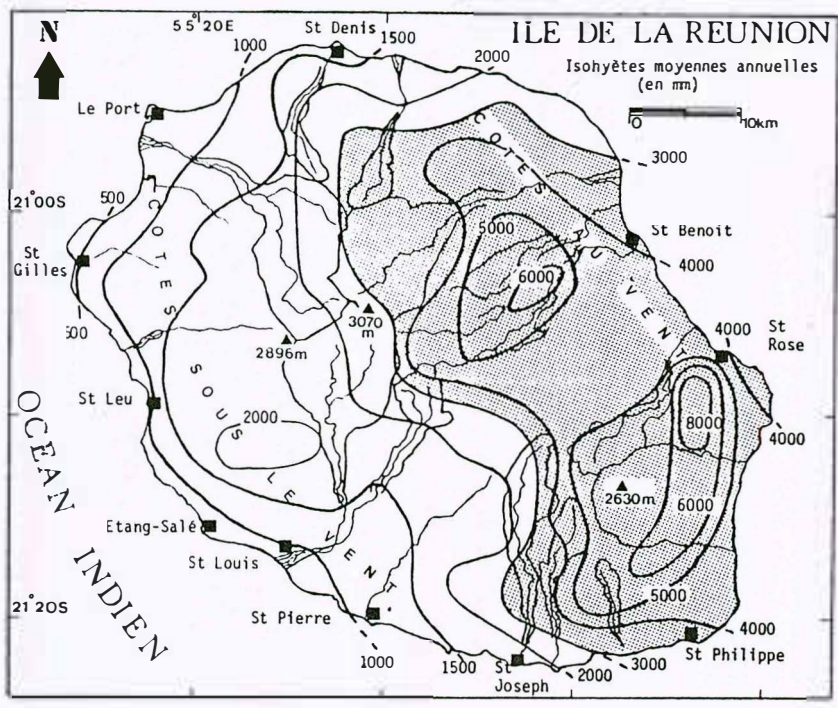


Fig. 4 : Carte des isohyètes moyennes annuelles de l'île de la Réunion d'après ROBERT (1985) et CLERC (1987).

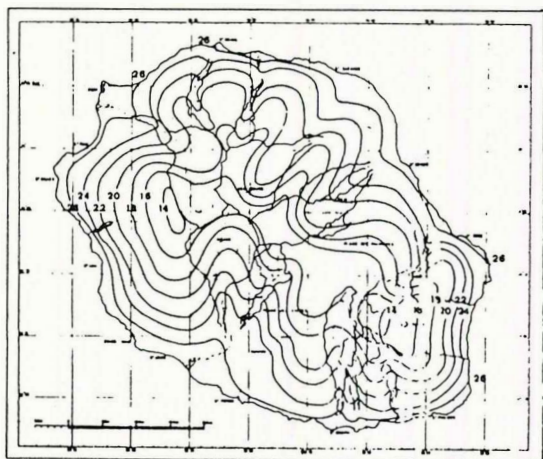


Fig. 5 a : Isothermes moyennes de Janvier

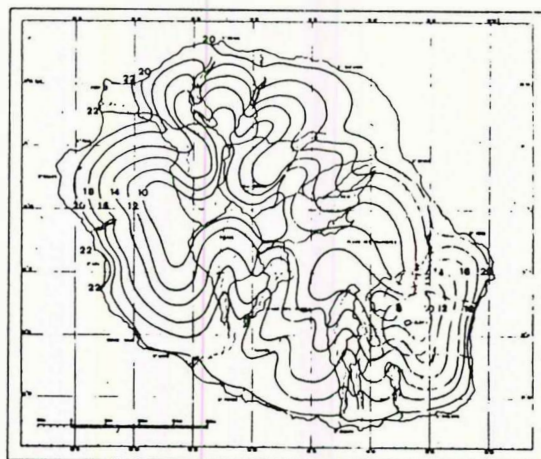


Fig. 5 b : Isothermes moyennes d'Août

.....son chaude (a) et la saison fraîche (b).

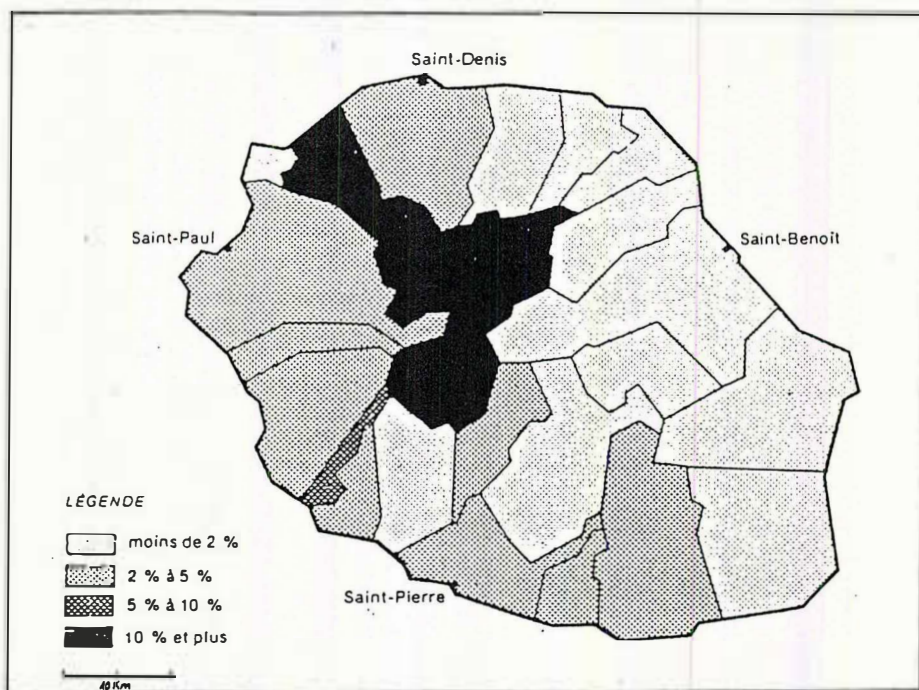


Fig. 6 : Part du maïs dans la surface agricole utile en 1981 à la Réunion.

4 - LES SOLS

D'origine volcanique à dominante basaltique, les sols de la Réunion ont subi une pédogénèse intense du fait du climat tropical.

Ils présentent des pH neutres à acides et sont généralement d'épaisseur réduite.

Dans la zone au vent, l'engorgement hydrique presque permanent aboutit essentiellement à la formation d'andosols perhydratés. Par contre, dans la zone sous le vent, les sols sont plus variés. En zone côtière, on trouve des sols ferralitiques et des sols peu évolués sur épandage grossier. Puis en fonction de l'augmentation de l'altitude, on a successivement :

- . des sols bruns ordinaires,
- . des sols bruns andiques,
- . des andosols non perhydratés,
- . des andosols perhydratés.

Le taux de matière organique varie également de 2 à 3 % dans les sols ferralitiques, à 10 % dans les sols bruns, et jusqu'à 30 % dans les sols bruns andiques et les andosols.

5 - L'AGRICULTURE REUNIONNAISE ET LA PLACE DU MAIS

La canne à sucre constitue depuis 1814 la principale culture de l'île. Elle occupe plus de la moitié de la surface cultivée (tableau I) et fournit environ 250 000 tonnes de sucre par an. Le géranium comme plante à parfum, la vanille ainsi que plus récemment des cultures maraîchères, fruitières et l'élevage représentent les autres activités agricoles de l'île.

Le maïs est cultivé partout dans l'île sur de petites surfaces mais surtout en altitude et dans les cirques où il ne subit pas la concurrence de la canne (fig. 6). Cette culture traditionnelle est peu intensifiée. Les semis sont réalisés généralement au début de la saison chaude mais le développement de l'irrigation permet des semis étalés tout au long de l'année. La durée du cycle des écotypes locaux, variant de 100 à 180 jours selon l'altitude et la saison, permet en zone littorale jusqu'à trois cycles par an.

Les rendements atteignent en moyenne deux tonnes par hectare. La production, difficilement quantifiable car en majorité autoconsommée, est estimée à environ 10 000 t. Les importations s'élèvent à plus de 50 000 t. L'extension de la culture, en culture pure, intercalée de canne à sucre, ou en rotation avec le géranium, pourrait être envisagée dans un contexte économique plus favorable et avec des variétés plus productives et résistantes aux viroses ou à l'helminthosporiose.

6 - IMPLANTATION DES SITES D'ESSAIS

Nous avons pu bénéficier du dispositif de l'IRAT/CIRAD-REUNION qui comprend quatre stations expérimentales (fig. 7) :

* La station centrale de Saint-Denis à la Bretagne. Certaines études sur la biologie de *Peregrinus maidis* (ASHMEAD) et de *Cicadulina mbila* (NAUDE) y ont été réalisées car elle bénéficie d'équipements entomologiques importants dont cinq chambres climatiques.

* Les stations de Colimaçons (800 m) et Petite-France (1400 m) dans les Hauts de l'ouest. Petite-France est en zone forestière d'altitude et bénéficie d'une pluviométrie moyenne faible par rapport aux zones au vent d'altitude comparable. On y conduit principalement des travaux sur les fourrages, le géranium, la pomme de terre et le maïs de moyenne altitude. L'essai d'épidémiologie comparée a été mené sur une même parcelle bordée de prairies de kykuyu (*Pennisetum clandestinum*).

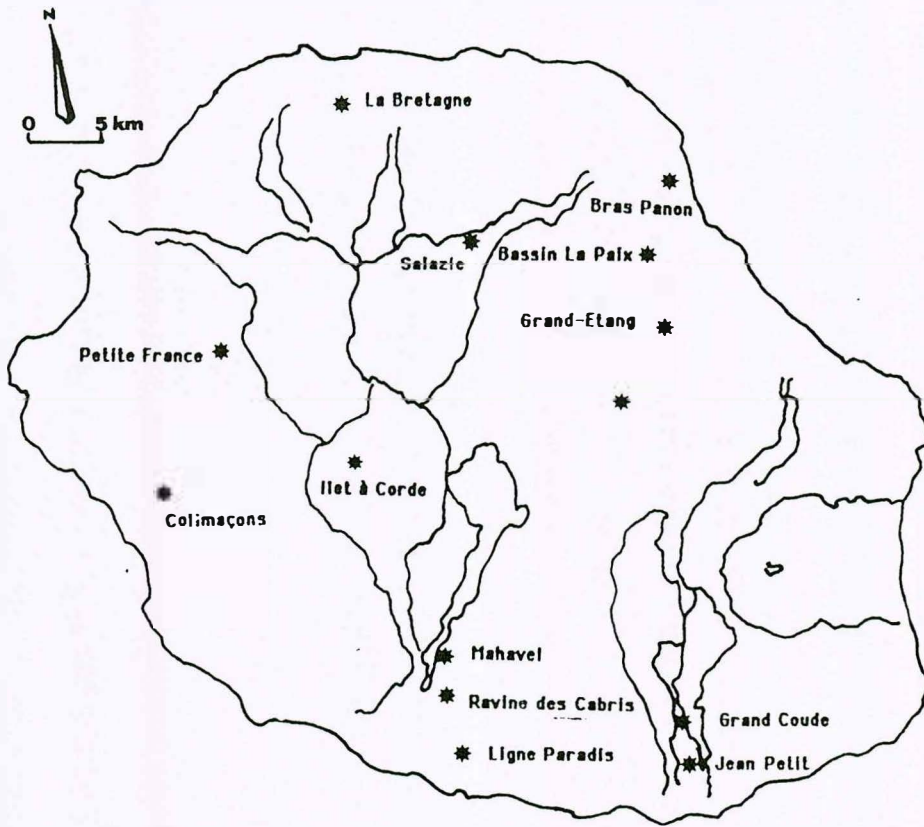


Fig. 7 : Localisation des sites d'essais.

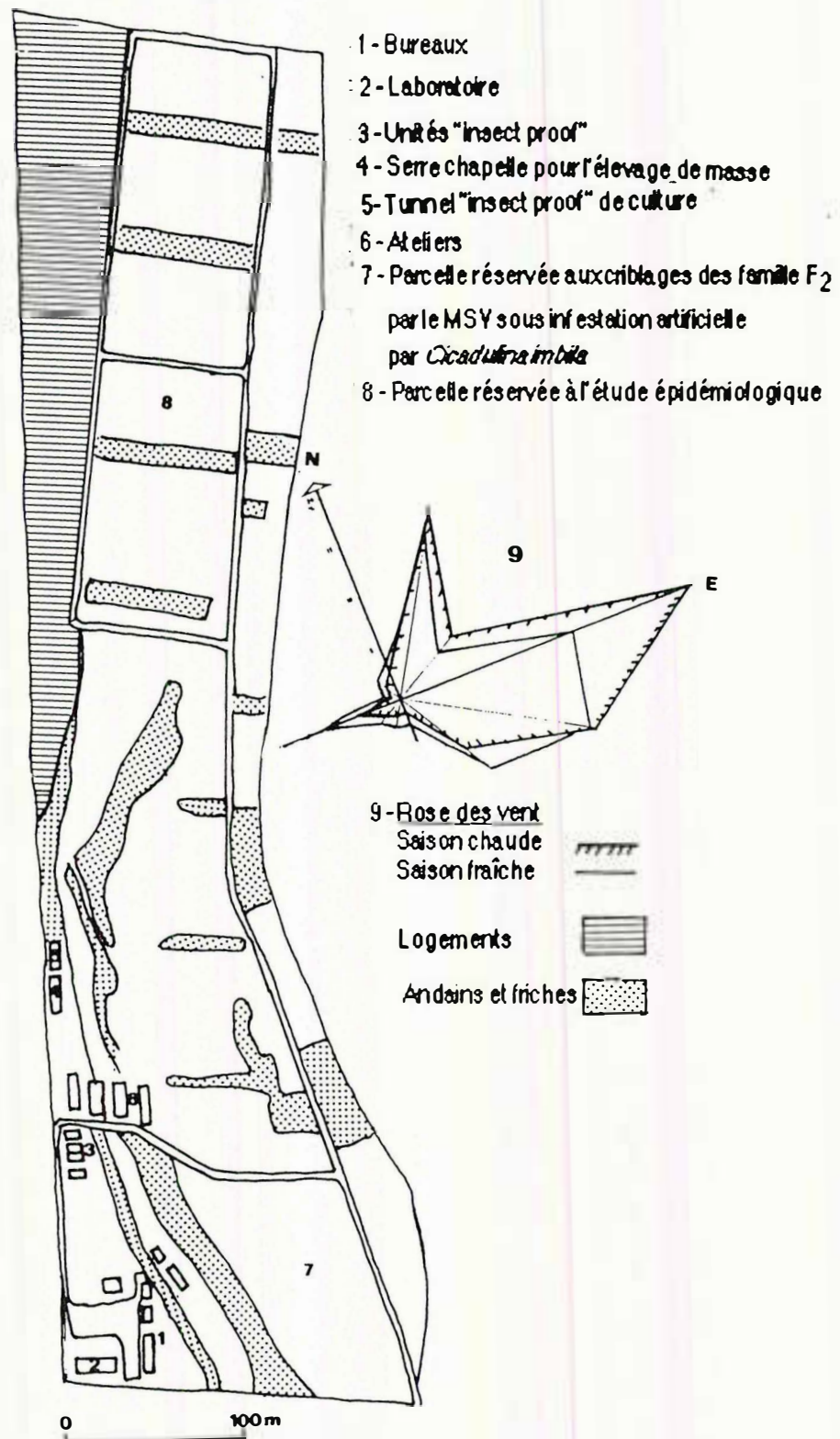


Fig. 8 : Plan général de la station de Ligne Paradis et dispositif des installations et des parcelles expérimentales.

* La station de Saint-Pierre à Ligne-Paradis (160 m). Elle est située sur le périmètre irrigué du Bras de la Plaine, dans la zone de culture de la canne à sucre. La majeure partie de notre travail a été réalisée dans cette dernière car l'ensemble de l'équipe de recherche sur le maïs y est basé. Toutes les constructions nécessaires à notre programme (bâtiment d'élevage d'insectes, tunnel de culture, unités "insect-proof") ont été aménagées sur cette station.

Les travaux d'épidémiologie, d'infestations artificielles et de sélection pour la résistance aux viroses ont été répartis sur l'ensemble de l'exploitation qui présente une superficie totale de 14 ha (fig. 8).

D'autre part, pour connaître la distribution géographique des espèces de *Cicadulina*, des captures ont été réalisées dans les essais de culture fourragère situés dans la zone au vent. Il s'agit de (fig. 7) :

- Bras-Panon (100 m)
- Bassin La Paix (250 m)
- Grand-Etang (500 m)
- Plaine des Palmistes (1100 m)

Les populations de *Peregrinus maidis* pour les études de transmission et de biologie ont été récoltées dans les différentes zones de l'île et tout particulièrement à :

- Ravine des Cabris (200 m)
- Salazie (300 m)
- Mahavel (350 m)
- Jean Petit (400 m)
- Grand Coude (1000 m)
- Ilet à Corde (1100 m)

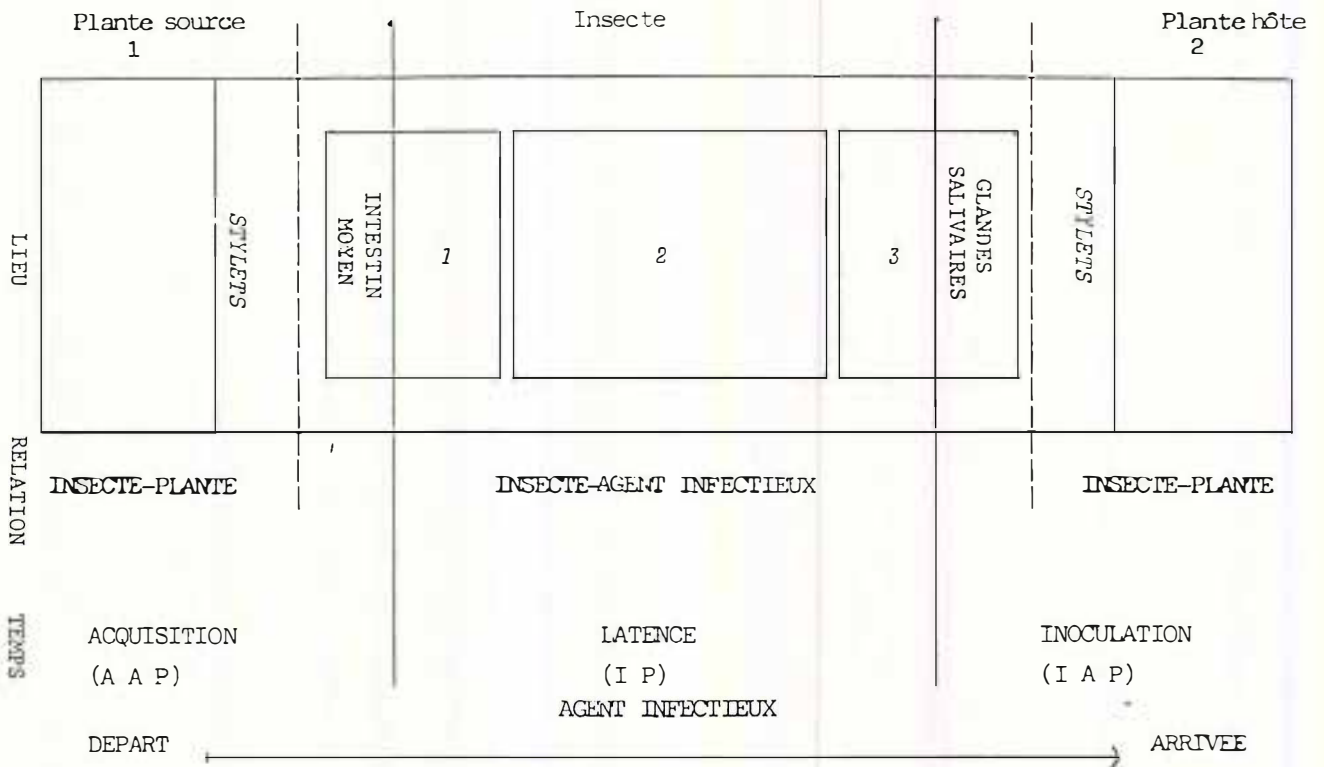


Figure 9 : Schéma du processus infectieux

CHAPITRE II : LA TRANSMISSION PAR INSECTES VECTEURS

1 - GENERALITES ET DEFINITIONS

L'étude des processus biologiques intervenant lors du cycle de transmission doit être replacée dans son contexte spatio-temporel.

Mettant en jeu trois organismes (l'insecte, l'agent infectieux et la plante), le déroulement d'une transmission peut être étudié séparément en fonction du temps (acquisition, latence, inoculation) et du lieu (insecte, plante) ou du complexe mis en cause (insecte-plante, insecte-virus, voir même plante-virus) (fig. 9). Des interactions plus ou moins complexes sont en jeu et plusieurs définitions de base doivent être rappelées, voire complétées et précisées, pour bien suivre le cheminement de notre étude.

1.1. Le cycle de transmission

C'est le suivi du processus infectieux en fonction du temps où l'on peut distinguer plusieurs phases selon LECLANT (1968) :

- La période d'acquisition est la phase durant laquelle l'insecte acquiert l'agent infectieux, généralement en s'alimentant sur une plante infectée. L'acquisition peut être également réalisée par voie ovarienne lors de la formation des oeufs ou même artificiellement par injection directe dans la cavité générale. L'agent infectieux ayant atteint la cavité générale de l'insecte, celui-ci est alors porteur ; nous le qualifions de virulifère dans le cas de la transmission d'un virus.

- La période de latence commence immédiatement après l'acquisition. Dans le cas des agents infectieux circulants, c'est la durée du passage nécessaire à l'agent infectieux dans le corps du vecteur pour que ce dernier devienne infectieux. On peut considérer qu'elle est achevée lorsque la concentration du pathogène dans les glandes salivaires est suffisante pour assurer l'inoculation.

- La période d'inoculation est la phase durant laquelle le vecteur contamine une plante saine par piqûre infectieuse, c'est-à-dire la durée nécessaire pour l'introduction de l'agent infectieux dans des tissus végétaux réceptifs et l'infection de la plante qui en résulte.

- La période d'incubation dans la plante s'étend de l'inoculation à l'apparition des premiers symptômes.

- La période de rétention dans l'insecte est la durée pendant laquelle le vecteur demeure infectieux.

1.2. Mode de transmission

Différents modes de transmission ont été définis selon la nature des relations entre l'agent infectieux et son vecteur.

HARRIS (1979) sépare les virus circulants des non circulants.

Le mode non circulant se caractérise par l'absence totale d'une période de latence et la faible persistance du pouvoir infectieux. Il n'y a pas non plus de transmission transtadiale. Deux catégories doivent être distinguées dans ce mode (SYLVESTER, 1954) :

- les non-persistants chez lesquels l'agent infectieux est acquis dans les cellules épidermiques et véhiculé uniquement au niveau des stylets,

- les semi-persistants où l'agent infectieux peut également atteindre le canal alimentaire antérieur mais avec une rétention plus longue du pouvoir infectieux. L'augmentation de la durée du repas d'acquisition ne réduit pas la probabilité de transmettre (ces virus sont principalement acquis dans le phloème).

Les agents infectieux transmis selon le mode circulant nécessitent une période de latence dans leur vecteur avant que celui-ci puisse les transmettre.

Lorsque l'existence d'une multiplication de l'agent infectieux au sein du vecteur est démontrée, on parle alors de mode circulant multipliant (BLACK, 1959).

1.3. Spécificités de la transmission

Dans une même population d'une espèce vectrice, seuls certains individus peuvent transmettre. Cette potentialité à transmettre un agent infectieux est due à une relation spécifique entre celui-ci et le vecteur. On parlera de capacité intrinsèque de transmission pour une population de vecteurs et on qualifiera les individus d'actifs ou d'inactifs.

Un insecte actif ne peut être infectieux que si toutes les conditions nécessaires pour exprimer sa potentialité à transmettre sont réunies.

Pour caractériser l'ensemble des conditions défavorables, amenuisant l'expression de la capacité intrinsèque de transmission d'une population, on parlera d'inefficacité circonstancielle.

1.4. Transmissions verticale et horizontale

Un vecteur peut devenir virulifère, soit :

- en ayant reçu l'agent infectieux avant l'éclosion et l'on parlera de transmission verticale. Son origine peut être paternelle (transmission par le sperme) ou maternelle (transmission ovarienne).

- en l'acquérant au cours de sa vie (le plus souvent par voie alimentaire) ; on parlera alors de transmission horizontale.

La transmission verticale par la femelle est définie conformément à BURDORFER (1984) par le taux d'infection ovarienne et le taux d'infection filiale qui correspondent respectivement au pourcentage de femelles donnant le virus à leur descendance et au pourcentage d'infections dans les descendances.

Cette précision est nécessaire par rapport au terme de transmission transovarienne utilisé par de très nombreux auteurs.

En effet, celui-ci est le pourcentage de transmission de l'ensemble d'une descendance d'une population de vecteurs avant acquisition alimentaire. Différents phénomènes interfèrent dans l'obtention de ce résultat comme la capacité intrinsèque de transmission de la population, le taux d'infection ovarienne et le taux d'infection filiale. Cette donnée a donc une valeur essentiellement épidémiologique.

Lors de la transmission par le sperme, mise en évidence chez les moustiques, l'infection se réalise soit lors de la fécondation des oeufs soit se généralise préalablement dans le corps de la femelle qui transmet ensuite par voie ovarienne (LEAKE, 1984).

Dans le cas d'une transmission ovarienne, TESH (1984) considère deux types de femelles :

- femelle à infection stable ("stabilized females") dont l'infection des cellules germinales (oogonia) assure une infection de toute la descendance.

L'agent infectieux peut alors être transmis par héritage maternel cytoplasmique, de génération en génération.

- femelle à infection variable ("no stabilized female"), l'infection intervient alors au niveau de la formation des ovocytes. Il en résulte une infection aléatoire des oeufs et le taux d'infection filiale est souvent faible.

1.5. Barrières à la transmission

Plusieurs barrières à la transmission, réduisant la capacité intrinsèque de transmission d'une population, ont déjà été quelque peu identifiées, essentiellement pour la transmission horizontale.

La différence entre un insecte infectieux et un non infectieux est généralement due à sa relation spécifique insecte-virus. Pour la transmission selon le mode persistant et multipliant, cette relation s'effectue principalement au cours de la période de latence. Durant cette phase, trois barrières à la transmission peuvent être définies :

1. Barrière à la pénétration dans la cavité générale de l'insecte,
2. Barrière à la multiplication de l'agent infectieux,
3. Barrière à la migration et à la pénétration jusqu'aux sites d'inoculation.

1.5.1. Barrière à la pénétration dans la cavité générale

Après acquisition alimentaire, le cheminement des particules virales a été détecté pour plusieurs virus. Chez *Agallia constricta* Van Duzee, le Wound tumor virus (WTV) est présent 4 jours après acquisition dans la chambre filtrante, après 12 jours dans l'hémolymphe et seulement après 16 jours dans les glandes salivaires (SINHA, 1963). Présentant une période de latence plus courte, le Wheat striate mosaic virus (WSMV) met quatre jours pour infecter le canal alimentaire, cinq jours pour l'hémolymphe et six pour les glandes salivaires (SINHA & CHIYKOWSKI, 1967).

STOREY (1933) fut le premier à mettre en évidence l'existence d'un blocage de la pénétration du virus dans la cavité générale de l'insecte. Par piqûres localisées dans l'abdomen, il rend des insectes inactifs infectieux, probablement en perçant l'intestin. La perméabilité relative de l'intestin peut varier selon la physiologie du vecteur. Cette propriété de l'intestin semble contrôlée génétiquement, comme le montre STOREY (1932) pour *C. mbila* où un gène dominant détermine la perméabilité intestinale, seule barrière à la transmission du MSV.

Le passage des particules virales est donc a priori un phénomène physiologique actif. Ainsi chez les Glossines, la capacité de passage des trypanosomes à travers l'intestin est liée à l'affinité des parasites pour une surface particulière des tissus de l'insecte. L'intestin moyen possède un épithélium bordé de villosités. Par microscopie électronique, l'incorporation des trypanosomes au cytoplasme cellulaire par phagocytose a été observée à ce niveau (MOLYNEUX, 1984). SINHA (1963) observe aussi une chute de la transmission avec l'âge. Elle est due à une baisse de la perméabilité intestinale chez *A. constricta*.

Les techniques d'injection permettent d'identifier indirectement l'importance de cette barrière dans la capacité intrinsèque de transmission. Ainsi, chez *P. maidis*, la transmission du "maize sterile stunt virus" (MSSV), rhabdovirus présent en Australie, passe de 10 à 70 % après injection. La nécessité d'une période de latence montre que la dose est suffisamment faible pour que la multiplication reste

obligatoire (GREBER, 1971). Le manque d'affinité entre virus et cellule de l'intestin moyen pourrait expliquer 60 % des échecs de transmission.

1.5.2. Barrière à la multiplication de l'agent infectieux

Chez les cicadelles et pour certains virus, la multiplication virale dans les insectes vecteurs est élevée. REDDY & BLACK (1972) montrent que, injectés dans l'insecte à la dose de 10^4 virions, 10^9 particules de WTV sont retrouvées dans *A. constricta* après 14 jours de latence. Des dosages plus précis réalisés sur des cultures cellulaires de son vecteur prouvent que les quantités de WTV doublent toutes les 58 minutes pendant la période de croissance exponentielle (BLACK, 1984). Les sites de multiplication du virus dans le vecteur sont variés. Les récentes observations au microscope électronique montrent qu'ils sont généralement nombreux, comme pour le MMV chez *P. maidis*, (KITAJIMA & COSTA, 1982) et que les infections sont systémiques.

L'absence totale de multiplication chez certains individus non infectieux d'espèces vectrices n'a pas été mise en évidence, alors que celle-ci est courante chez les espèces non vectrices testées expérimentalement (MARKAM *et al.*, 1984 ; GORDON *et al.*, 1985).

Par contre, une multiplication faible et localisée est souvent considérée comme une cause de non-transmission (FREITAG, 1969 ; MARAMOROSCH *et al.*, 1969). Par exemple, pour la transmission du "southistle yellow vein virus" (SYVV), le puceron *Macrosiphum euphorbiae* L. est un vecteur peu actif comparé à *Hyperomyzus lactucae* L. Le SYVV provoque une infection plus limitée des tissus de *M. euphorbiae* et sa replication est également plus lente et plus faible que chez *H. lactucae* (BEHNCKEN, 1971).

1.5.3. Barrière à la migration et à la pénétration jusqu'aux sites d'inoculation

Son existence est suspectée par PALIWAL (1968) qui a remarqué certains insectes contenant encore suffisamment de virus mais cessant de transmettre. Cette barrière se situerait au niveau des glandes salivaires (MARAMOROSCH *et al.*, 1969). L'absence totale de particules virales dans les glandes salivaires de certains insectes confirme l'existence d'un passage sélectif à ce niveau (BEHNCKEN, 1973).

Dans les populations d'espèces vectrices comme *Laodelphax striatellus* Fallén, (CAGIAGLI *et al.*, 1985), *P. maidis* (FALK & TSAI, 1985), *Perkinsiella sacharricida* Kirk., (FRANKI *et al.*, 1986) beaucoup d'insectes non infectieux contiennent d'importantes concentrations de virus détectées à l'aide de la technique sérologique ELISA. Ces résultats montrent la fréquence de ce blocage chez les espèces vectrices de la famille des Delphacidae.

2 - LA TRANSMISSION DU "MAIZE STREAK VIRUS" (MSV)

C'est un virus à transmission obligatoire par insecte vecteur, car tous les essais de transmission mécanique ont échoué. Expérimentalement, l'infection du maïs a néanmoins pu être réalisée par électroendosmose (POLSON & VON VECHMAR, 1980) ou par transfert du génome viral par l'intermédiaire d'*Agrobacterium tumefaciens* (GRIMSLEY *et al.*, 1987).

Actuellement, dans le genre *Cicadulina*, 11 espèces vectrices de virus ont été recensées (tableau II). Le MSV est transmis uniquement par huit espèces appartenant toutes à ce genre (WEBB, 1987).

La première espèce vectrice recensée, *C. mbila* (NAUDE) (STOREY, 1924) est considérée comme le vecteur principal de la Striure (ROSE, 1983).

STOREY (1924, 1928, 1932, 1938, 1939) a étudié très en détail son mode de transmission. Tous les stades larvaires peuvent transmettre et ne perdent pas leur pouvoir infectieux au cours des mues. Il existe une période de latence et le pouvoir infectieux persiste généralement jusqu'à la mort de l'insecte,

Tableau II : Espèces vectrices du genre *Cicadulina* d'après WEBB (1987)

Vecteur	Agent infectieux	Distribution	Références
<i>C. latens</i> Fennah	Maize streak virus	Afrique	NIELSON, 1968
<i>C. parazeae</i> Ghuri	Maize streak virus	Afrique	NIELSON, 1968
<i>C. storeyi</i> China (= <i>C. triangula</i> Ruppel)	Maize mottle	Afrique	NIELSON, 1968
	Maize mottle chlorotic stunt	Afrique	ROSSEL & THOTTAPPILLY, 1983
	Maize streak virus	Afrique	NIELSON, 1968 DABROWSKI, 1985
<i>C. arachidis</i> China	Maize streak virus	Afrique	DABROWSKI, 1987
<i>C. similis</i> China	Maize streak virus	Afrique	DABROWSKI, 1987
<i>C. ghaurii</i> Dabrowski	Maize streak virus	Afrique	DABROWSKI, 1987
<i>C. mbila</i> Naude	Maize mottle	Afrique	NIELSON, 1968
	Maize streak virus	Afrique	NIELSON, 1968
	Maize streak virus	Inde	RAYCHAUDHURI, 1977
	Eastern wheat striate	Inde	RAYCHAUDHURI, 1977
<i>C. chinai</i> Ghuri	Maize leaf gall	Afrique	MARAMOROSCH, 1961
	Ragi disease (millet)	Inde	JACKSON, 1981
<i>C. bipunctata</i> (Melichor)	Ragi disease (millet)	Inde	JACKSON, 1981
	Maize streak virus	Afrique	NIELSON, 1968
	Maize mottle	Afrique	NIELSON, 1968
	Sugar-cane streak	Afrique	AMMAR, 1983
	Maize/rice leaf gall	Afrique, Philippines	MARAMOROSCH, 1961
<i>C. bimaculata</i> (Evans)	Maize wallaby ear	Australie	GRYLLS, 1979
	Maize/rice leaf gall	Australie	GRYLLS, 1979
	Maize wallaby ear	Australie	GREBER, 1983
<i>C. pastusae</i> Ruppel & Delong	Cereal chlorotic mottle	Australie	GREBER, 1983
	Cereal dwarf	Amérique du Sud	CALVACHE, 1975
		Amérique du Sud	CALVACHE, 1975

ce qui caractérise une transmission selon le mode circulant.

La période minimale d'acquisition est très courte (5 secondes) alors qu'environ 10 minutes sont nécessaires pour l'inoculation.

Le MSV peut également envahir les tissus du mésophylle ; aussi, par une simple piqûre d'essai, la cicadelle peut-elle ingérer du virus alors que seules les piqûres d'alimentation atteignant le phloème pourraient être infectieuses (STOREY, 1938).

La durée de la période de latence est variable selon la température, son minimum étant de 6 h (STOREY, 1938 ; OKOTH, 1985).

Les durées des différentes phases du cycle de transmission du MSV ont été comparées pour diverses espèces et populations de *Cicadulina* au Nigéria, mais aucune différence significative n'a été mise en évidence.

La réalisation du processus infectieux dans un temps très court permet expérimentalement de déterminer aisément la capacité intrinsèque de transmission. Celle-ci est très variable selon les espèces et populations. 25 % seulement des *C. mbila* originaires du Nigéria sont vecteurs du MSV (OKOTH, 1985) alors que STOREY (1925) et DELPUECH (1985) en dénombrent 60 % dans les populations de Tanzanie et de la Réunion.

Dans une même zone géographique, OKOTH (1985) observe 32 % d'actifs chez *C. triangula*, alors que 48 % sont annoncés par DABROWSKI (1985) chez cette même espèce.

Pour la première fois, STOREY (1932) a montré que la capacité intrinsèque de transmission a un déterminisme génétique. Celui-ci, chez *C. mbila*, est dû à un gène dominant lié au chromosome sexuel. Ainsi, un insecte est actif parce que son intestin moyen est perméable aux particules virales (STOREY, 1938).

Pour *C. storeyi* (China) (= *C. triangula*, Ruppel), le taux supérieur de vecteurs chez les femelles et l'obtention de 78 % de transmission par la descendance de femelles actives (DABROWSKI, 1986) montrent qu'un mécanisme similaire peut être en jeu.

3 - LA TRANSMISSION DU "MAIZE STRIPE VIRUS" (MStpV)

P. maidis est le seul vecteur connu du MStpV. *Dalbulus maidis*, (GINGERY et al., 1979), *Sogatella kolophon* et *Toya sp.* (GREBER, 1981) n'ont pu transmettre le virus en conditions artificielles.

LASTRA & CARBALLO (1985) n'ont réussi une transmission mécanique que sur la variété de maïs doux "lochief". Les symptômes obtenus sont très atténués par rapport à ceux résultant d'une inoculation par le delphacide.

La transmission du MStpV par *P. maidis* nécessite des durées d'acquisition, d'incubation et d'inoculation assez longues (tableau III).

Une acquisition alimentaire de quatre heures peut suffire pour rendre *P. maidis* virulifère mais les taux d'insectes infectieux augmentent fortement avec la durée d'acquisition (TSAI & ZITTER, 1982 ; AMMAR et al., 1987).

La durée de la période de latence est beaucoup plus importante, en moyenne de 11 jours (TSAI & ZITTER, 1982) à 18 jours (VARON DE AGUDELO & MARTINEZ LOPEZ, 1983). Par la technique ELISA, les nucléoprotéines du MStpV ne sont pas détectées dans *P. maidis* 5 jours après l'acquisition alimentaire alors qu'après 12 jours, elles sont mises en évidence dans plus de 47 % des insectes. L'existence d'une multiplication virale explique en partie la durée de la période de latence.

Enfin, l'inoculation peut être réalisée après un séjour d'une heure de l'insecte sur une plante sensible (GREBER, 1981) mais là encore des temps plus longs semblent en général nécessaires (GINGERY et al., 1981).

Les pourcentages d'insectes infectieux sont très variables selon les auteurs (tableau III). Ces différences peuvent être dues à l'origine des populations ; ainsi les *P. maidis* originaires d'Hawaii, transmettent plus efficacement le MStpV que ceux de Floride (AMMAR et al., 1987).

Tableau III: Caractéristiques du cycle de transmission du Maize stripe virus et du Maize mosaïque virus

Virus	Auteurs	Origine géographique de P. maidis	DUREE DU CYCLE DE TRANSMISSION				Efficacité de transmission (en %)	Temps apparition des symptômes (en jours)
			Acquisition AAP	Latence	Inoculation	Rétention		
MMV	CARTER, 1941	Hawaï (E.U.)	1-5 j	11-29 j			34,5	4-20
	MAC EVEN & Al., 1967	Hawaï (E.U.)	+4 h	14-31 j	+6 h			
	HEROLD & MUNZ, 1965	Vénézuéla	1 j				5	
	HEROLD, 1972	Vénézuéla						
	MIGLIORI & LASTRA, 1981	Guadeloupe (F.)		16-28 j			12 (Larves) 21 (Adultes)	
	BRADFUTE & TSAI, 1983	Floride (E.U.)	4-6 j	9-28 j		1-31 j		
	TRUJILLO & Al., 1978	Vénézuéla		12-20 j (Fine) 14-22 j (Coarse)			8-21	12-22
	AUTREY, 1980	Maurice	48 h	9 j (Fine) 12j Coarse Broken	+15 mm		2-12 (Adultes) 2-24 (Larves)	+6
	KULKARNI, 1973	Kenya					0-5	6-10j
	DELFUECH I., 1985	Réunion (F)					18-32	8
AMMAR & Al., 1987	Floride (E.U) Hawaï (E.U)					35		
MStpV	TSAI & ZITTER, 1982	Floride (E.U.)	4h-96h	11j(+5j)		1-40 j 14j(Larves) 5j(Adultes)	17-70 65 (Larves) 47 (Adultes)	
	VARON DE AGUDELO, MARTINEZ LOPEZ, 1983	Férou	48-72 h	18 j (14-24j)				11 (4-24)
	AMMAR & Al., 1987	Floride (E.U) Hawaï (E.U)					16-40 88	6
	GINGERY & Al., 1979	Floride (E.U)	4-7j	7-14 j	3-4 j		50	3-5
	GREBER, 1981	Australie	+ 4 h	8-12 j	+ 1 h		24	6(4-10)
	DELFUECH I., 1985	Réunion (F)		14-18 j			3-20	9-17
	TRUJILLO & Al., 1978	Vénézuéla					12-15	12-22

L'influence du stade de l'insecte peut également être importante, les larves semblant plus efficaces que les adultes (TSAI & ZITTER, 1982). La présence concomitante du MMV dans l'insecte modifie aussi la transmission du MStpV, en allongeant la période de latence et en réduisant le taux de transmission et de multiplication du virus (AMMAR *et al.*, 1987).

D'autre part, le pouvoir infectieux est persistant mais la transmission peut être intermittente selon TSAI et ZITTER (1982), alors que GREBER (1981) observe au contraire sa constance durant toute la période de rétention.

L'existence de la transmission transovarienne doit être prise en compte. GINGERY *et al.* (1981) observent que 58 % de la descendance de 9 femelles virulifères qui peuvent transmettre sans acquisition alimentaire. TSAI & ZITTER (1982) donnent des taux plus faibles variant de 6 à 33 %, le séjour continu des insectes en continu sur plants virosés permettant d'augmenter ce taux.

4 - LA TRANSMISSION DU "MAIZE MOSAIC VIRUS" (MMV)

P. maidis est également le seul vecteur connu du MMV. En Australie, il transmet aussi le "maize sterile stunt virus" (MSSV), un deuxième rhabdovirus infectant le maïs (GREBER, 1982). En Iran, un troisième rhabdovirus, l'"iranian maize mosaic virus" (IMMV) vient d'être découvert sur maïs. Il est par contre transmis par *Ribautodelphax notabilis* (Log.) (ISADPANAM *et al.*, 1983).

Les durées du cycle de transmission du MMV sont assez proches de celles du MStpV et quelques divergences existent également selon les auteurs (tableau III). La période minimale d'acquisition est de 4 h (MAC EVEN *et al.*, 1967), la période de latence est en moyenne supérieure à 10 jours et la période minimale d'inoculation de plus de 15 minutes (AUTREY, 1980).

L'efficacité de transmission du MMV dans une même population de *P. maidis* dépend de nombreux facteurs comme le stade larvaire ou l'âge des adultes. Ainsi les deux premiers stades larvaires ne peuvent acquérir le virus. La réalisation du cycle de transmission durant les stades larvaires ultérieurs, permet une augmentation des taux de transmission des populations selon AUTREY (1980) alors que BRADFUTE & TSAI (1983) observent l'inverse. La période de rétention du pouvoir infectieux est extrêmement variable selon les insectes (BRADFUTE & TSAI, 1983). La transmission peut être intermittente. Elle baisse avec le vieillissement de l'insecte. Aussi, seuls quelques insectes transmettent-ils jusqu'à la mort (CARTER, 1941).

D'autre part, les taux de transmission des populations de *P. maidis* sont variables selon leurs origines géographiques. Souvent inférieurs à 10 % dans les Mascareignes (AUTREY, 1980 ; DELPUECH, 1985), en Afrique de l'Est (KULKARNI, 1973) et en Amérique du Sud (HEROLD, 1972 ; TRUJILLO *et al.*, 1978), ils sont beaucoup plus élevés à Hawaï (CARTER, 1941 ; AMMAR *et al.*, 1987) et en Floride (FALK & TSAI, 1985 ; AMMAR *et al.*, 1987) où ils atteignent 40 %. HEROLD & MUNZ (1967) ont mis en évidence une infection à 50 % des populations naturelles de *P. maidis* au Vénézuéla par un virus de 54 nanomètres de diamètre qui est absent par contre dans les populations originaires d'Hawaï. Ces auteurs supposent que ce virus serait responsable de la baisse du taux de transmission.

Tableau IV : Durée totale de développement de *Cicadulina mbila* sur maïs, en fonction de la température (photopériode : 14 : 10) d'après VAN RENSBURG (1982 a).

Température (°C)	Mâle			Femelle		
	23	25	28	23	25	28
Durée totale moyenne (j)	37,21	26,47	23,67	37,96	25,97	23,55
Intervalle mini maxi	31 - 44	23 - 28	21 - 27	33 - 45	23 - 31	20 - 27
Effectifs totaux (n)	47	32	12	51	32	22

Tableau V : Durée totale de développement de *Cicadulina mbila* sur blé, en fonction de la température (photopériode : 12 : 12) d'après ROSE (1973 a).

Température (°C)		17,3	18,0	20,2	21,5	23,1	25,0	26,0	27,2	28,5	30,0
Mâle	m	74,5	73,4	48,9	46,9	40,0	29,4	29,5	26,5	22,6	19,0
	n	16	17	58	63	50	17	48	102	101	30
Femelle	m	76,7	73,5	50,6	47,8	41,5	31,1	29,5	27,4	22,7	21,0
	n	9	6	48	40	58	8	28	84	78	20

m = Durée totale moyenne (j)
n = Effectif total de l'échantillon

CHAPITRE III : LES MATERIELS

1 - LES VECTEURS

1.1. Cicadulina mbila (Naude, 1924)

1.1.1. Taxonomie et répartition

Appartenant aux Homoptères, sous-ordre des Auchenorrhynques, famille des Cicadellidae, le genre *Cicadulina* est classé dans la sous-famille des Deltocephalinae. Cette sous-famille, des plus évoluées selon la phylogénie, contient le plus grand nombre d'insectes vecteurs de viroses.

Récemment, par souci de simplification, HAMILTON (1982) a réduit le nombre de sous-familles de plus de 60 à 10. Le genre *Cicadulina* serait alors dans la sous-famille des Aphrodinae sous-tribu des Deltocephalini.

Ce genre a également été revu à plusieurs reprises récemment (RUPPEL, 1965 ; WEBB, 1987) et de nouvelles espèces ont été décrites, portant leur nombre à 35. Celles-ci sont caractérisées par une paire de taches circulaires de couleur noire sur la face supérieure du vertex. Les clés de détermination sont basées sur la morphologie des génitalia mâles.

Ce genre a une distribution pantropicale. Le nombre important d'espèces recensées, surtout dans la région éthiopienne suggère son origine africaine d'où il se serait dispersé sur les autres continents. Ainsi, VAN RENSBURG (1983) répertorie 23 espèces en Afrique et dans les îles de l'océan Indien, et seulement 3 en Inde, 2 en Australie, 1 aux îles Fidji et 2 sur le continent américain.

C. mbila a été décrite par NAUDE (1924) sous le nom de *Balclutha mbila* puis renommée par CHINA (1928). Elle est largement distribuée en Afrique, dans l'océan Indien et en Inde jusqu'en URSS (fig. 10). Selon ROSE (1973), les populations de *C. mbila* comprennent d'ailleurs de grandes proportions d'insectes aptes aux vols à longues distances.

1.1.2. Description

Les oeufs sont déposés sous l'épiderme du limbe foliaire au niveau de la nervure centrale. D'une longueur moyenne de 0,77 millimètres, ils sont d'un blanc hyalin (planche I). Deux points rouges sont visibles sur le pôle antérieur au cours de l'incubation.

De l'oeuf à l'adulte, l'insecte franchit cinq stades larvaires. Au cours de ceux-ci, la couleur des larves passe du blanc crème au jaune pâle ; les yeux sont noirs. Certaines larves peuvent présenter une tache dorsale noire à un ou plusieurs stades. Les ébauches alaires sont observables au quatrième stade (VAN RENSBURG, 1982).

Les adultes, d'environ 3 mm de long, ont une tête jaune ornée des deux points caractéristiques du genre, l'ensemble du corps étant jaune vert clair. Deux bandes noires sur les élytres leur donnent un aspect caractéristique, rayé noir et jaune (planche I) (DELPUECH, 1985).

1.1.3. Biologie et comportement à différentes températures

ROSE (1973), puis successivement DAMSTEEGT (1980, 1984), VAN RENSBURG (1982) et OKOTH (1985), ont étudié le cycle de *C. mbila* à différentes températures.

* **Durée de développement**

La durée d'incubation des oeufs augmente fortement quand la température baisse. De 6 jours

Tableau VI : Plantes hôtes du "maize streak virus"
ou de son vecteur (*Cicadulina mbila*)

	<i>C. mbila</i>			Références
	MSV	P	R	
<u>Oryzeae</u>				
<i>Oryza sativa</i> (L.)	+	+		ROSE, 1973 b
<u>Festucoideae</u>				
* Festuceae				
<i>Lolium multiflorum</i> Lam	+			DAMSTEEGT, 1983
<i>Lolium perenne</i> L.	+			DAMSTEEGT, 1983
<i>Lolium subulatum</i> Vis.	+			GORTER, 1953
<i>Vaseyochloea multinervosa</i>	+			DAMSTEEGT, 1983
* Glycerieae				
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br.	+			DAMSTEEGT, 1983
* Triticeae = Hordeae				
<i>Aegilops cylindrica</i> Host	+		+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Aegilops triaristata</i> Willd.	+		+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Aegilops triuncialis</i> L.	+		+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Agropyron repens</i> (L.) Beauv.	+			DAMSTEEGT, 1983
<i>Agropyron sibiricum</i> (Sw.) Beauv.	+			
<i>Hordeum vulgare</i> L.	+		+	GORTER, 1953
<i>Triticum aestivum</i> L.	+		+	VAN RENSBURG, 1982 b
<i>Triticum turgidum</i> L.	+			GORTER, 1953
<i>Trigidum vulgare</i> Vill.	+			GORTER, 1953
* Aveneae				
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	+			DAMSTEEGT, 1983
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	+			DAMSTEEGT, 1983
<i>Avena fatua</i> L.	+		+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Avena sativa</i> L.	+		+	STOREY, 1925 ; ROSE, 1973 b
* Phalarideae				
* Stipae				
<u>Chloridoideae</u>				
* Eragrostidaee				
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> Willd.	+			STOREY & MAC LEAN, 1930

(Hochst. ex Rich) Stapf				+	ROSE, 1973
<i>Digitaria decumbens</i> Stent				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Digitaria didactyla</i> Willd.				+	AUTREY & RICAUD, 1983
<i>Digitaria eriantha</i> Sced				+	STOREY, 1925
<i>Digitaria horizontalis</i> Willd.				+	STOREY, 1925
<i>Digitaria longiflora</i> (Retz.) Pers.				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Digitaria marginata</i> Link				+	STOREY, 1925
<i>Digitaria milangiana</i> (Rendle) Stapf				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Digitaria ternata</i> Stapf				+	STOREY, 1925
<i>Digitaria timorensis</i> (Kunth.) Bal.				+	AUTREY & RICAUD, 1983
<i>Diplachne eleusine</i> Nees				+	STOREY & MAC LEAN, 1930
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Beauv.				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Echinochloa polystachya</i> (HBK) Hitchc.				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Panicum bergii</i> Arech				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Panicum hallii</i> Vasey				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Panicum maximum</i> Jacq.				+	MAC LEAN, 1947 ; ROSE, 1973b
<i>Panicum miliaceum</i> L.				+	STOREY, 1925
<i>Panicum texanum</i> Buckl.				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Panicum virgatum</i> L.				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Paspalum alium</i> Chase				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Paspalum notatum</i> Fluegge				+	MAC LEAN, 1947
<i>Paspalum scrobiculatum</i> L.				+	MAC LEAN, 1947
<i>Paspalum urvillei</i> Steud.				+	ROSE, 1973 b
<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov.				+	DAMSTEEGT, 1983 ; ROSE, 1973b
<i>Pennisetum purpureum</i> Schumach.				+	ROSE, 1973 b
<i>Pennisetum typhoides</i> (Burm.) Stapf et Hubb.				+	SETH et al., 1971
<i>Setaria faberi</i> Herrm.				+	
<i>Setaria homonyma</i> (Steud.) Chiov.				+	ROSE, 1973 b
<i>Setaria italica</i> (L.) Beauv.				+	SETH et al., 1972
<i>Setaria pallidifusca</i> (Schumach.) Stapf et Hubb.				+	ROSE, 1973 b
<i>Setaria sp. Cf. sphacelata</i>				+	ROSE, 1973 b
<i>Setaria verticillata</i> (L.) Beauv.				+	STOREY & MAC LEAN, 1930
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.				+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Stenotaphrum dimidiatum</i> (L.) Brongt				+	ANONYME, 1976
<i>Urochloa helopus</i> Stapf				+	STOREY, 1925
<i>Urochloa panicoides</i> Beauv.				+	GORTER, 1953 ; ROSE, 1973 b
<i>Urochloa trichopus</i> (Hochst.) Stapf				+	ROSE, 1973 b
<i>Trichachne californica</i> (Benth.) Chase				+	ROSE, 1973 b

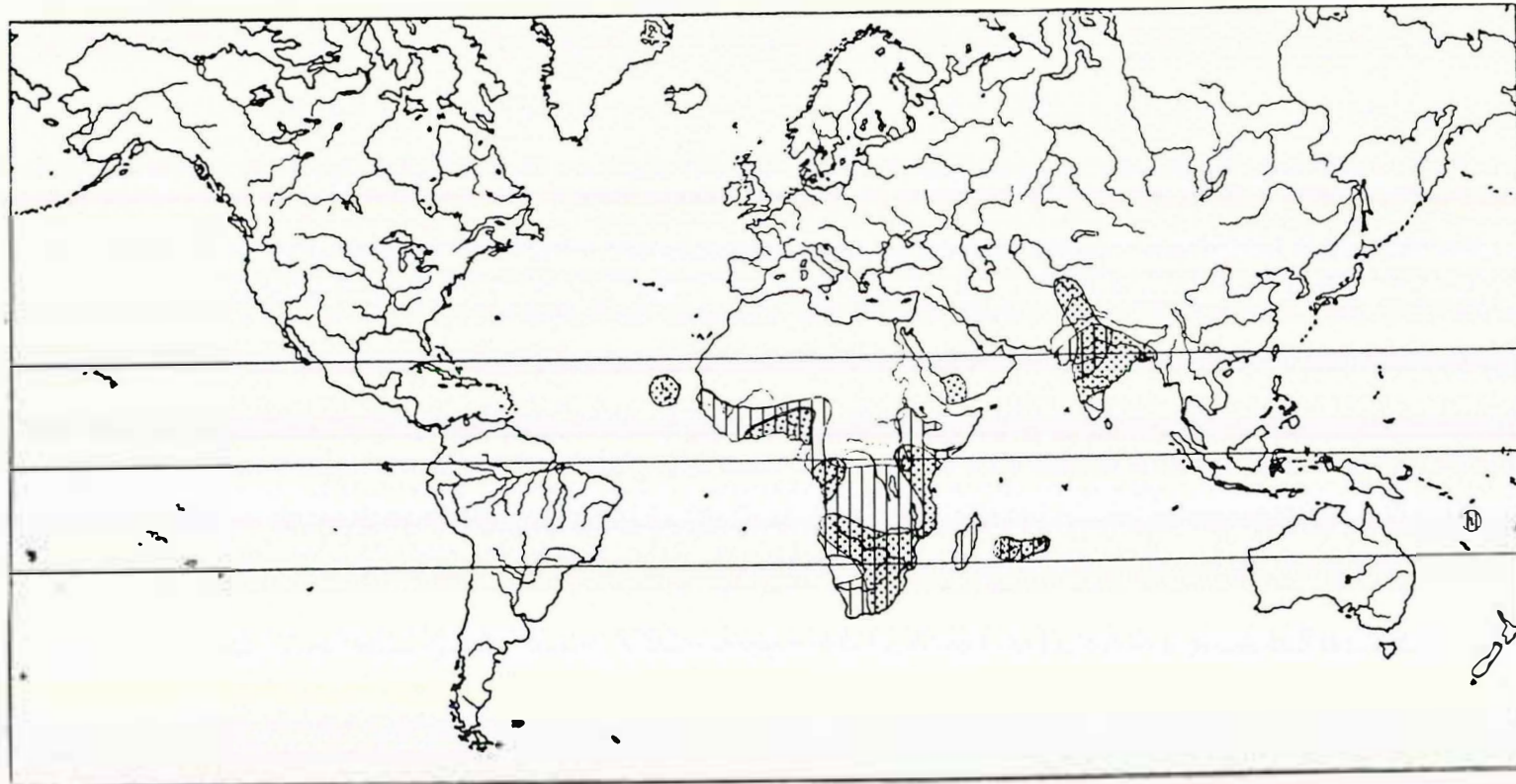
<i>Eleusine coracana</i> (L.) Gaertn.	+	+ SETH <i>et al.</i> , 1972
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	+	+ DAMSTEEGT, 1983 ; ROSE, 1973b STOREY, 1925
<i>Eleusine africana</i> J. Kennedy - O'Byrne	+	+ ROSEb, 1973 STOREY, 1925
<i>Eragrostis aspera</i> Ness.	+	
<i>Eragrostis curvula</i> (Schrad.) Nees	+	GORTER, 1953 STOREY, 1924
<i>Eragrostis ciliaris</i> Link	+	
<i>Eragrostis abyssinica</i> Schrad.	+	GORTER, 1953 STOREY, 1925
<i>Eragrostis porosa</i> Nees	+	
<i>Leptochloa virgata</i> (L.) Beauv.	+	
* Chlorideae		
<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr.	+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Chloris argentina</i> (Hack) Lillo et Parodi	+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Chloris cucullata</i> Brisch	+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Chloris gayana</i> Kunth	+ +	ROSE, 1973b
<i>Chloris radiata</i> (L.) Sw.	+	
<i>Chloris submutica</i> (L.)	+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Chloris virgata</i> Sw.	+	GORTER, 1953
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Cynodon plectostachyus</i> (K. Schum) Pilger	+	
<i>Trichloris crinita</i> Lay	+	+ DAMSTEEGT, 1983
<i>Trichloris pluriflora</i> Fourn.	+	+ DAMSTEEGT, 1983
<i>Schedonnardus paniculatus</i> (Nutt) Trel	+	DAMSTEEGT, 1983
* Sporoboleae		
<i>Sporobolus pyramidalis</i> Beauv.	+	DAMSTEEGT, 1983
* Zysieae		
<i>Tragus racemosus</i> Hall.	+	STOREY & MAC LEAN, 1930
Panicoideae		
* Paniceae		
<i>Brachiaria eruciformis</i> (J.E. Smith) Griseb	+	AUTREY & RICAUD, 1983
<i>Brachiaria reptans</i> (L.) Gardner et Hubb.	+	RICAUD & FELIX, 1978
<i>Cenchrus echinatus</i> L.	+	RICAUD & FELIX, 1978
<i>Digitaria abyssinica</i>		

Andropogonoideae

* Andropogoneae

<i>Andropogon gerardi</i> Vitman	+	+ DAMSTEEGT, 1983
<i>Andropogon halii</i>	+	+ DAMSTEEGT, 1983
<i>Bothriochloa alta</i> (Hitchc.) Menn	+	+ DAMSTEEGT, 1983
<i>Cymbopogon citratus</i> Stapf	+	STOREY & MAC LEAN, 1930
<i>Cymbopogon contortus</i> (L.) Beauv.	+	
<i>Cymbopogon distans</i> (Nels) Watts	+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Cymbopogon schoenanthus</i> (L.) Spreng.	+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Hyparrheria rufa</i> (Nees) Stapf	+	+ DAMSTEEGT, 1983
<i>Imperata araudinacea</i> Cyr	+	STOREY, 1925
<i>Rottbellia exaltata</i> L.f. (= <i>R. cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton	+	STOREY & MAC LEAN, 1930 STOREY, 1925
<i>Saccharum officinarum</i> L.	+	
<i>Schizachrium scoparium</i> (Michx.) Nash	+	+ DAMSTEEGT, 1983
<i>Sorghastrum nutans</i> (L.) Nash	+	+ DAMSTEEGT, 1983
<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench.	+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	+	+ DAMSTEEGT, 1983
<i>Sorghum miliiforme</i>	+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Sorghum nervosum</i> Bess. ex Schult.	+	
<i>Sorghum plumosum</i>	+	DAMSTEEGT, 1983
<i>Sorghum sudanense</i> (Piper) Stapf	+	+ ROSE, 1973 b DAMSTEEGT, 1983
<i>Sorghum versicolor</i>	+	
<i>Sorghum vulgare</i> (Pers.) Fiori et P.	+	DAMSTEEGT, 1983
* Maydae		
<i>Coix lacryma jobi</i>	+	RICAUD & FELIX, 1978
<i>Euchlaena mexicana</i> Schrad.	+	STOREY, 1925
<i>Tripsacum andersonii</i> Gray	+	ROSE, 1973 b
<i>Tripsacum bravum</i> Gray	+	ROSE, 1973 b
<i>Zea luxurians</i>	+	ROSE, 1973 b
<i>Zea mays</i> L. subsp <i>mays</i>	+	+ ROSE, 1973 b
<i>Zea mays</i> L. subsp <i>mexicana</i>	+	ROSE, 1973 b
<i>Zea mays</i> L. subsp <i>parviglumis</i>	+	ROSE, 1973 b

P = présence R = reproduction





Cicadulina mbila 
Maize streak virus 

Fig. 10 : Répartition géographique du "Maize streak virus" et de son vecteur principal *Cicadulina mbila*.

seulement à 31°C, elle passe à 11 jours à 23°C (VAN RENSBURG, 1982), pour atteindre 35 jours à 15°C (ROSE, 1973). Mais les oeufs peuvent encore se développer après un passage prolongé à 5°C (DAMSTEEGT, 1980).

La durée du développement larvaire varie également en fonction de la température (tableaux IV, V). Les différents stades larvaires ont des durées de développement assez proches, sauf celle du dernier stade qui est plus longue .

Ainsi, les durées totales de développement (de l'oeuf à l'adulte) sont très variables selon les températures. ROSE (1973) calcule des équations déterminant la durée de développement en fonction de la température alors que VAN RENSBURG (1982) propose uniquement des Rm. Les études sur différentes espèces de *Cicadulina* (ROSE, 1973 ; AMMAR, 1977 ; OKOTH, 1985) ne mettent pas en évidence des différences appréciables de vitesse de développement interspécifiques aux températures usuelles (entre 23°C et 28°C).

* Importance de la mortalité

La survie durant le développement larvaire baisse avec la température : elle est de 70 % à 25°C, de 60 % à 28°C, alors qu'à 31°C, aucune larve n'atteint le stade larvaire dans les expériences de VAN RENSBURG (1982). ROSE (1973) a obtenu un cycle complet de *C. mbila* à 30,5°C. La température létale pour le développement de *C. mbila* doit donc être légèrement supérieure à celle-ci.

Aux températures plus basses, la longévité augmente également. A 10°C, elle reste supérieure à celle à 25°C (DAMSTEEGT, 1984). Les températures très basses (3,5°C) provoquent une mortalité plus faible que les températures élevées (31°C) (VAN RENSBURG, 1982).

A 25°C, ROSE (1973) observe 50 % de mortalité 14 jours après la mue imaginaire, alors que VAN RENSBURG (1982) trouve des durées de vie plus élevées (23 jours pour les mâles et 28 jours pour les femelles).

STOREY (1928) a noté une longévité d'une femelle et d'un mâle, respectivement de 111 et 116 jours.

* Fécondité

L'accouplement est possible deux jours après la mue imaginaire de la femelle. La durée de la période de pré-oviposition est d'autant plus courte que la température est élevée ; à 15°C, elle est de 12 jours alors qu'à 28°C elle est seulement de 4 jours (ROSE, 1973). Les résultats de VAN RENSBURG (1982) sont similaires (5 jours à 28°C) alors que OKOTH (1985) donne des durées plus élevées pour 2 populations de *C. mbila* du Nigéria : 10 et 11 jours à 26 °C.

Selon ROSE (1973), la fécondité est maximale à 28°C, la ponte journalière maximale se situant entre 8 et 15 jours après le début de l'oviposition, les femelles pouvant pondre jusqu'à leur mort. La moyenne journalière serait d'environ 10 oeufs alors que sur la même plante (blé) et à la même température (28°C), VAN RENSBURG (1982) donne une moyenne beaucoup plus faible de 2 oeufs par jour avec un maximum au 15ème jour.

Le taux d'éclosion est d'environ 96 %. Les jeunes femelles produisent significativement plus de mâles (VAN RENSBURG, 1982). Les femelles vierges pondent également mais plus tardivement et les oeufs non fertiles ne peuvent éclore. Chez *C. bipunctella zea*, AMMAR (1977) note une baisse du taux d'éclosion chez les pontes des femelles âgées.

1.1.4. Plantes hôtes

C. mbila n'a été recensée que sur des Poacées. Dans cette famille, la polyphagie de l'insecte a été révélée (tableau VI) par le nombre élevé d'espèces présentant des symptômes de Striure dont il est le vecteur principal. Comme le montre ROSE (1973), toutes les plantes sensibles au Streak ne peuvent pas forcément assurer la multiplication de l'insecte et inversement des plantes résistantes au virus s'avèrent d'excellentes plantes hôtes. Dans le tableau, sont regroupées toutes les espèces végétales où, soit *C. mbila* a été observée, soit des symptômes de Striure ont été diagnostiqués. Malgré le biais

PLANCHE I

Photo 1 : Jeune adulte et larve de stade V de *C.mbila* sur une feuille de mil (X 8)

Photo 2 : Mâle et femelle de *C. mbila* (vue ventrale) (photo A. RIVAL).

A : Femelle,
B : Mâle (X 27)

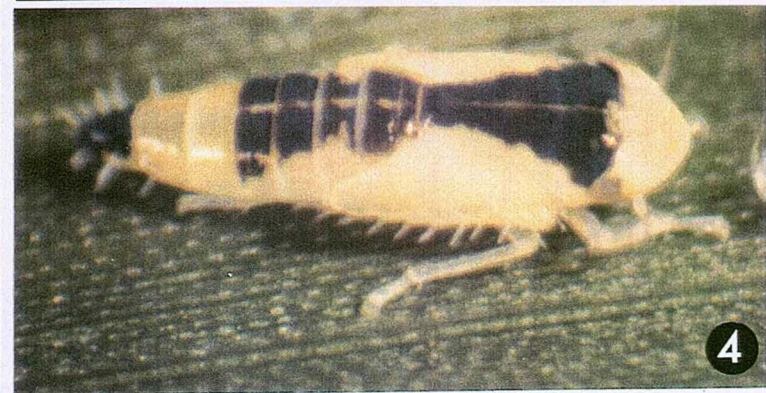
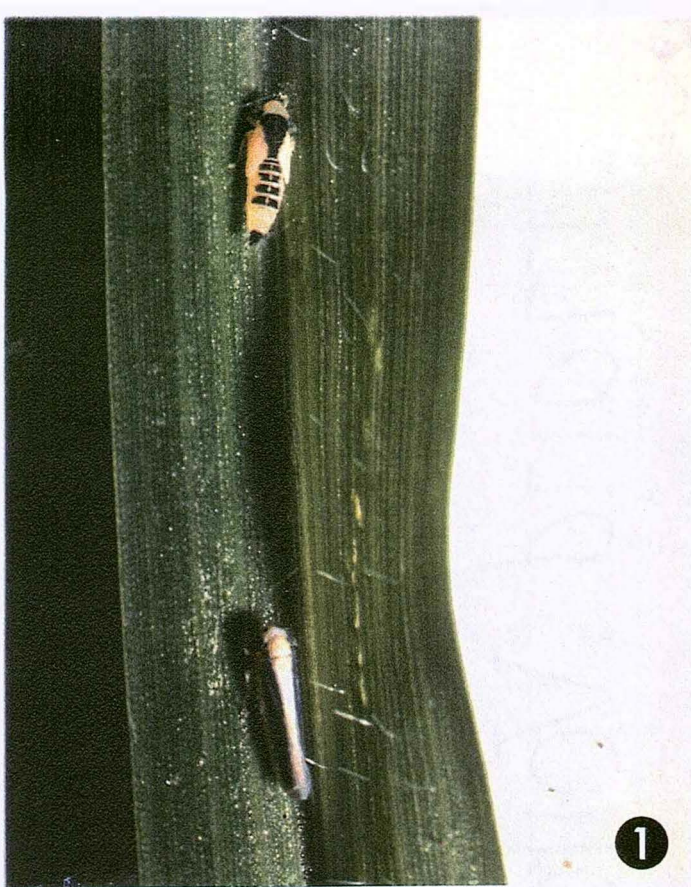
Photo 3 : Adulte de *C. mbila* (vue dorsale) (X 20)

Photo 4 : Larve de stade V (X 20)

Photo 5 : Larve de stade I de *C. mbila* (X 27)

Photo 6 : Oeuf de *C. mbila* en fin d'incubation (X 30)

Photo 7 : Plant de maïs de la variété INRA 508 atteint par la Striure (Photo I. DELPUECH)



qu'apporte cette deuxième série d'observations, le nombre important de données bibliographiques permet de connaître les affinités alimentaires de l'insecte. *C. mbila* peut s'alimenter et se reproduire chez des espèces appartenant aux principales sous-familles et tribus des Poacées. Sa préférence semble plus marquée pour les Paniceae, avec 36 espèces présentant des symptômes de Striure et 15 pouvant assurer sa reproduction. Les données acquises sur les hôtes permettant le développement ou la reproduction de l'insecte concernent surtout les espèces végétales les plus abondantes et représentant un risque épidémique en tant que réservoir important de vecteurs. Celles-ci sont soit des céréales cultivées comme le blé (VAN RENSBURG, 1982) ou le mil (SETH *et al.*, 1971), soit des plantes fourragères comme le kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) (ROSE, 1973) et d'autres plantes pérennes pouvant éventuellement assurer le maintien des vecteurs pendant les périodes défavorables (DAMSTEEGT, 1983).

Des études comparatives d'hôtes en conditions contrôlées ont été réalisées plus récemment (VAN RENSBURG, 1982 ; OKOTH, 1985) ; elles permettent la comparaison précise de différentes céréales (avoine, blé, maïs, mil, sorgho) et d'une Poacée sauvage (*Digitaria sp.*). Des différences significatives sont obtenues entre les différentes espèces végétales, le mil s'avérant globalement la meilleure plante hôte car les femelles y pondent significativement plus d'oeufs (VAN RENSBURG, 1982 ; OKOTH, 1985), le développement total, de l'oeuf à l'adulte, est le plus rapide (VAN RENSBURG, 1982), et la durée de vie des adultes est la plus longue (OKOTH, 1985).

1.1.5. Dynamique des populations

* Densités de populations

Les prairies humides sont, sous les tropiques, l'habitat préféré de *Cicadulina* (RUPPEL, 1965).

Dans les cultures de maïs en Afrique australe, STOREY (1925) estime par observation directe que les densités maximales sont d'environ une *C. mbila* pour 8 plants et en moyenne seulement d'une pour 20 plants. Avec l'utilisation d'un aspirateur DVAC*, jusqu'à une *Cicadulina* pour deux plants sont capturées sur culture de maïs au Zimbabwe (ROSE, 1971). Les pâturages irrigués supportent des densités plus élevées pouvant atteindre 50 cicadelles par mètre carré (ROSE, 1971). De même, au Nigéria, OKOTH & DABROWSKI (1987) collectent sur diverses Poacées en moyenne 3 *cicadulina spp.* au mètre carré en forêt ombrophile et jusqu'à 57 par m² en zone irriguée.

La température agit sur l'accroissement des populations et le nombre de cycle de *C. mbila* par an. ROSE (1971) les estime à cinq en moyenne altitude et huit en zone côtière au Zimbabwe. En altitude et dans les zones subtropicales les pics de populations sont généralement obtenus pendant la saison estivale (STOREY, 1925 ; DELPUECH, 1985). Par contre, en zones tropicale et équatoriale, *C. mbila* occupe essentiellement les régions où la température moyenne journalière n'excède pas 28°C (OKOTH et DABROWSKI, 1987). Ainsi, la proportion de *C. mbila* atteint 80 % dans les populations de *Cicadulina* capturées sur le plateau de Jos (1100 m) et ne dépasse plus que 30 % dans les zones de savane soudanienne où *C. triangula* devient l'espèce dominante. Les zones de savane, à cause de leur étendue, représentent le réservoir potentiel le plus important des *Cicadulina*. Aussi, la pluviométrie, qui permet le développement des poacées hôtes, a-t-elle un effet indirect sur l'accroissement des populations de *C. mbila* (GORTER, 1953).

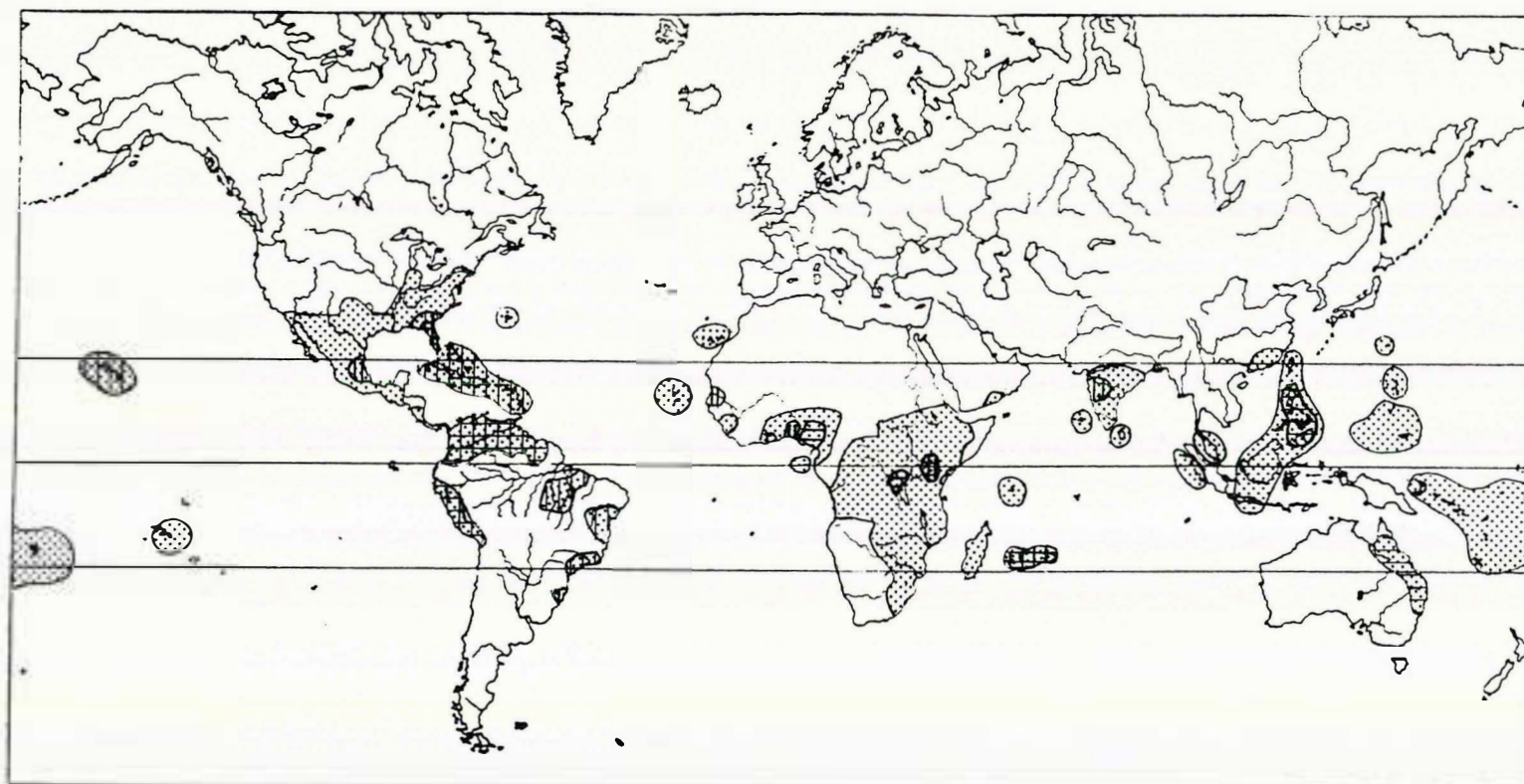
Au Nigéria, des densités faibles sont observées au début de la saison des pluies, puis elles atteignent leur maximum à la fin de la saison pluvieuse (OKOTH & DABROWSKI, 1987).

* Activité et vols migratoires

Pour suivre la dispersion des auchenorrhynques, les pièges à succion et les pièges jaunes attractifs sont utilisés préférentiellement (WALOFF, 1973).

Il a été montré que *C. mbila* a une capacité migratoire élevée confirmée par les nombreuses captures effectuées à 20 mètres de hauteur par piège à succion (ROSE, 1971).

Plusieurs cas de polymorphisme alaire, comme chez d'autres insectes, sont possibles chez les auchenorrhynques (WALOFF, 1973). Chez le genre *Cicadulina*, la longueur des ailes est identique mais



Peregrinus maidis



Maize mosaic virus



Maize stripe virus



Fig. 11 : Répartition géographique du "Maize mosaic virus" , du "Maize stripe virus" et de leur vecteur *Peregrinus maidis*.

celle de l'abdomen est variable. Les individus à abdomen court sont les meilleurs voiliers et responsables en majorité des vols migratoires. Cette caractéristique morphologique est déterminée génétiquement (ROSE, 1973). Dans son étude comparative de différentes espèces de *Cicadulina*, ROSE (1971) établit que *C. mbila* a le pourcentage le plus élevé d'insectes capables d'effectuer des vols à longue distance.

Plusieurs paramètres climatiques déterminent les vols migratoires. Généralement, l'augmentation de la température favorise le vol des auchenorrhynques (WALOFF, 1973). Ainsi, à l'intérieur des parcelles de maïs, en régions plutôt froides, les femelles et mâles se déplacent beaucoup plus de jour que de nuit (GORTER, 1953). Par contre, ROSE (1971) constate une baisse d'activité au milieu de la journée aux températures les plus fortes.

Sur les vols migratoires, l'effet de la température est faible (WALOFF, 1973). L'abaissement de la température, en ralentissant le développement ovocytaire des femelles, prolonge indirectement les périodes de vols (ROSE, 1971), car les femelles fécondées mais immatures représentent la majorité des émigrants (WALOFF, 1973).

Le déclenchement des vols est essentiellement lié à la qualité des "plantes sources". Les variations saisonnières des pluies déterminent le développement des Poacées et agissent donc indirectement sur le comportement de *C. mbila*. ROSE (1972) établit une corrélation entre la pluviométrie de mai à juin et le nombre de *Cicadulina* capturés de juillet à septembre au Zimbabwe. Dans ce pays, la période de vol s'échelonne d'avril à août (ROSE, 1972). L'existence d'une succession très marquée de cultures met en évidence plus aisément ces vols. Au nord de l'Afrique du Sud, le maïs, cultivé en été, succède à la culture hivernale de blé. VAN RENSBURG (1976) met en évidence deux vols migratoires : *C. mbila* quitte les plants de maïs arrivant à maturité pour s'établir sur le blé de mai à novembre. Le retour sur les jeunes semis de maïs, très attractifs, s'effectue d'octobre à décembre.

1.2 *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1890)

1.2.1. Taxonomie et répartition

P. maidis appartient également au sous-ordre des Auchenorrhynques mais il est de type Fulgomorphe aisément reconnaissable des Cicadomorphes par le renflement et la taille du 2^e article antennaire. Ce genre appartient à la famille des Delphacidae.

Cette famille est caractérisée par l'existence d'un éperon mobile sur le tibia métathoracique. De par l'absence d'une chambre filtrante et par la morphologie cérébrale, elle est considérée comme l'une des plus primitives des Homoptères (HAMILTON, 1982).

Elle comprend actuellement plus de 1000 espèces décrites, la majorité étant d'origine tropicale. Seuls certains genres, de par leur importance économique ont été étudiés.

Le genre *Peregrinus* ne comprend que deux espèces, *P. maidis* et *P. locastra* (Fennah). *P. maidis* a d'abord été décrit par ASHMEAD (1890) sous le nom de *Delphax maidis*, puis replacé dans le genre *Peregrinus* proposé par KILKARDY (1904).

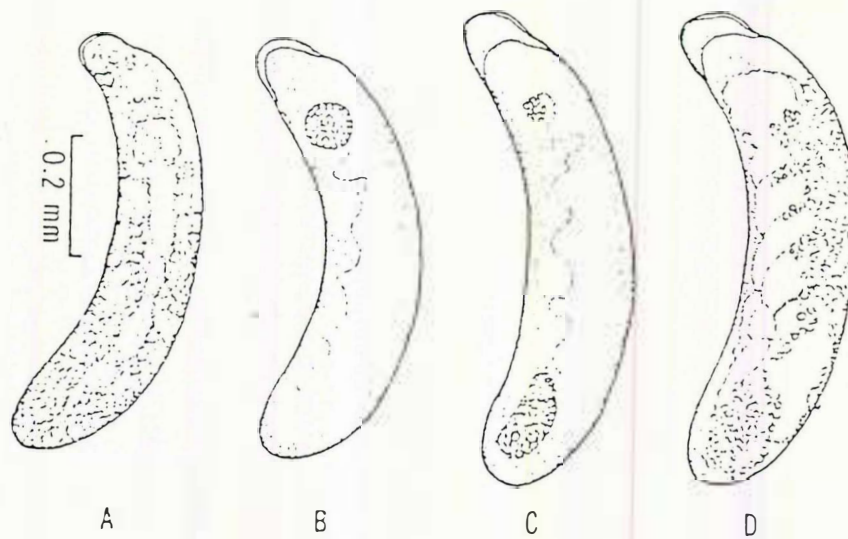
P. maidis est présent dans les régions tropicales et subtropicales de tous les continents, sauf l'Europe. Cette distribution s'élargit comme le montre sa récente découverte en Chine (TSAI *et al.*, 1986) (fig. 11). Il a été même trouvé jusqu'au mois de décembre dans l'état de Caroline du Sud (USA) (THOMAS, 1914).

1.2.2. Description

* Les oeufs

Les sites de ponte sur maïs varient selon l'âge de la plante. Les oeufs sont déposés sur les graines foliaires puis sur la face supérieure des feuilles au niveau de la nervure principale (ZIMMERMAN, 1948). Ils sont généralement pondus parallèlement à la nervure centrale en groupes de deux à trois unités puis recouverts d'une substance collante blanche. Les pontes sont souvent juxtaposées et les oeufs sont ainsi disposés en rangs (NAPOMETH, 1973).

Les oeufs sont de forme cylindrique, allongée, et présentent une légère courbure. Leur longueur est de 0,8 mm selon les auteurs hawaïens (ZIMMERMAN, 1948 ; NAPOMPETH, 1973) alors



A : Oeuf hyalin.

B : Apparition de 2 points oranges à l'extrémité antérieure.

C : Apparition de 2 points rouges oculaires à l'extrémité antérieure, la ponctuation orange se déplaçant vers l'extrémité postérieure.

D : Détection de la forme du corps de la larve et coloration générale de l'œuf en jaune pâle.

Fig. 12: Stades d'évolution des œufs de Peregrinus maidis d'après NAPOMPETH (1973).

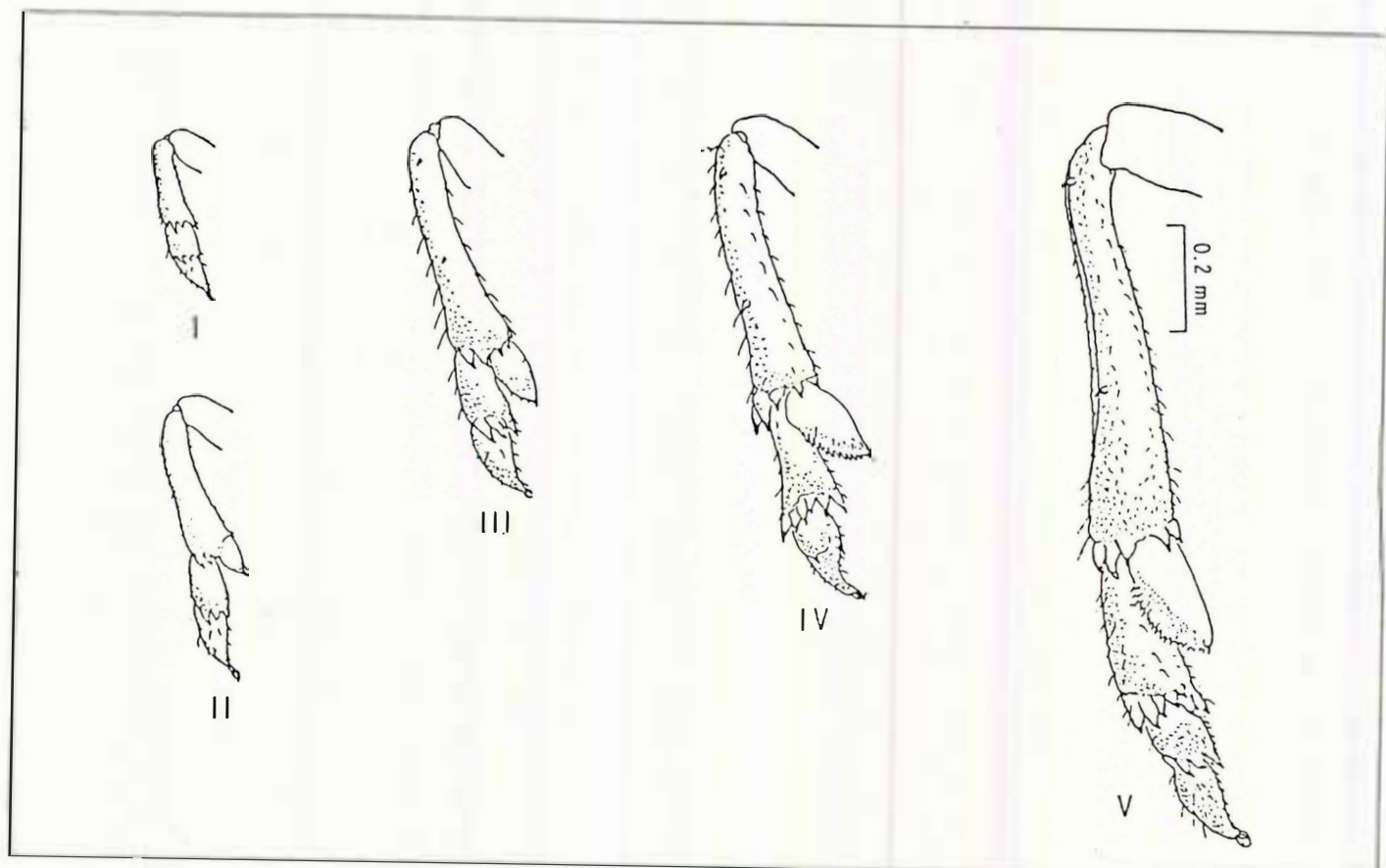


Fig. 13: Morphologie des tibias et tarsi des pattes métathoraciques selon les différents stades larvaires de P.maidis. (d'après NAPOMPETH (1973))

qu'en Floride des mesures également très précises donnent une longueur de 1 mm (TSAI & WILSON, 1986).

NAPOMPETH (1973) a distingué quatre stades d'évolution des oeufs (fig. 12).

* Les différents stades larvaires

QUAINTANCE (1898) a le premier décrit l'existence de cinq stades larvaires. Des descriptions plus complètes ont été réalisées par NAPOMPETH (1973) et TSAI & WILSON (1986). La taille des larves et plus particulièrement la longueur des fémurs postérieurs peuvent être utilisées comme critères de différenciation entre les stades (NAPOMPETH, 1973). Le meilleur critère reste la morphologie des tibias et tarses des pattes métathoraciques (fig. 13). Celui-ci a déjà été utilisé par WILLIAMS (1957) pour *Dicranotropis muiri* (Kirkaldy) et confirmé par NAPOMPETH (1973) pour *P. maidis* puis défini dans une clé de détermination (TSAI & WILSON, 1986).

Les fourreaux alaires sont visibles dès le 3^e stade et la différenciation sexuelle apparaît au 5^e (NAPOMPETH, 1973). Les populations de *P. maidis* étudiées pour leurs caractères morphologiques donnent des résultats assez variables. Ainsi, les mesures de la longueur totale des larves de chaque stade montre des différences (NAPOMPETH, 1973 ; CHELLIAH & BASHER, 1966 ; TSAI & WILSON, 1986) (tableau VII). Comme pour les oeufs, les spécimens d'Hawaii sont en moyenne de taille bien inférieure à ceux étudiés en Floride.

* Les adultes

Les adultes ont été abondamment décrits. KIRKALDY (1904) en donne une description très complète ; ZIMMERMAN (1948) et TSAI & WILSON (1986) ont étudié la morphologie des genitalia.

Les adultes sont fortement pigmentés, de couleur générale brune (planche II). Les femelles sont généralement de plus grande taille que les mâles et sont aisément reconnaissables grâce à leur ovipositeur sur leur face ventrale.

Comme de nombreux Delphacides, *P. maidis* présente plusieurs formes alaires. Les macroptères et brachyptères sont les formes les plus fréquentes, quel que soit le sexe (FULLAWAY, 1918 ; VERMA, 1954 ; ZIMMERMAN, 1948). NAPOMPETH (1973) observe plus rarement une forme présentant des longueurs d'ailes intermédiaires qu'il nomme koelicoptère ou sub-macroptère. TSAI *et al.*, (1986) ont capturé, en outre, un individu adulte totalement aptère.

1.2.3. Biologie et comportement à différentes températures

* Durée de développement

Les premières études réalisées (ZIMMERMAN, 1948 ; VERMA, 1955 ; CHELLIAH & BASHEER, 1966) donnent des valeurs assez imprécises sans mentionner la température, ou trop approximativement. NAPOMPETH (1973) fournit des durées de développement précises à une température relativement constante (24 + 3°C), puis très récemment TSAI & WILSON (1986) ont étudié en conditions contrôlées le développement de *P. maidis* à différentes températures.

L'incubation des oeufs dure 8,4 jours à 24°C selon NAPOMPETH (1973). Dans leur étude, TSAI & WILSON (1986) ont calculé des durées de développement larvaire total pour différentes températures (tableau VIII).

Les durées des stades larvaires sont identiques sauf celle du stade V qui est plus longue.

* Taux de survie et longévité

Le pourcentage d'éclosion des oeufs mesuré par NAPOMPETH (1973) est de 73 %. Durant le développement larvaire, la mortalité est très forte aux deux premiers stades et beaucoup plus faible aux trois derniers (NAPOMPETH, 1973).

A 15,6°C, les larves de *P. maidis* présentent un 6^e stade surnuméraire et n'atteignent pas le stade adulte. A 32,2°C, la mortalité augmente de telle façon que TSAI & WILSON (1986) n'obtiennent aucun adulte. La longévité des adultes, équivalente pour les deux sexes est de l'ordre d'un mois selon NAPOMPETH (1973), CHELLIAH & BASHEER (1966) affirment pour leur part que les femelles vivent

Tableau VII : Longueur totale des larves de différentes origines à chaque stade de développement

Origine Stades	Hawaï (USA)	Inde	Floride (USA)
	I	1,07 + 0,13	1,000
II	1,36 + 0,21	1,494	1,64 + 0,04
III	1,70 + 0,14	1,763	2,26 + 0,04
IV	2,22 + 0,26	2,503	2,87 + 0,05
V	3,01 + 0,21	3,195	3,99 + 0,10
Nombre total de mesures	20	10	20
Auteurs	NAPOMPETH (1973)	CHELLIAH & BASHEER (1966)	TSAI & WILSON (1986)

Tableau VIII : Durée de développement larvaire de *Peregrinus maidis* à différentes températures d'après TSAI & WILSON (1986)

Stades larvaires	Durée moyenne (t) Effectif (N)	Température (°C)				
		10	15,6	21,1	26,7	32,2
I	t	10,0 ± 6,3	7,7 ± 2,8	5,2 ± 1,5	4,3 ± 1,5	1,9 ± 1,1
	N	44	71	49	89	67
II	t	20,2 ± 10,0	11,1 ± 2,8	4,6 ± 1,6	3,1 ± 1,4	4,2 ± 1,5
	N	18	41	42	53	58
III	t	24,3 ± 10,2	10,5 ± 4,1	5,4 ± 2,3	3,3 ± 1,6	10,6 ± 5,8
	N	4	25	33	39	33
IV	t	19,0 ± 22,6	13,5 ± 4,9	6,0 ± 2,7	3,3 ± 1,3	16,8 ± 6,4
	N	2	17	26	35	6
V	t		12,7 ± 6,0	6,0 ± 0,8	4,4 ± 1,2	
	N		15	15	17	
VI	t		9,7 ± 4,0			
	N		3			

plus longtemps que les mâles. Les températures basses (15°C) prolongent la durée de vie, alors qu'au dessus de 30°C elle est raccourcie (TSAI & WILSON, 1986).

* Fécondité

Aucune étude comparative de l'influence de la température sur la fécondité n'a été réalisée, mais différentes données sont disponibles. La période précédant la ponte dure en moyenne 7 jours et celle de ponte 27 jours à 24°C. Une femelle pond généralement entre 5 et 10 oeufs par jour (NAPOMPETH, 1973). ZIMMERMAN (1948) observe cependant des pontes journalières de plus de 50 oeufs, avec une fécondité totale allant jusqu'à 300 oeufs par femelle. Des pontes journalières de 3 à 20 oeufs, avec une fécondité totale plus faible (97 oeufs au maximum par femelle) ont été observés par CHELLIAH & BASHEER (1966).

A une température contrôlée de 26,5°C, TSAI & WILSON (1986) donnent des valeurs encore supérieures avec une moyenne journalière de 19,6 oeufs par femelle et une fécondité totale moyenne de 605 oeufs.

1.2.4. Comportement sur différentes plantes hôtes

Si *P. maidis* a été capturé sur différentes familles végétales : cypéracées (VERMA, 1954), Sterculiaceae (DISTANT, 1914), ou Solanacées (CALDWELL & MARTORELL, 1952), il semble cependant inféodé à la famille des Poacées où il a été observé sur 17 espèces (tableau VIII). L'inventaire des plantes hôtes infestées naturellement par le MMV et le MStpV, transmis obligatoirement et exclusivement par ce vecteur, ne met pas en évidence une gamme d'hôtes beaucoup plus vaste. Les espèces végétales en petit nombre qui peuvent assurer la survie de *P. maidis* appartiennent essentiellement à la sous-famille des Andropoganoïdeae. L'hôte principal de *P. maidis* est le maïs (*Zea mays*) dans toutes les régions, excepté en Inde où *P. maidis* est aussi signalé comme un ravageur du sorgho (AGRIWAL, 1981). NAMBA & HIGA (1971) ont étudié en conditions contrôlées neuf espèces végétales signalées comme hôtes de *P. maidis* : *Coix lacryma jobi* L., *Cyperus rotundus* L., *Digitaria decumbens* Stent, *Panicum purpurascens* Raddi, *Paspalum urvilli* Stend, *Pennisetum purpureum* Schumach., *Saccharum officinarum* L., *Sorghum bicolor* et *Trichachne insularis* (L.) Nees. *P. maidis* est élevé sur *P. purpureum*, *D. decumbens* et *Sorghum bicolor*. Sur cette espèce, son développement est excellent. Quelques individus peuvent compléter leur cycle sur *P. purpureum*, *C. lacryma-jobi* et *S. officinarum*, alors que cela reste impossible sur *T. insularis*, *P. urvillei* et *C. rotundus* (NAMBA & HIGA, 1971).

1.2.5. Dynamique des populations

* Densité et développement des populations

P. maidis est très fréquent dans les régions tropicales à vocation maïsicole ; des populations importantes sont présentes dans les zones permettant plusieurs cycles annuels de culture où jusqu'à 300 insectes par plant peuvent être observés (BREWBAKER, 1979). Plus généralement, les densités moyennes maximales sont de l'ordre de 5 adultes par plant (NAPOMPETH, 1973 ; DELPUECH, 1985).

La dynamique des populations de *P. maidis* est influencée par les stades phénologiques du maïs. La densité des effectifs est maximale environ neuf semaines après le semis, pour ensuite se stabiliser et diminuer après l'épiaison (NISHIDA, 1978).

* Activité et vols migratoires

Durant le développement végétatif du maïs, *P. maidis* est un insecte peu mobile. Il se trouve essentiellement en colonies dans les cornets foliaires où les jeunes larves se protègent du rayonnement solaire. Après l'épiaison, les insectes sont dispersés sur l'ensemble du plant (CHELLIAH & BASHEER, 1966).

L'activité de *P. maidis*, qui peut être diurne ou nocturne, est plus importante aux premières heures du jour. Les larves âgées et les adultes se déplacent par sauts successifs. Les ailes réalisent également des vols courts à 1 m du sol (NAPOMPETH, 1973).

Les populations adultes de *P. maidis* sont essentiellement composées de brachyptères et de

Tableau IX : Plantes hôtes du maïze mosaic virus et du maïze stripe virus ou de leur vecteur *Peregrinus maidis*

	<i>P. maidis</i>				Auteurs
	MMV	MStpV	P	R	
Oryzeae					
<i>Oryza sativa</i> L.	+	+			CAPCO, 1959 ; CHATTERJEE et al, 1977
Festucoideae					
* Festuceae					
<i>Bromus uniloides</i> Willd.			+		KIRKALDY, 1910
* Hordeae					
<i>Hordeum vulgare</i>	+	+			KULKARNY, 1973 ; CHATTERJEE et al, 1977
<i>Secale cereale</i> L.		+			GREBER, 1981
<i>Tritica secale</i>		+			
<i>Triticum aestivum</i>	+				CHATTERJEE et al, 1977
Chloridoideae					
* Eragrostidae					
<i>Eleusine coracana</i> (L.) Gaertn.			+		CHERIAN & KYLASAM, 1936
* Chlorideae					
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.			+		KIRKALDY, 1910
Panicoideae					
* Paniceae					
<i>Brachiaria deflexa</i>		+			
<i>Brachiaria mutica</i>	+				CHATTERJEE et al, 1977
<i>Digitaria decumbens</i>			+		NAMBA & HIGA, 1971
<i>Echinochloa colonum</i> (L.) Link			+		CHELLIAH & BASHEER, 1966
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Beauv.	+				CHATTERJEE et al, 1977

<i>Echinochloa pyramidalis</i> (Lam.) Hitchc. & Chase	+				CHATTERJEE et al, 1977
<i>Panicum antidotale</i> Retz	+				CHATTERJEE et al, 1977
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	+				CHATTERJEE et al, 1977
<i>Panicum miliare</i> Lam.	+				CHATTERJEE et al, 1977
<i>Panicum purpurascens</i> Raddi				+	NAMBA & HIGA, 1971
<i>Paspalum scrobiculatum</i> L.				+	CHELLIAH & BASHEER, 1966
<i>Pennisetum americanum</i> (L.) R. Br.	+				CHATTERJEE et al, 1977
<i>Pennisetum purpureum</i> Schumach.	+		+		WATSON et al, 1939 ; CHATTERJEE et al, 1977
<i>Pennisetum typhoides</i> Stapf et Hubbard				+	CHELLIAH & BASHEER, 1966
<i>Setaria italica</i> (L.) Beauv.	+		+		CHELLIAH & BASHEER, 1966 ; CHATTERJEE et al, 1977
<i>Setaria vulpesita</i>	+				HEROLD, 1972
Andropogonoideae					
* Andropogoneae					
<i>Hyparrhenia dissoluta</i>					
<i>Rottboellia exaltata</i>	+	+		+	GINGERY, 1981 ; NAULT, 1983 ; AUTREY, 1980
<i>Saccharum officinarum</i> L.	+			+	FULLAWAY, 1918 ; CHATTERJEE et al, 1977
<i>Sorghum bicolor</i> L. Moench Pers.	+			+	RAO, 1923)
<i>Sorghum halepense</i> L. Pers.	+				GREBER, 1981
<i>Sorghum sudanense</i> (Piper Stapf.					KULKARNY, 1973
<i>Sorghum verticilliflorum</i> (Steud) Stapf.	+	+	+		AUTREY, 1980 ; GREBER, 1981
* Maydae					
<i>Coix lacryma-jobi</i>				+	FULLAWAY, 1918
<i>Euchlaena mexicana</i> Schrad.	+		+	+	SWEZEY, 1942 ; GREBER, 1981
<i>Zea mays</i>		+	+	+	ASHMEAD, 1980
<i>Zea diploperennis</i>	+				

P = Présence
R = Reproduction

macroptères. Seuls, ces derniers sont aptes aux vols migratoires. Ils peuvent se déplacer sur de longues distances s'ils sont emportés par des vents violents. Ainsi, malgré sa faible aptitude au vol, *P. maidis* a rapidement colonisé des îles aussi isolées que celles de l'archipel d'Hawaii (BREWBAKER, 1979).

Durant le cycle de culture, la composition des populations d'adultes varie. Les macroptères sont en nombre supérieur au cours des six premières semaines suivant le semis. Puis, de la 7^e à la 12^e semaine, les brachyptères sont les plus nombreux. Les macroptères sont à nouveau en nombre supérieur à partir de la 13^e semaine. La proportion de femelles suit les mêmes variations que celles des macroptères. Ainsi, les femelles ailées fécondées, mais immatures, forment la plus grande partie des émigrants. Elles donnent naissance à une première génération essentiellement brachyptère. La seconde génération, qui apparaît avant maturité du maïs, fournit alors les adultes macroptères qui vont émigrer (NAPOMPETH, 1973).

Dans les champs de maïs à Hawaii, NAPOMPETH (1973) observe une infestation primaire répartie au hasard jusqu'à trois semaines après semis. De la 4^e à la 9^e semaine, il constate des distributions au hasard mais agrégatives ; au bout de la 10^e semaine, elles deviennent agrégatives et régulières.

Hormis le comportement de l'insecte, des colonies de fourmis commensales de *P. maidis*, ainsi que le vent (VERMA, 1955), peuvent être tenues pour responsables de l'hétérogénéité des répartitions du vecteur au sein des parcelles.

L'infestation du champ est initiée par les bordures, préférentiellement par celles cotoyant une autre parcelle de maïs ou une zone en friches. A l'intérieur des cultures, la densité de *P. maidis* diminue au fur et à mesure que l'on s'éloigne des bordures (TAKARA & NISHIDA, 1983).

2 - LES VIRUS

2.1. Le "maize streak virus" (MSV)

2.1.1. Classification et caractéristiques du virus

L'agent infectieux de la Striure décrite par FULLER (1901) a été purifié par BOCK *et al.* (1974). Auparavant STOREY (1928, 1932) a étudié son mode de transmission et mis en évidence son origine virale. PLAVIC - BANJAC & MARAMOROSCH (1972) ont observé les particules virales dans du maïs infecté. Celles-ci se présentent en doublet comportant 2 icosaèdres de 20 nanomètres de diamètre. Le poids moléculaire de la protéine capsidaire est de 28 000 Dalton (BOCK *et al.*, 1977).

La séquence du génome du MSV, un ADN monocaténaire, a été déterminé. Il comporte 2687 capsomères (MULLINEAU *et al.*, 1984).

Le MSV appartient au groupe des Géminivirus du groupe I (transmission par cicadelles sur Poacées avec symptômes de Striure) (HARRISON, 1985).

2.1.2. Propriétés sérologiques et variabilité

Le MSV est assez immunogène, le premier sérum produit par BOCK *et al.*, (1974) a un titre de 1/256 en immunodiffusion. Des différences sérologiques ont été mises en évidence par cette technique au Kenya entre des isolats de maïs, canne à sucre et *Panicum maximum* (BOCK *et al.*, 1974).

Un autre isolat de MSV découvert sur *Digitaria sanguinalis* au Vanuatu (DOLLET *et al.*, 1986) provoque l'apparition d'éperons en immunodiffusion lors d'une comparaison avec des isolats du Nigéria et d'Afrique du Sud. Ceci prouve l'existence de différences sérologiques.

Le séquençage de son ADN montre par ailleurs un taux d'homologie de seulement 64 % avec d'autres isolats de MSV (DONSON *et al.*, 1987). La production d'anticorps monoclonaux a permis d'affiner les différences entre souches. Une plante hôte héberge généralement plusieurs souches se multipliant plus ou moins avantageusement dans celle-ci. Pour une même espèce végétale des

différences géographiques ont été mises en évidence comme chez la canne à sucre à Maurice et en Afrique du Sud (DEKKER *et al.*, 1988).

La gamme d'hôtes du MSV est très étendue chez les Poacées dont les principales sous-familles sont infectées ; une préférence est cependant observée pour les Paniceae (tableau VI).

Dès 1930, les isolats ont été différenciés selon leur gamme d'hôtes. Un isolat prélevé sur la variété de canne à sucre Uba, provoque des symptômes atténués sur maïs et n'infecte pas *Digitaria horizontalis* alors qu'un autre isolat du maïs fortement atteint, infecte *D. horizontalis* et la canne à sucre Uba mais avec des symptômes faibles (STOREY & MAC LEAN, 1930).

Certains isolats sont simplement différenciés selon l'intensité des symptômes qu'ils provoquent chez leurs hôtes (MAC LEAN, 1947).

Des isolats provenant de la même espèce végétale montrent également des différences selon leur origine géographique. Le MSV, découvert sur la canne à sucre RP8 dans les Mascareignes, est incapable d'infecter la variété Uba ainsi que le maïs (RICAUD & FELIX, 1978). THOTAPILLY (1988) signale le passage par inoculation artificielle d'un isolat nigérian de *Brachiaria deflexa* sur le mil (*Pennisetum typhoides*). Cette espèce toujours trouvée immune en Afrique, et pourtant très favorable au développement des *Cicadulina* (OKOTH, 1985), est par contre souvent infectée en Inde (SETH *et al.*, 1972).

L'inoculation de la première sélection de la variété "Revolution" par trois isolats originaires du Kenya, de Tanzanie et d'Ouganda, a permis de les séparer selon l'importance des symptômes, la souche du Kenya étant reconnue comme la plus agressive (BOCK *et al.*, 1975). Une nouvelle sélection de "Revolution" faite en 1976 en conditions naturelles à la Réunion, a été inoculée à nouveau par la souche kenyenne. Elle s'est avérée presque totalement résistante, ce qui prouve l'existence de variants de MSV encore plus agressifs à la Réunion (BOCK, 1980).

2.1.3. Observation dans la plante et dans l'insecte

La multiplication des particules de MSV est réalisée dans le noyau des cellules infectées (PLAVSIC-BANJAC & MARAMOROSCH, 1972 ; SYLVESTER *et al.*, 1973). MARKHAM *et al.* (1984) trouvent des virus dans les cellules des différents tissus végétaux.

La production de chloroplastes est inhibée dans les tissus chlorotiques, alors que ceux préexistants ont une structure inchangée, le contenu vacuolaire des cellules est, quant à lui, légèrement modifié (ENGELBRECHT, 1982).

Le virus a été détecté dans *C. mbila* par la technique sérologique ELISA (VON VECHMAR, 1983) et quantitativement par la technique d'hybridation avec du CDNA (BOULTON & MARKHAM, 1986). Le virus n'a pas été localisé *in situ* ; par contre des accumulations cristallines de feerite ont été observées (KIMURA *et al.*, 1975).

2.2. Le "maize stripe virus" (MStpV)

2.2.1. Classification et caractéristiques du virus

Le Stripe a été découvert sur maïs pour la première fois à Maurice (SHEPHERD, 1929) ; la maladie a été décrite ensuite par STOREY (1936) en Tanzanie.

KULKARNI (1973) tente la première purification du virus et conclut que l'agent viral est une particule isométrique de 70 nm de diamètre. Celle-ci n'est pas retrouvée dans d'autres observations microscopiques de tissus infectés et de jus purifiés (BRADFUTE & ROBERSON, 1977 ; AUTREY, 1983 ; GREBER, 1981 ; LASTRA & CARBALLO, 1983).

GINGERY (1979), grâce à une nouvelle méthode de purification, met en évidence de fines particules de trois nm de diamètre et d'une longueur indéterminée dont il prouve le pouvoir infectieux. Elles sont composées de 5 brins d'ARN monocaténaire et d'une seule protéine capsidaire. LASTRA & CARBALLO (1985) observent dans leur purification des longueurs de particules de 100 à 360 nm, certaines atteignent jusqu'à 800 nm. Ces dernières sont de longueur équivalente aux particules du "rice

PLANCHE II

Photo 1 : Adultes brachyptères de *P. maidis* (vue dorsale) (X 30)

A : Femelle

B : Mâle

Photo 2 : Adultes macroptères de *P. maidis* (vue dorsale) (X 30)

A : Mâle

B : Femelle

Photo 3 : Adultes brachyptères de *P. maidis* (vue ventrale) (X 35)

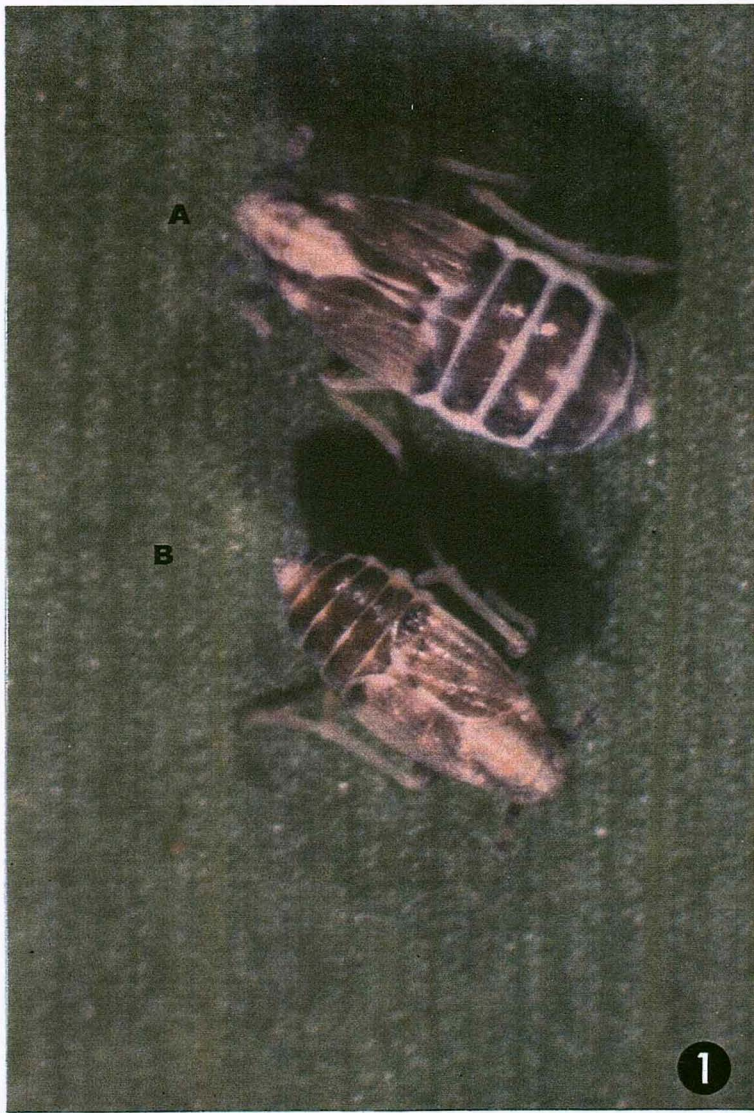
A : Femelle

B : Mâle

Photo 4 : Jeune larve de stade II de *P. maidis* (X 60)

Photo 5 : Ponte de *P. maidis* sur la nervure centrale d'une
feuille de maïs (X 60)

A : Oeuf de stade C



stripe virus" (RSV) (KOGANEZALA, 1977) qui sont de plus ramifiées ou circulaires. Le MStpV perd son pouvoir infectieux au cours de la purification alors que le RSV le conserve. Aussi GINGERY *et al.*, (1981) suggèrent-ils que les particules infectieuses du MStpV pourraient être d'une même configuration que celle du RSV.

Une protéine associée, non capsidaire, a également été purifiée. Elle a un poids moléculaire de 16 500 daltons et présente des concentrations élevées de l'ordre de 2 mg par gramme de tissus dans le maïs infecté. Sa fonction est inconnue (GINGERY, 1979).

Le MStpV est actuellement classé avec trois virus du riz découverts récemment "rice grassy stunt" (RGSV), "rice hoyá blanca virus" (RHBV), "rice stripe virus" (RStV) dans un nouveau groupe nommé "virus filamenteux" ("thread-Like viruses") (FRANKI *et al.*, 1984).

Les nucléoprotéines du RStV et du MStpV ont d'importantes parentés sérologiques alors que leurs protéines associées sont très différentes (GINGERY *et al.*, 1983).

2.2.2. Propriétés sérologiques et variabilité

Les nucléoprotéines (NP-MStpV) et la protéine associée (NCP-MStpV) sont très immunogènes et des sérums d'un titre de 1/256 à 1/1024 en microprécipitation sont aisément produits (GINGERY, 1985).

Aucune variabilité sérologique n'a été mise en évidence, mais les isolats de différentes origines ont encore été très peu comparés (GINGERY, 1985). Le sérum de KULKARNI (1973) produit à partir d'un isolat kenyan réagit avec des isolats de Floride, du Vénézuéla (GINGERY *et al.*, 1979), du Pérou (NAULT *et al.*, 1979), d'Australie (GREBER, 1981), de Maurice (AUTREY, 1984) et de Guadeloupe (MIGLIORI & LASTRA, 1980). Le sérum de GINGERY réagit avec des isolats du Vénézuéla (LASTRA & CARBALLO, 1985), de Maurice (GINGERY & AUTREY, 1984) et de la Réunion (DELPUECH *et al.*, 1986).

Chez le maïs, le Stripe provoque des décolorations du limbe en bandes accompagnées généralement d'un recourbement de l'apex de la plante (planche III). Un deuxième type symptomatologique provoquant des stries vertes épaisses et discontinues sur fond décoloré sans altération du port de la plante (planche III) a été décrit par AUTREY & MAWLAH (1984). Ils le nomment "maize chlorotic stripe virus" (MCStpV). Néanmoins, aucune différence sérologique avec les isolats de MStpV n'a été mise en évidence (GINGERY & AUTREY, 1984). La présence du MCStpV a été montrée seulement à la Réunion, Maurice et Rodrigues (AUTREY, 1983) mais certains symptômes décrits par KULKARNI (1973) et MIGLIORI & LASTRA (1980) font penser à une répartition plus large. La gamme d'hôtes du MStpV est assez réduite (tableau IX). Le maïs, le sorgho et *Rotboellia exaltata* sont ses hôtes principaux dans toute la zone tropicale (GINGERY, 1985).

2.2.3. Observations dans la plante et l'insecte

En microscopie électronique, deux types d'inclusions sont observés dans le mésophylle, le parenchyme vasculaire et le phloème du maïs infecté : des filaments en faisceaux opaques de 300 à 400 nm de long et 3,5 nm de large souvent entourés d'une membrane et des inclusions de forme irrégulière semi- opaque. Les anticorps NCP-MStpV reconnaissent les premiers alors que les autres inclusions ne sont pas identifiées par les deux catégories d'anticorps (NCP-MStpV et NP-MStpV) (AMMAR *et al.*, 1985).

Par test ELISA, les nucléoprotéines du MStpV sont détectées dans différentes régions de *P. maidis* : les muscles, la capsule céphalique, l'intestin, les tubes de Malpighi, les glandes salivaires, les ovaires, les oeufs, le réceptacle séminal, et les testicules (NAULT *et al.*, 1983).

Par contre, la protéine associée n'est jamais détectée dans *P. maidis*, ce qui suggère qu'elle ne s'y multiplie pas (FALK & TSAI, 1983).

2.3. Le "maize mosaic virus" (MMV)

2.3.1. Classification et caractéristiques du virus

Décrite dès 1921, cette maladie virale a été associée au "sugar cane mosaic" de la canne à

sucré (SCMV) puis définitivement différenciée par sa transmission spécifique par le delphacide *P. maidis* (KUNKEL, 1927). Elle a néanmoins conservé le nom de Mosaïque alors que ses symptômes présentent un faciès de Striure avec des stries régulières continues parallèles aux nervures (planche III).

HEROLD & AL (1960) observent l'agent infectieux par microscopie électronique : c'est un rhabdovirus, le premier mis en évidence dans le règne végétal. Sa purification s'avère délicate (HEROLD, 1961). Ce n'est qu'en 1979, grâce à des clarifications sur filtre de celite évitant l'utilisation des solvants organiques qui détériorent les membranes lipoprotéïques des rhabdovirus, que des rendements satisfaisants sont obtenus (LASTRA & ACOSTA, 1979 ; FALK & TSAI, 1983b). Les particules virales sont bacilliformes, leur taille est d'environ 220 nm de long et 70 nm de diamètre. Elles contiennent 35 % de lipides et 3 protéines caractéristiques : la protéine G (75 000 daltons), la protéine M (30 000 daltons) et la nucleoprotéine V (54 000 daltons), composée d'un ARN monocaténaire (FALK & TSAI, 1983b).

2.3.2. Propriétés sérologiques et variabilité

Le MMV est faiblement immunogène (HEROLD, 1960). Actuellement, de nombreux sérums sont produits (HEROLD, 1960 ; LASTRA & ACOSTA, 1979 ; AUTREY, 1980 ; FALK & TSAI, 1983 ; PETERSCHMITT *et al.*, 1987), mais peu de comparaisons ont été faites entre les différentes origines géographiques.

Trois types symptomatologiques ont été décrits par AUTREY (1980) : lignes chlorotiques serrées ("fine"), espacées ("coarse") ou interrompues ("broken"). Les deux premiers correspondent au "raya fina" et "raya gruesa" définis par LASTRA & TRUJILLO (1976). Le MMV "fine" est le plus fréquent à Maurice (AUTREY, 1983) comme au Vénézuéla où jusqu'à 50 % de plants sont atteints par le "Raya fina" et seulement 16 % par le "Raya gruesa", 3 % des plants présentant des symptômes mixtes (LASTRA & TRUJILLO, 1976). Si aucune différence sérologique n'a été montrée entre les souches, AUTREY (1983) met en évidence des différences dans la transmission par *P. maidis* et dans l'importance des dégâts occasionnés au maïs.

La gamme d'hôtes du MMV est aussi restreinte que celle du MStpV ; elle est essentiellement limitée à la sous-famille des Andropogonoideae.

2.3.3. Observations dans la plante et l'insecte

Dans la plante, le virus a été observé dans les cellules du mésophylle, du parenchyme vasculaire, du phloème et quelquefois dans le xylème et les cellules épidermiques (MAC DANIEL *et al.*, 1985).

Les particules de MMV sont souvent accolées perpendiculairement à la membrane intranucléaire, qui joue un rôle important dans leur assemblage (MARTELLI *et al.*, 1975). L'accumulation des particules se fait préférentiellement dans l'espace périnucléaire (HEROLD, 1972).

Dans l'insecte, le MMV est également détecté par HEROLD & MUNZ (1965). Il est présent dans de nombreux organes tels le tube digestif, les muscles, le système nerveux, le corps gras, l'ectoderme et les glandes salivaires (KITAJIMA & COSTA, 1982). Sa présence est très fréquente dans les glandes salivaires et les muscles, rare dans les organes reproducteurs et absent dans les tubes de Malpighi et l'intestin postérieur (AMMAR & NAULT, 1985). Ses sites de multiplication sont les membranes intranucléaires, intracytoplasmiques et plasmiques. Son accumulation peut être extracellulaire à la périphérie des cellules sécrétrices des glandes salivaires ; elle est moins importante chez l'insecte que chez la plante (AMMAR & NAULT, 1985).

3 - LA PLANTE ET SON COMPORTEMENT VIS A VIS DES TROIS VIROSES

3.1. Le maïs

3.1.1. Classification

Le maïs (*Zea mays* sp. *mays*) est une espèce allogame dont le classement botanique est le

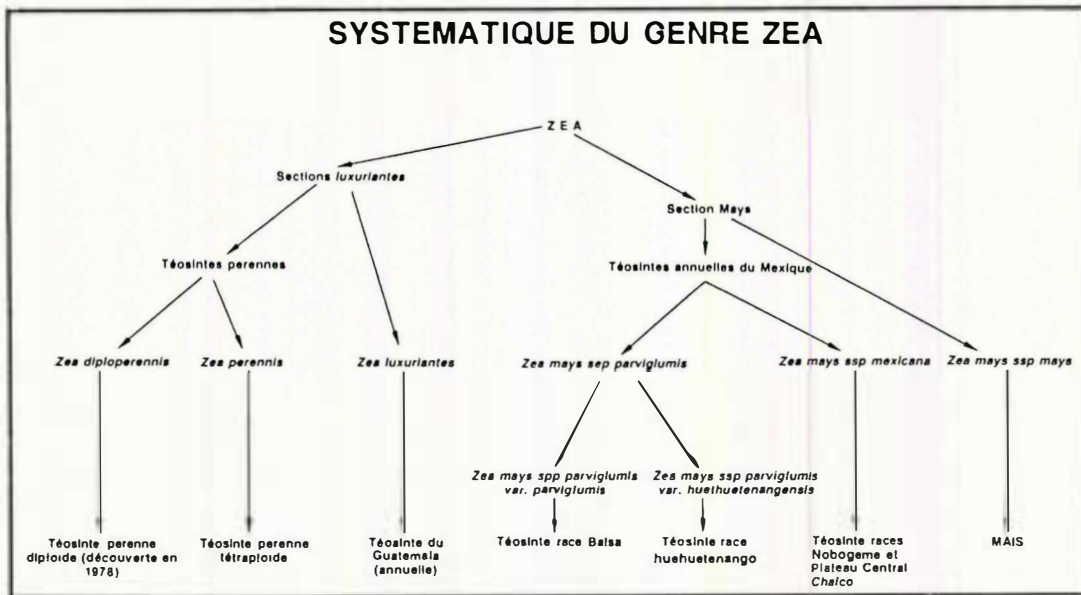


Fig. 14 : Systématique du genre *Zea* et classification botanique du maïs d'après DOLBEY & ILTIS (1980).

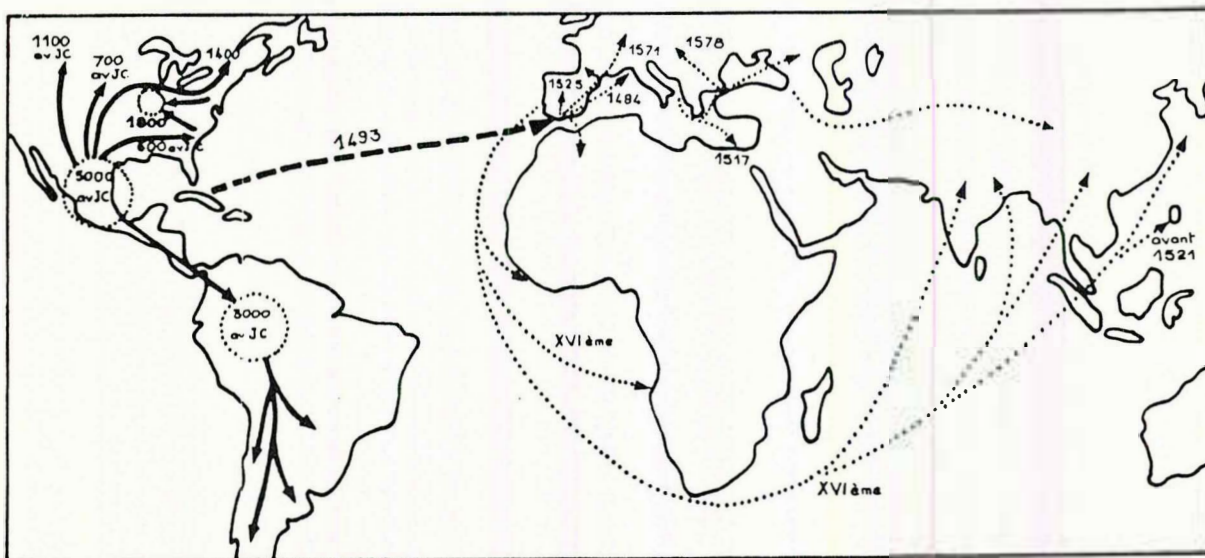


Fig. 15 : Diffusion du maïs sur le nouveau monde puis sur le vieux monde d'après W. C. GALINAT (1979) extrait de *Fabuleux maïs* (GAY, 1984).

suisant :

- . famille des Poacées (monocotylédone)
- . sous famille des Panicoïdeae
- . tribu des Maydées (monoecie caractéristique).

Seules les espèces du genre *Tripsacum* et les téosintes du genre *Zea* sont plus ou moins autofertiles avec le maïs. Le genre *Zea* se distingue du genre *Tripsacum* par des fleurs mâles et femelles regroupées sur des inflorescences distinctes.

Le genre *Zea* séparé en deux sections (*luxurians* et *mays*) contient en tout huit races de téosinte (fig. 14). *Zea mays* ssp. *mexicana*, race "plateau central", et *Zea diploperennis* sont les plus proches du maïs du point de vue chromosomique (SMITH *et al.*).

La diversité du maïs est estimée à plus de 29 000 populations regroupées en 219 races, elles-mêmes classées en 14 complexes raciaux (GOODMAN & BIRD, 1977). Une classification plus simple selon la structure du grain est également utilisée. Elle détermine sept types : sucré, cireux, farineux, denté, corné, perlé ("pop corn") et vêtu.

3.1.2. Origine et extension

Contrairement à la plupart des principales plantes cultivées, l'origine du maïs est inconnue. Ses deux ancêtres les plus probables sont soit la téosinte, soit un maïs sauvage hypothétique disparu avant l'ère chrétienne (GAY, 1984). Le maïs est cultivé depuis au moins 5000 ans avant J.C. dans son aire d'origine, en Amérique Centrale. Sa diffusion mondiale a été tardive mais très rapide dès qu'il fut rapporté vers 1443 en Europe par Christophe Colomb (fig. 15). En 1550, il est introduit en Afrique par les Portugais et arrive à la Réunion avec les premiers colons vers la fin du XVIIème siècle. L'essor de cette culture fait qu'elle devient très vite l'une des premières cultures vivrières de ses nombreuses régions d'adoption.

3.2. La résistance variétale

3.2.1. Généralités

Contrairement à l'étude de la transmission qui aborde essentiellement les relations "vecteur-agent infectieux", la caractérisation de la résistance de la plante aux maladies transmises par insecte vecteur concerne les relations "agent infectieux-plante" et "insecte vecteur-plante".

Les pathologistes, par l'étude des relations hôte-parasite, ont établi les premiers concepts sur la résistance.

VAN DER PLANCK (1968, 1975) a tout d'abord défini l'interaction différentielle hôte-parasite. Celle-ci existe si les seuls effets moyens (celui d'une race A du parasite attaquant différentes variétés et celui d'une variété B en réaction à différentes races) ne suffisent pas à expliquer complètement le résultat de la confrontation de cette race A et de cette variété B. Il a précisé les déterminismes génétiques de la résistance qui peuvent être monogéniques, oligogéniques ou polygéniques en relation avec l'existence d'une interaction et l'épidémiologie des maladies.

Ainsi, la résistance verticale se caractérise par une interaction hôte-parasite et une réduction de l'inoculum primaire alors que la résistance horizontale est sans interaction et réduit le taux de progression apparent de l'épidémie.

ROBINSON (1969, 1976, 1979), en intégrant la théorie gène pour gène de FLOR (1942, 1955) a précisé certaines notions dans l'étude des pathosystèmes, en affirmant qu'en général la résistance avec interaction était monogénique alors que la résistance sans interaction était polygénique.

Les différentes définitions proposées par ces auteurs et par d'autres qui tentent de relier les mécanismes de résistance, leur déterminisme génétique chez la plante et l'épidémiologie des maladies, prètent souvent à confusion. Les assimilations telles que résistance complète équivalente à résistance monogénique ou résistance polygénique équivalente à résistance non spécifique sont souvent abusives. Par exemple, il existe une résistance monogénique partielle à *Helminthosporium turcicum* chez le maïs. En outre, il peut y avoir des interactions différentielles entre gènes mineurs de l'hôte et du parasite (PARLEVIET & ZADOCKS, 1977). Aussi, avons-nous tout d'abord essayé d'intégrer les principaux types de résistance et leur mécanisme chez la plante considérée individuellement contre les

Tableau X : Critères d'évaluation de la résistance aux maladies à virus transmises par insecte vecteur pour une plante individuelle permettant le choix d'une stratégie de lutte par résistance variétale

CRITERES	CLASSES	TYPE DE RESISTANCE	MECANISMES MIS EN EVIDENCE	CARACTERISTIQUES DU COMPLEXE		
				PLANTE	INSECTE	VIRUS
Interaction observable	oui non	spécifique générale	incompatibilité compatibilité	hôte différentiel	biotype	souche
Expression	évite tout contact avec le complexe insecte virus	esquive ou pseudo-résistance	.non coïncidence du stade sensible de la plante avec la période favorable des épidémies .réceptivité à la prémunition soit par protection croisée soit par antibiose	non hôte		
	Après contact avec le complexe insecte virus	complète	.Fuite de l'insecte (non préférence en situation de choix) .antibiosis très élevé provoquant la mort de l'insecte avant transmission .résistance à l'inoculation par injection du virus dans tissus non réceptifs .hypersensibilité (blocage de la migration du virus) .immunité (blocage de toute multiplication)	immune		avirulent
		partielle	.non préférence limitant le niveau d'acceptation par l'insecte .antibiosis provoquant une baisse de production d'insectes .infection, multiplication et invasion limitée du virus dans la plante (COOPER & JONES, 1983) .tolérance (SCHAFNER, 1971)	très sensible à très résistante	plus ou moins virulent	plus ou moins agressif
Déterminisme génétique	1 gène quelques gènes beaucoup de gènes	monogénique oligogénique polygénique	.ségrégation marquée et qualitative dans les descendances des croisements entre plants sensibles et résistants .variation continue dans la descendance entre résistant et sensible, résistance plutôt quantitative (GALLUM & KHUSH, 1981)	gène de résistance : .gènes majeurs .gènes mineurs		gène de virulence

insectes vecteurs, les virus et leur transmission (tableau X), en s'inspirant des travaux de VALES (1983, 1987) pour la Pyriculariose du riz. Une meilleure définition de notre pathosystème peut être obtenue afin de mieux concevoir les possibilités de la lutte génétique. Celle-ci nous amène alors à cerner nos objectifs de sélection pour la création de variétés résistantes.

3.2.2. Types de résistance et leurs mécanismes

* Pseudorésistance

Si l'on considère la résistance à la maladie virale et non seulement au virus, la notion d'esquive est à prendre globalement pour le vecteur, le virus et la transmission. Elle se rapproche de la notion de pseudorésistance définie par PAINTER (1951) pour les insectes. L'intérêt de la citer ici est dicté par le fait qu'elle peut être améliorée par sélection. La sélection pour la précocité peut par exemple permettre la non-coïncidence du stade végétal sensible avec les épidémies virales. La lutte par prémunition consiste à mettre un agent pathogène atténué en présence de la plante avant l'infection pour provoquer une résistance par protection croisée ou antibiose. Une sélection des gènes de réceptivité à la prémunition peut également améliorer le niveau de résistance d'une plante. A long terme, l'incorporation du génome d'isolats viraux atténués directement dans celui de la plante cultivée est aussi envisageable.

* Résistance complète

PAINTER (1951) sépare la résistance aux insectes en non préférence, antibiosis et tolérance.

La non préférence qui est le rejet par l'insecte d'une plante ne présentant pas les caractères attractifs d'hôte, peut permettre une résistance complète s'il arrête la relation insecte-plante avant la fin de la période nécessaire à l'inoculation.

L'antibiosis provoqué par une plante est l'ensemble des effets défavorables sur la biologie de l'insecte. Un niveau très élevé d'antibiosis, s'il provoque la mort du vecteur avant l'inoculation pourrait aussi s'apparenter à une résistance complète, mais la fréquence d'un tel phénomène est vraisemblablement très faible.

Deux phénomènes différents permettent d'obtenir une résistance complète au virus : l'hypersensibilité et l'immunité.

L'hypersensibilité est mise en évidence généralement par l'apparition de nécroses, mais ce caractère n'est pas obligatoire. La multiplication virale n'est pas réduite mais le virus est localisé et l'infection systémique bloquée souvent par la formation de barrières physiques (production de callose ou de lignine dans les plasmodesmes...).

L'immunité peut être apparentée, dans une certaine mesure, à une hypersensibilité très efficiente car il existe un blocage du transport du virus des points d'infection aux tissus sensibles, mais elle se différencie surtout selon RAGTLI (1967) par l'absence de toute multiplication. En pathologie végétale, elle correspond généralement à une incompatibilité du couple hôte-parasite.

Si tous les membres d'une espèce végétale sont immuns, on parlera alors de plante non hôte (COOPER & JONES, 1983 ; GOODMAN *et al.*, 1986). Si, au contraire, il existe, dans une même espèce des membres sensibles et immuns, on parlera alors de variétés immunes pour celle totalement résistante à l'infection virale.

Les types de résistance au niveau de l'insecte et du virus, étant identifiés, il faut également tenir compte de l'existence éventuelle des mécanismes de résistance dirigés spécifiquement contre la transmission. Ainsi, SHUKLE *et al.* (1987), dans le cas de la transmission du "barley yellow dwarf virus" (BYDV) par le puceron *Sitobion avenae* F. chez le genre *Agropyron*, viennent de mettre en évidence que l'insecte infectieux s'alimente sur la plante mais ne peut transmettre le virus par défaut de piqûre localisée au niveau des tissus du phloème, seuls réceptifs à l'infection.

* Résistance partielle

La non-préférence qui réduit le niveau d'acceptation par l'insecte et surtout l'antibiosis qui limite le développement de nombreuses populations de vecteur sont des mécanismes importants de résistance partielle.

Pour les virus les phénomènes de résistance partielle sont caractérisés, soit par une réduction du taux de multiplication, soit par celle de sa diffusion dans la plante.

Bien avant la compréhension des mécanismes de résistance, les sélectionneurs ont caractérisés ces niveaux de résistance (faiblement sensible à très résistant) par l'importance des symptômes. Ceci ne donne pas toujours une excellente expression du génotype. Ainsi, chez *Lycopersicon spp.*, le gène Tm-1 provoque la suppression des symptômes et de la multiplication du "tomato mosaic virus" (TMV) ; l'inhibition de l'accumulation virale est réalisée à 90-95 % chez les plants homozygotes et seulement à 65-75 % chez les hétérozygotes alors que la réduction des symptômes est identique (FRASER & LOUGHLIN, 1980). Une meilleure connaissance des mécanismes de résistance est donc souvent nécessaire pour une sélection plus efficace.

D'autre part, les mécanismes de résistances partielles semblent se différencier de ceux impliqués dans les réactions d'hypersensibilité. Par exemple, les protoplastes issus de variétés de concombre à résistance partielle conservent le niveau de résistance cellulaire de la variété d'origine dans le cas du "cucumber mosaic virus" (CMV). Par contre, la résistance au "tobacco mosaic virus" (TMV) conférée par un gène d'hypersensibilité, ne peut s'exprimer chez les protoplastes du tabac. Ainsi les mécanismes de résistance semblent différents, l'un s'exprimant au niveau cellulaire, alors que l'autre est un phénomène tissulaire (GOODMAN *et al.*, 1986).

La tolérance est la capacité d'une plante à supporter des populations élevées de ravageurs ou de pathogènes sans que les rendements en soient notablement affectés (PAINTER, 1951 ; SCHAFER, 1971). La tolérance au vecteur n'a pas d'intérêt car les dégâts directs sont faibles par rapport à la transmission de l'agent infectieux. La tolérance au virus est peu recherchée par les virologues du fait de la présence importante de source d'inoculum et du risque d'apparitions de souches plus agressives (MESSIAEN, 1981).

3.2.3. Objectifs de l'utilisation de la résistance

L'absence de lutte chimique efficace associée à son inadaptation en milieu paysan à faibles intrants rend cruciale l'obtention d'un niveau de résistance élevé et durable.

La résistance est dite durable si elle est utilisable suffisamment longtemps pour être valable économiquement (VALES, 1987), ce qualificatif étant hélas d'un usage rétrospectif. Il est très difficile de choisir *a priori* le type de résistance le plus approprié. En effet, la nécessité d'un niveau de résistance élevé est favorable à la recherche d'une résistance complète, mais par additivité de résistances partielles intervenant aux différentes étapes du processus infectieux, un excellent niveau de résistance pourrait également être obtenu.

Une résistance complète est souvent associée à un déterminisme monogénique. L'existence d'une interaction hôte- parasite peut provoquer ainsi l'apparition d'une pathogénie monogénique à évolution rapide qui réduit fortement la durabilité de la résistance. Le cycle succès-échec mis en évidence par ROBINSON (1976) pour les variétés de résistance monogénique avec interaction est alors souvent vérifié pour les parasites (MESSIAEN, 1981) comme pour les ravageurs (SAXENA & BARRION, 1985). Ainsi, la recherche de résistances partielles à déterminisme polygénique serait à privilégier.

Néanmoins, les virus disposent de peu de gènes, la quasi- totalité étant impliquée dans leurs processus vitaux. Les possibilités d'adaptation de leur pouvoir pathogène sont réduites d'autant. Malgré la variabilité des virus, leur faible pouvoir de recombinaison explique l'excellente résistance durable à ces derniers chez beaucoup de plantes cultivées (JOHNSON, 1981). Ceci est possible même dans le cas d'un déterminisme monogénique. Ces gènes de résistance sont alors qualifiés d'ultra forts, comme impossibles à surmonter par le parasite, les perturbations métaboliques qu'il devrait alors entraîner ne le rendant plus viable (MESSIAEN, 1981).

Ainsi, seule une excellente connaissance de chaque complexe "vecteur-agent infectieux" de l'épidémiologie de chaque maladie et de la disponibilité en sources de résistance permettent de proposer certaines stratégies privilégiant soit la résistance spécifique, soit la résistance générale.

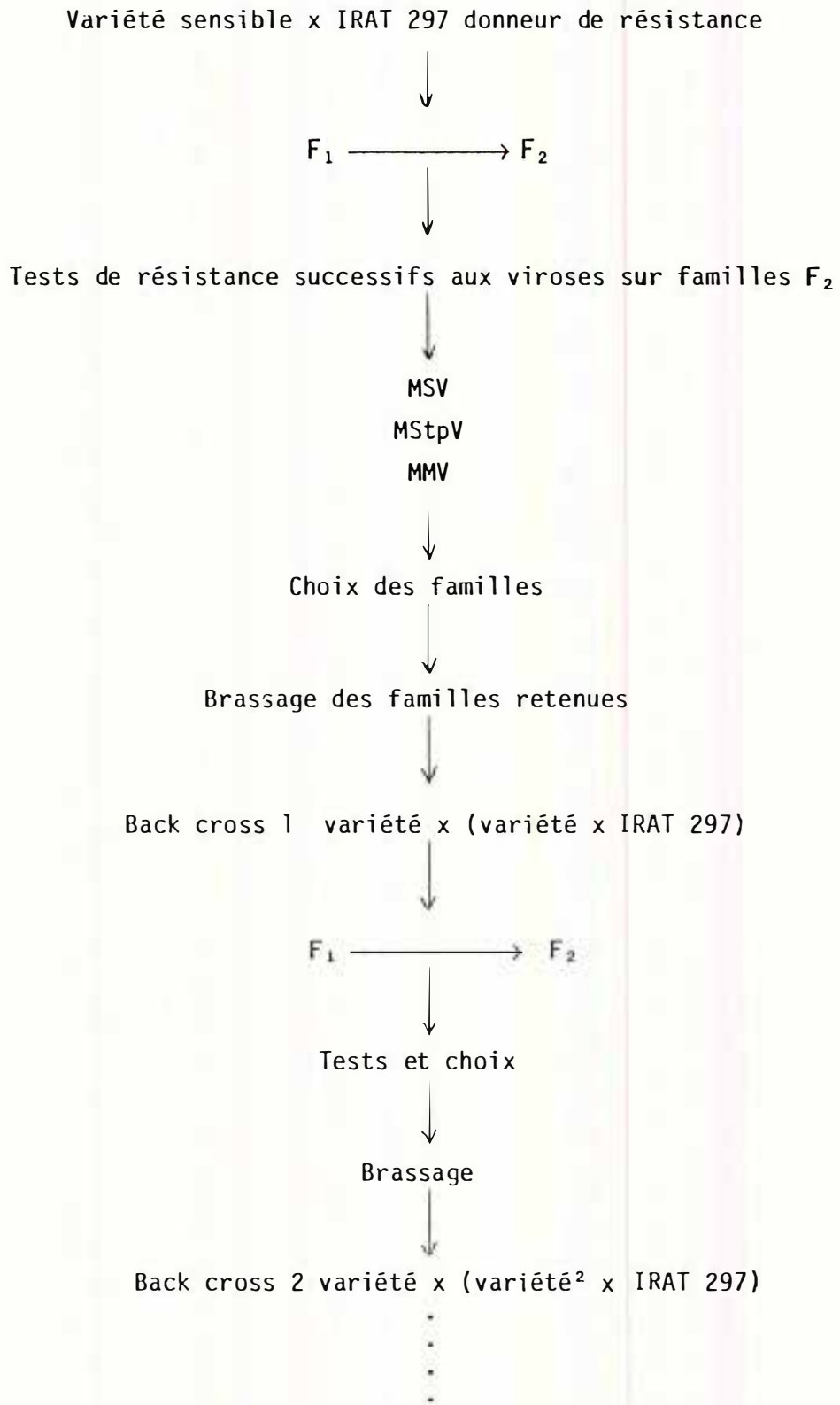


Fig. 16 : Schéma de sélection pour le transfert de résistance aux viroses.

3.2.4. Stratégie des méthodes de sélection

Avant d'aborder les méthodes de sélection, il est essentiel de distinguer la résistance individuelle des plants de la résistance de populations de plantes. Différents caractères quantitatifs au niveau de la parcelle permettent alors d'évaluer la résistance d'une variété qui associe des résistances partielles ou complètes. On peut parler de résistance au champ ou tolérancité (BUDDENHAGEN, 1981). Cette résistance au champ correspond aux résistances individuelles auxquelles s'ajoute la résistance collective définie par VALES (1987) comme la part de résistance exprimée par le groupe de plantes et non expliquée par les résistances individuelles. Ainsi, grâce à leur polymorphisme élevé, les variétés traditionnelles ont un niveau de résistance collective élevé.

Les deux méthodes de sélection sont appliquées principalement à l'amélioration du maïs :

- la sélection généalogique qui permet la création de lignées homozygotes et ensuite l'exploitation de l'hétérosis par leur croisement pour la fabrication d'hybrides.

- la sélection récurrente qui permet d'augmenter la fréquence des gènes favorables par effet cumulatif en réalisant des cycles successifs de sélection modérée.

La sélection généalogique (méthode "inbreeding-hybridation") permet un progrès génétique rapide au prix d'une perte importante de polymorphisme par élimination d'allèles n'entrant pas au moment du choix dans les associations de gènes favorables.

Par contre, la sélection récurrente permet de conserver une variabilité génétique élevée et favorise les recombinaisons génétiques dont les plus intéressantes seront sélectionnées. Des progrès génétiques importants peuvent être obtenus mais à plus long terme.

La sélection récurrente s'avère donc la plus adéquate pour créer des pools de résistance par amélioration de populations de base (GALLAIS, 1981).

C'est ainsi que, par exemple, l'IRAT a créé un composite donneur de résistance aux viroses (IRAT 297) après avoir regroupé différents écotypes des Mascareignes. La concentration de ces résistances par sélection récurrente est engagée en conditions naturelles et envisagée sous infestations artificielles (HAINZELIN & MARCHAND, 1986).

La création variétale pour le maïs en pays tempérés a principalement utilisé la sélection généalogique. Les variétés proposées sont donc des formules à base étroite qui exploitent la résistance individuelle. Par contre, en zone tropicale depuis les années 70, la plupart des programmes d'amélioration variétale du maïs font appel à la sélection récurrente. La sélection récurrente peut être appliquée selon plusieurs techniques (Epi à la ligne, test S1, test "top cross", famille "full sib", sélection réciproque) dont MARCHAND (1975) a décrit les avantages respectifs.

Dans le cadre de notre programme de créations variétales pour la multi-résistance, le schéma général suivant a été proposé (MARCHAND, comm. pers.) (fig. 16). Le transfert de résistance du composite local résistant (IRAT 297) à des variétés déjà améliorées mais sensibles a été préféré à l'amélioration générale du donneur de résistance. Cette voie semble la plus rapide et surtout permet de proposer une gamme de variétés beaucoup plus large. Ce schéma général nécessite de nombreuses mises au point méthodologiques.

Il faut tout d'abord s'assurer de la possibilité de transférer l'ensemble des gènes de résistance pour les trois viroses.

Ensuite, la recherche de plusieurs types de résistance doit se faire en essayant de minimiser les risques de masquage comme ceux provoqués par la résistance complète envers certaines résistances partielles.

Le nombre élevé d'étapes pour chaque cycle conduit à rechercher une réduction de leur durée respective. Les choix lors des criblages devront être réalisés précocement. Mais la sensibilité des plantes peut être très différente selon les stades végétatifs. Aussi, le choix de la date de notation doit-il être étudié précisément pour ne pas fausser l'évaluation des résistances.

La détermination des critères de choix et de l'intensité de sélection est également très délicate, que ce soit pour la création du donneur de résistance ou pour les criblages après les différents croisements avec le parent sensible.

Le donneur de résistance doit présenter un niveau de résistance élevé mais avec une base génétique suffisante pour chaque virose. Un compromis est encore nécessaire après chaque croisement avec le parent sensible, lors des criblages, pour retrouver un niveau de résistance suffisant sans trop réduire la variabilité génétique.

3.3. La Striure

3.3.1. Répartition géographique et importance des dégâts

La maladie de la Striure est présente essentiellement en Afrique au Sud du Sahara (BOCK *et al.*, 1974 ; FAJESIMIN *et al.*, 1984), dans les Mascareignes (RICAUD & FELIX, 1978 ; BAUDIN, 1976) ; en Inde (SETH *et al.*, 1972) et au Vanuatu où elle a été découverte sur *Digitaria* (DOLLET *et al.*, 1986) (fig. 10).

Cette maladie n'a jamais été décrite sur le continent américain d'où est originaire le maïs. Il y a un bon recoupement des aires de répartition de la Striure et de son vecteur principal *C. mbila* sauf au Vanuatu où bien que d'autres espèces de *Cicadulina* soient présentes (WEBB, 1987), un autre genre de Jasside est suspecté être l'insecte vecteur (PETERSCHMITT, comm. pers.).

Les pertes de rendement sont variables selon le stade d'infection allant de 25 % à 60 % selon GUTHRIE (1978). VAN RENSBURG & KUHN (1977) observent même une réduction logarithmique des pertes de rendement avec l'augmentation de l'âge de la plante au moment de l'infection.

De fortes épidémies se sont déclarées en 1983 et 1984 en Afrique. Au Togo (AGOSSOU, 1983), au Mali (VUONG, 1983), au Burkina Faso (SAUVAIRE, 1984), au Burundi (ZEIGLER, 1985) : de très importants dégâts avec des pertes totales de récoltes dans les régions les plus touchées ont été recensées. Celles-ci sont dues à une incidence très élevée de la maladie. STOREY (1925) notait déjà jusqu'à 75 % de plants atteints dans la région du Transvaal en Afrique du Sud. Lors des dernières épidémies, ZEIGLER (1985) évalue ce pourcentage à près de 100 % au Burundi.

3.3.2. Epidémiologie

Les épidémies de Striure sont très importantes dans les régions présentant une longue saison des pluies ou une double saison. Les semis tardifs réalisés juste avant la saison sèche sont les plus touchés (ROSE, 1983). Ces constatations sont à rapprocher avec des déplacements des cicadelles vectrices. ROSE (1974, 1978) montre que la progression de la maladie est arithmétique lorsque les densités de *Cicadulina* sont faibles. Dès que le taux d'infestation est supérieur à une cicadelle pour trois plants, il observe une progression exponentielle de la maladie. Les contaminations de plante à plante sont élevées et la répartition des plants atteints de Striure est agrégative, révélant des foyers d'infection.

De très nombreuses Poacées sont sensibles au MSV (tableau VI) et sont d'importants réservoirs du virus ; pourtant ROSE (1978) constate qu'une faible proportion d'émigrants en provenance de ces plantes spontanées sont infectieux, et que donc les céréales cultivées (blé, maïs)

PLANCHE III

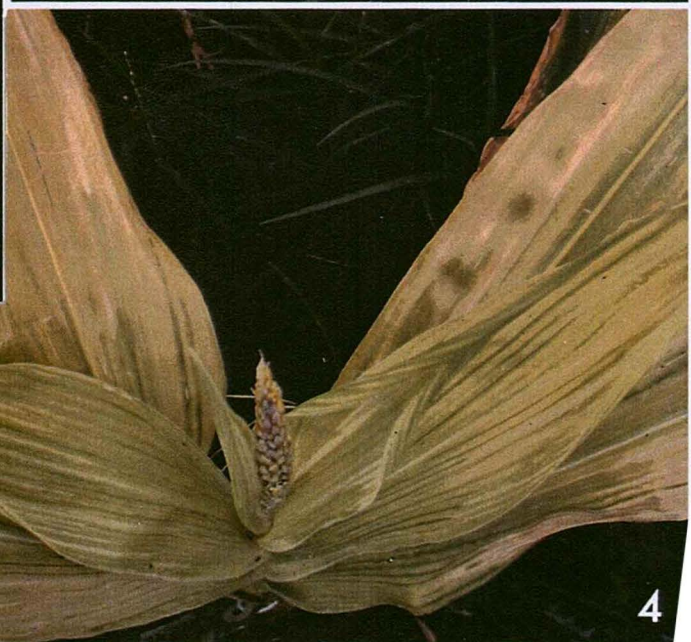
Photo 1 : Plant de la variété INRA 508 présentant des symptômes de Stripe 21 jours après une infection par le maïze chlorotic stripe virus réalisé en unité "insect-proof"

Photo 2 : Plant de la variété IRAT 297 présentant de larges bandes chlorotiques et une courbure de l'apex, symptômes classiques dues à une infection par le MStpV

Photo 3 : Plant de la variété INRA 508 présentant des symptômes de type chlorotic (MCStpV) : chlorose totale et nanisme très important

Photo 4 : Détail des symptômes provoqués par le MCStpV : chlorose généralisée avec apparition de quelques bandes vertes

Photo 5 : Plant de la variété INRA 508 infecté par le MMV (type symptomatologique dominant : MMV "broken")



seraient les principales sources de MSV au Zimbabwe. VAN RENSBURG & KUHN (1977) confirment que la maladie en Afrique du Sud est aggravée par la rotation de cultures de céréales sensibles.

3.3.3. Quelques méthodes de lutte

Dans certaines conditions, des modifications de techniques culturales peuvent être des moyens de lutte efficaces contre la maladie. Les cultures de céréales sensibles, légèrement décalées, successives, durant la période de maturité des Poacées sauvages sont à éviter (ROSE, 1978). L'établissement d'une zone vierge labourée sur une largeur de 10 m autour de la parcelle, peut limiter les vols à courte distance des vecteurs et réduire les infestations (GORTER, 1953). L'élimination des adventices et des pieds malades dans les cultures peuvent également réduire les contaminations secondaires mais elle doit être associée simultanément à un traitement insecticide. Très peu d'insecticides peuvent avoir une efficacité suffisante sur le vecteur pour permettre une réduction significative de l'importance des épidémies ; seul le carbofuran à 0,2 g de matière active par mètre dans la ligne de semis donne des résultats satisfaisants (DRINKWATER *et al.*, 1979).

3.3.4. La résistance variétale

La résistance contre le MSV a été recherchée dès 1920, non pas pour le maïs, mais pour la canne à sucre. Les hybrides, tel "UBA", présentant une proportion élevée de leur génotype provenant de *Saccharum officinarum*, étaient très sensibles. En effet, *S. officinarum* et *S. sinense* sont très sensibles au MSV, alors que *S. barberi* et *S. spontaneum* présentent des niveaux de résistance très élevés. Cette résistance a été transférée dès 1935 aux nouvelles variétés hybrides et celle-ci semble stable jusqu'à ce jour (STOREY & THOMSON, 1961).

La première source de résistance chez le maïs a été identifiée chez une variété originaire d'Argentine, le "Péruvien jaune". La résistance de la variété "Révolution" provenant de la Réunion fut identifiée une première fois par LECONTE (1974) au Togo. BOCK *et al.*, (1976) au Kenya, puis l'IITA au Nigéria (SOTO *et al.*, 1982) et DAMSTEEGT (1983) aux Etats-Unis confirmaient l'excellent niveau de résistance de cette variété. Une prospection de l'IRAT a été réalisée sur l'ensemble des Mascareignes pour regrouper des écotypes présentant une résistance génétique soit plus élevée soit plus variée que celle de "Révolution". Ces écotypes ont été brassés selon l'"irish method" à trois reprises, permettant la création d'un composite résistant IRAT 297 (HAINZELIN & MARCHAND, 1986). Depuis, deux nouvelles sources de résistance ont été découvertes: "IB32" au Nigéria (SOTO *et al.*, 1982) et "HASR" au Burundi (MALITHANO *et al.*, 1988).

Les premières études de l'hérédité génétique du MSV ne donnent pas des résultats toujours concordants. Ainsi, chez la variété péruvienne jaune, la résistance serait déterminée par un gène majeur associé à plusieurs gènes mineurs modificateurs (STOREY & HOWLAND, 1967). LECONTE (1974) pense que la résistance de "Révolution" est monogénique à caractère dominant. SOTO *et al.*, (1982) confirment ce déterminisme et obtiennent, dans une génération d'autofécondations, une augmentation de la fréquence de résistance de 3 % à 84 %. Par contre, pour BOCK (1976) la résistance de "Révolution" serait principalement gouvernée par un gène récessif.

Les observations faites en conditions naturelles à la Réunion sur les descendances de "Révolution" avec des variétés sensibles mettent en évidence le caractère polygénique de la résistance (MARCHAND, comm. pers.).

Trois gènes majeurs et plusieurs gènes mineurs sont identifiés par TANG & FAJEMISIN (1988) chez "IB32" alors que MALITHANO (1988) trouve un gène majeur et plusieurs gènes mineurs modificateurs dans "TZSRY" issus vraisemblablement de "Révolution" et "IB32", et un seul gène majeur dans "HASR".

Quelques divergences peuvent être constatées selon les sources de résistance, mais également pour les mêmes origines, selon les différents auteurs. Deux raisons principales peuvent être avancées :

- l'existence d'une grande variabilité du MSV,

- une augmentation de la résistance avec le vieillissement des plants, qui rend difficile les observations faites en conditions naturelles.

Les travaux de STOREY & HOWLAND (1967) et de BOCK (1980) ont été les premiers réalisés avec des infestations artificielles utilisant des *C. mbila* infectieuses sous serres.

A partir de 1975, l'IITA a fortement développé et amélioré les techniques d'élevage de *C. triangula*, puis les infestations au champ dès 1977 (DABROWSKI, 1985), en obtenant des taux d'inoculations d'environ 90 % (TANG & FAJEMISIN, 1988).

L'existence d'une probabilité d'échecs des inoculations et la recherche d'une résistance durable ont fait renoncer de nombreux chercheurs à sélectionner pour l'immunité, dont BOCK (1980) a remarqué l'importance dans les lignées issues de "Révolution". La sélection pour la résistance partielle nécessite des choix à partir de grilles de notation. Celles-ci sont parfois difficilement reproductibles et les effectifs de plants sensibles et résistants s'en trouvent modifiés.

La création variétale s'est largement développée grâce aux facilités de transfert de cette résistance (LECONTE, 1974 ; BOCK, 1980 ; SOTO *et al.*, 1982). L'IITA, surtout, propose de nombreuses variétés de populations tropicales ainsi que des lignées et hybrides résistant au MSV. En association avec le CIMMYT depuis 1980, une conversion des populations de base est engagée par cet institut (TANG & FAJEMISIN, 1988).

3.4. Le Stripe

3.4.1. Répartition géographique et importance de la maladie

Le Stripe est réparti dans toutes les régions tropicales où sont importantes la culture du maïs et la présence de *P. maidis* (fig. 11).

Bien que la maladie ait été mise en évidence en 1929 dans l'océan Indien (SHEPHERD, 1929), en 1936 en Afrique (STOREY, 1936), en 1974 en Amérique (TRUJILLO *et al.*, 1974) et en 1981 en Australie (GREBER, 1981), son incidence économique est encore très mal connue.

Les infections précoces sur maïs provoquent la mort des plants et celles plus tardives entraînent jusqu'à 80 % de pertes de rendement par rapport aux pieds sains (VARON DE AGUDELO *et al.*, 1983).

KULKARNI (1973) observe également la mort très rapide des plants lorsque le MStpV est associé au MSV.

GREBER (1981) note d'importants pourcentages d'infection pouvant atteindre 50 % dans les champs de maïs doux au Queensland en Australie. Dans l'océan Indien, de forts pourcentages d'attaque sont également signalés à la Réunion (ETIENNE & RAT, 1973 ; DELPUECH, 1985) alors qu'à Maurice ils restent très faibles (AUTREY, 1983). Au Vénézuéla, LASTRA (1977) jugeait l'incidence économique du MStpV négligeable en 1976, alors qu'en 1983, il considère la virose comme le premier problème pathologique sur maïs (LASTRA & CARBALLO, 1983). En Floride, le MStpV est de loin le virus le plus fréquent sur maïs, 30 % des plants pouvant être atteints (FALK & TSAI, 1985).

3.4.2. Epidémiologie

La gamme d'hôtes du MStpV est très restreinte : onze Poacées ont été répertoriées dont sept de la tribu des Andropogonoideae (tableau IX). C'est surtout *Rottboellia exaltata*, adventice largement répandue en zone tropicale, qui peut jouer un rôle épidémiologique important comme réservoir de la maladie. En Floride, les pics de populations de *P. maidis* sont observés durant l'été et l'incidence du MStpV est la plus élevée à la fin de cette saison (FALK & TSAI, 1985). A la Réunion, aucune relation nette entre le nombre de vecteurs et importance de la maladie n'est mise en évidence. La répartition en foyers des plants virosés reflète la distribution agrégative des vecteurs et leur comportement sédentaire (DELPUECH, 1985).

3.4.3. Méthode de lutte

P. maidis est infecté naturellement par de nombreux procaryotes (AMMAR *et al.*, 1987 ; FALK & TSAI, 1986). Certains sont très pathogènes. Leur utilisation en lutte biologique pour réduire les populations de vecteur pourrait être envisagée.

3.4.4. Résistance variétale

GREBER (1981) a testé de nombreuses lignées et hybrides de maïs et sorgho. Aucune résistance n'a été détectée mais des différences d'intensité des symptômes sont observées. L'échec de la transmission mécanique sur les cultivars vénézuéliens alors qu'elle est possible sur le maïs doux suggère à LASTRA & CARBALLO (1985) l'existence d'une certaine résistance au MStpV dans ce matériel. ETIENNE & RAT (1973) mettent en évidence la résistance du composite local "Revolution" au complexe viral de la Réunion. Une résistance au MStpV est donc suspectée.

3.5. La Mosaïque

3.5.1. Répartition géographique et importance de la maladie

La Mosaïque du maïs est présente dans toute la zone tropicale, sur l'ensemble des continents sauf l'Australie (fig. 11).

Elle a d'abord été décrite à Hawaii (KUNKEL, 1921) puis en Amérique du Sud, au Vénézuéla (HEROLD, 1960), ensuite en Afrique, au Kenya (KULKARNI, 1973) et enfin en Inde (CHATTERJEE & NIMBALKAR, 1977). Pourtant largement signalé, le MMV semble provoquer des dégâts graves uniquement dans certaines régions précises. Des épidémies importantes ont été mises en évidence à Hawaii (KUNKEL, 1921 ; BREWBAKER, 1979) au Mexique où jusqu'à 70 % des plants peuvent être atteints (ROCHA-PENA *et al.*, 1984) ou au Vénézuéla (LASTRA & TRUJILLO, 1976) avec également plus de 60 % de plants infectés. La maladie provoque une réduction importante des entre noeuds, le maïs infecté assez précocement atteint rarement 50 cm et ne produit pas d'épis (BREWBAKER, 1979). AUTREY (1984) observe jusqu'à 60 % de baisse de rendement.

3.5.2. Epidémiologie

Les régions assez chaudes et humides où la culture du maïs est pratiquée sans longue interruption sont les plus favorables aux épidémies de MMV (BREWBAKER, 1979).

Néanmoins, les températures élevées supérieures à 30°C, réduisent l'incidence du MMV car elles sont néfastes au vecteur (TSAI & WILSON, 1986) et bloquent l'apparition des symptômes chez les plantes infectées (AMMAR *et al.*, 1987).

Plusieurs hôtes du MMV et de *P. maidis*, comme *Rottboellia exaltata* ou le sorgho, pourraient jouer un rôle important de plante réservoir (BREWBAKER, 1979).

La répartition de la maladie au sein des champs de maïs est hétérogène. L'incidence de la virose décroît du bord vers l'intérieur des parcelles (WOLFENBARGER *et al.*, 1976).

3.5.3. Méthodes de lutte

A Hawaii, la lutte biologique a été tentée pour réduire les populations de *P. maidis*. L'utilisation de mirides prédatrices d'oeufs, comme *Cyrtorhinus mundulus* (VERMA, 1955) ou *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter (NAPOMPETH, 1973) a donné des résultats beaucoup moins intéressants que ceux obtenus pour *Perkinsiella saccharicida*, vecteur de la maladie de Fidji sur la canne à sucre. Des traitements insecticides déclenchés à partir d'un seuil de nuisibilité ont été proposés pour les cultures à haut rendement (maïs doux et production de semences) (NISHIDA, 1978).

3.5.4. Résistance variétale

La résistance au MMV a été découverte vers 1910 à Hawaii dans un écotype originaire de Cuba (BREWBAKER, 1979). Cette origine de la résistance est confirmée par le fait que tous les écotypes des Caraïbes testés sont très résistants alors que la plupart des écotypes d'Amérique Centrale et Andine sont très sensibles (BREWBAKER, 1979). Le déterminisme de cette résistance serait monogénique à dominance partielle, la résistance chez les hétérozygotes n'étant que partielle (BREWBAKER & AQUILIZAN, 1965). Sur un nombre très élevé de plants, 98 % d'entre eux présentent des symptômes chez les homozygotes sensibles et seulement 15 % avec des symptômes atténués chez les homozygotes résistants (BREWBAKER, 1979). Le gène de résistance (MV) a pu être transféré chez de nombreuses variétés et hybrides commerciaux permettant la production dans des zones infectées par le MMV (BREWBAKER, 1974).

Un niveau de résistance partielle a également été observé chez la variété POEY par LASTRA (1977) au Vénézuéla. AUTREY (1983) montre que la résistance aux trois types symptomatologiques est corrélée et met en évidence l'existence d'un niveau de résistance élevé dans un hybride local issu du croisement d'une lignée de Maurice (M23) et d'une lignée de Rodrigues (R14).

CHAPITRE IV : LES TECHNIQUES

1 - TECHNIQUES DE PIEGEAGE

1.1. Généralités

Le choix d'une technique de piégeage doit être fait en tenant compte principalement des critères suivants :

- type d'étude envisagée (inventaire, dynamique des populations, seuil de nuisibilité...) qui déterminent la précision des résultats nécessaires,
- moyens en matériels et en main d'oeuvre disponibles
- comportement des insectes étudiés.

Des études approfondies de dynamiques des populations ont été réalisées respectivement par ROSE (1971) et OKOTH (1985) pour *C. mbila* et par NAPOMPETH (1973) et DELPUECH (1985) pour *P. maidis*. Le but de notre travail est surtout de connaître l'importance des infestations au champ en fonction de la saison de culture. Les premiers vecteurs arrivant sur les parcelles sont responsables des infestations virales primaires, dont dépend principalement le rendement final de la culture. Aussi, est-ce seulement le nombre d'insectes présents sur la culture avant l'obtention d'une première génération sur celle-ci qui nous intéresse et non le suivi du développement des populations d'insectes au sein de celle-ci. Si la méthode absolue n'est pas obligatoirement nécessaire, une excellente méthode relative reproductible est recherchée pour pouvoir apprécier les variations saisonnières.

L'essentiel de nos travaux se faisant en conditions artificielles, seuls des moyens faibles mais réguliers ont pu être disponibles pour cette étude. Ainsi, la taille des parcelles, le nombre des interventions et les temps de piégeages ont du être fortement limités pour être réalisables à un rythme hebdomadaire.

P. maidis est un insecte peu mobile et peu farouche, le comptage visuel direct en prenant certaines précautions est la technique la plus adéquate pour évaluer les populations d'adultes. Comme pour les travaux de NAPOMPETH (1973) et de DELPUECH (1985), elle a été préférée.

C. mbila a une excellente capacité de vol : elle se déplace beaucoup dans les parcelles de maïs où son repérage est délicat. L'aspirateur DVAC et un type de piège à émergence mis au point par DABROWSKI (1983) semblent les techniques relatives présentant le biais le plus faible.

1.2. Dispositif expérimental

Deux points d'essai ont été choisis : la station de Ligne-Paradis à Saint-Pierre et celle de Petite-France.

A Saint-Pierre, la même parcelle a été utilisée pendant toute la durée de l'étude. Elle permet la disposition des parcelles élémentaires perpendiculairement à l'orientation des vents dominants (fig. 8).

Afin d'évaluer également la résistance aux viroses en conditions naturelles, les deux variétés suivantes ont été choisies : "INRA 508", hybride tempéré, notre témoin de sensibilité et "IRAT 297" composite local, le donneur de résistance du programme de transfert variétal.

Des semis hebdomadaires de deux parcelles pour chaque variété sont réalisés. Chacune comporte 5 rangs de 5 m espacés de 0,80 m soit 21 plants par ligne, avec un plant tous les 25 cm. Le champ est partagé dans sa largeur (perpendiculaire au vent dominant) en bande de semis. Une bande dans laquelle les parcelles sont disposées en randomisation totale contient trois semis hebdomadaires.

Ce dispositif a du être simplifié à Petite-France : les semis sont réalisés mensuellement à raison d'une parcelle par variété.

La préparation du sol est effectuée par une charrue à disque, l'affinage par deux passages de Cover-Crop. Le semis est manuel, trois graines sont déposées dans chaque poquet. Au moment du semis, un traitement herbicide est effectué avec du metachlor à 1,98 kg par hectare (Primextra), de

l'atrazine à 1,02 kg par hectare et du paraquat à 0,2 kg par hectare (Gramoxone). Une fertilisation minérale (engrais complet NPK dans les proportions de 16/11,5/25 S) est également apportée à la dose de 500 kg par hectare. Une couverture complète d'irrigation par aspersion assure 2 arrosages par semaine soit un apport hebdomadaire de 30 mm d'eau.

1.3. Piégeage de *C. mbila*

L'évaluation de la population de *C. mbila* est réalisée une seule fois pour chaque date de semis. Elle est faite 25 jours après le semis le matin entre 7 et 9 heures par des journées ensoleillées et en l'absence de vent.

Les captures ont été réalisées jusqu'au mois de mai 1986 avec un piège type "piège à émergence" mis au point par DABROWSKI (1984). Il consiste en une armature de 1,25 x 1,25 x 1,25 mètre sur laquelle on pose une toile noire avec une ouverture pour s'y glisser et à l'opposé une face en tissu mousseline permettant le passage de la lumière. Son utilisation nécessite une approche méticuleuse face au soleil et au vent de la zone de capture. Le piège est alors très rapidement posé au sol en vérifiant immédiatement l'étanchéité sur l'ensemble de la base du tissu. Puis on s'introduit à l'intérieur pour aspirer les cicadelles toutes rassemblées, de par leur fort phototactisme positif, sur la face en tulle. L'efficacité de cette technique a été montrée par les travaux de l'IITA (DABROWSKI, 1983, OKOTH & DABROWSKI, 1987).

De mai à octobre 1986, nous avons comparé son efficacité à celle de l'aspirateur DVAC ; elle est équivalente voire supérieure dans certains cas où les captures au DVAC doivent être transformées (ROSE, 1973) pour obtenir des densités égales. Pour être reproductible, cette technique doit être réalisée très précautionneusement et l'absence d'un fort ensoleillement ou l'existence d'une végétation trop dense réduit fortement son efficacité. Néanmoins, elle est peu rapide et seulement trois piégeages sont réalisés en différents points de la parcelle.

L'aspirateur DVAC mis au point par DIETRICK *et al.* (1959) a été utilisé depuis mai 1986 jusqu'à la fin de cette étude (planche IV). En effet, il permet de capturer les cicadelles sur l'ensemble de la parcelle dans un temps relativement court. Son efficacité a été démontrée dans la récolte des cicadelles par rapport à d'autres techniques comme celle du filet fauchoir (CALLAGHAN *et al.*, 1966). Vingt-cinq jours après semis, la taille des plants de maïs permet de réaliser une aspiration sur l'ensemble de la plante en ne modifiant pas l'orientation du cône terminal sur toute la longueur du rang. Ceci permet d'optimiser l'efficacité de capture. L'utilisation d'un cône de 25 cm de diamètre est le meilleur compromis entre surface et intensité d'aspiration. L'appareil doit être réglé à un débit d'aspiration constant. L'utilisateur doit se déplacer régulièrement et assez lentement à une vitesse d'environ 1,8 km/h. Grâce à son efficacité pour certaines espèces, la technique de piégeage au DVAC peut être considérée comme une méthode absolue (DIETRICK *et al.*, 1960).

Pour *Cicadulina*, ROSE (1971) effectue trois passages successifs sur les mêmes plants et applique la correction de KONO (ROSE, 1973) pour estimer la population théorique :

$$PE = \frac{n_2^2 - (n_1 \times n_3)}{(2 \times n_2) - (n_1 + n_3)} \quad (1) \quad CP = \frac{PE}{N} \quad (2)$$

PE = population totale estimée par parcelle

n_1, n_2, n_3 sont les nombres d'insectes capturés

cumulés après les 1er, 2è et 3è passage de DVAC

N = nombre total de plants par parcelle

CP = Nombre de *Cicadulina* par plant.

Nous avons donc réalisé trois passages sur l'ensemble de la parcelle et appliqué la formule de KONO car en présence de fortes densités de *C. mbila*, quelques insectes sont encore capturés au troisième passage, ce qui montre l'absence d'efficacité totale de cette technique. Cette valeur est divisée par le nombre total de plants afin de donner une unité en cicadelles par plant dont la signification épidémiologique est importante et sera aisément comparée à l'incidence de la Striure ou à l'infestation par *P. maidis*.

PLANCHE IV

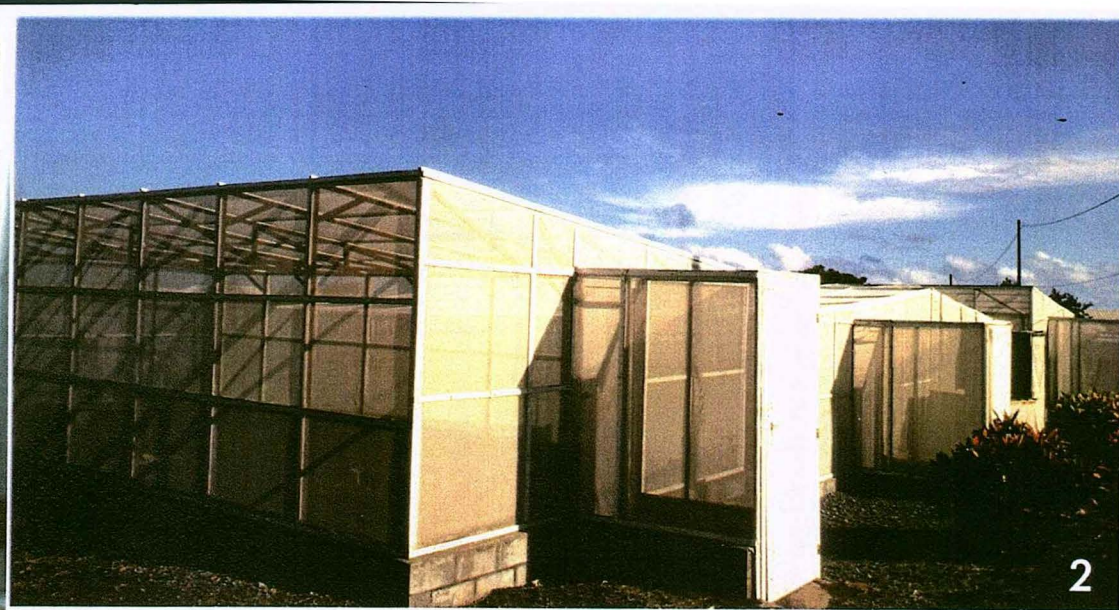
Photo 1 : Serre chapelle utilisée pour l'élevage de masse de *C. mbila* et *P. maidis*, et dans son prolongement le tunnel pour la culture des plants en conditions "insect-proof"

Photo 2 : Quatre unités "insect-proof" utilisées pour les infestations artificielles de *P. maidis*

Photo 3 : Grande cage pour l'élevage de masse de *C. mbila* ou *P. maidis* (contenant ici 25 pots avec du *Z. diploperennis*)

Photo 4 : Petit pot pour l'expérimentation contenant un plant de la variété INRA 508 surmonté d'une bonnette

Photo 5 : Piégeage des Auchenorrhynches à l'aide de l'aspirateur "DVAC" sur une parcelle de *Setaria sp.*



Pour transformer le nombre de captures réalisées au piège à émergence à un nombre de *Cicadulina* par plant, la formule est la suivante :

$$PE = (n_4 + n_5 + n_6) \times 5,33 \quad (3) \quad CP = \frac{PE}{N} \quad (2)$$

n_4, n_5, n_6 sont le nombre de *Cicadulina* capturées aux 1er, 2è et 3è piégeages en 3 endroits de la parcelle.
5,33 est le coefficient de correction pour rapporter la population à la surface totale de la parcelle.

L'avantage de ces deux techniques de piégeage est également de pouvoir récolter facilement des insectes vivants. Ceux-ci peuvent alors être déposés sur plant sensible pour connaître le taux d'insectes infectieux ou actifs après une acquisition alimentaire préalable. Certains sont alors conservés pour enrichir les élevages artificiels.

1.4. Evaluation des densités de population de *P. maidis*

Son caractère sédentaire et sa faible tendance à se disperser, même lors de perturbations importantes, font de *P. maidis* un insecte facile à dénombrer directement au champ. D'autre part, son allure caractéristique le rend très reconnaissable en culture de maïs où seuls *Dicranotropsis muii* et *Perkinsiella saccharicida* peuvent éventuellement être confondus avec lui. Mais leur extrême rareté de ces derniers face à l'abondance de *P. maidis* limite les risques d'erreurs. Le comptage est réalisé au moins un jour après le démariage et un jour avant le passage de l'aspirateur DVAC. Il est réalisé plant par plant sur l'ensemble de la parcelle en avançant face au soleil et au vent. Ceci permet de connaître, en plus du nombre de *P. maidis* par parcelle, la répartition de l'insecte dans celle-ci. La faible taille du maïs 25 jours après son semis permet un dénombrement très fiable et rapide, la majorité des insectes adultes étant massés dans le cornet ou à la base de la tige.

2- LES TECHNIQUES D'ELEVAGE ET DE CULTURE

2.1. Technique de culture

L'élevage de masse comme les essais pour les études biologiques ou de transmission virale nécessitent une culture des plante hôtes dans d'excellentes conditions sanitaires et agronomiques tout en limitant les coûts en main d'oeuvre.

2.1.1. Amélioration des techniques de culture en pot

L'utilisation de la terre de l'île pour les cultures en pot ne donne pas satisfaction car elle pose des problèmes de carences (malgré différents amendements) et des problèmes pathologiques (malgré une pasteurisation). Le sol utilisé est un andosol, sol organique qui se caractérise par un matériau original volcanique et a été formé par un climat humide peu contrasté. Sa densité élevée et sa porosité faible entraînent une certaine compacité et donc une aération faible. En pots, soumis à des arrosages fréquents, il provoque une asphyxie racinaire des plantes. La substitution partielle ou totale par d'autres substrats a été recherchée pour obtenir une composition plus favorable.

Les substrats disponibles dans l'île sont principalement :

- la pouzzolane : scories volcaniques de structure alvéolaire, matériau à forte porosité grossière et fermée, à faible rétention d'eau et forte aération (MOINEREAU & HERMANN, 1981).

- la magaline : compost végétal fermenté à base principalement de bagasse (résidu de canne à sucre) et de fumier.

L'utilisation d'un substrat inerte jouant un rôle de support, nécessite une alimentation de la plante par solution fertilisante.

Un essai a permis de comparer deux substrats :

- l'un avec 70 % de pouzzolane et 30 % de magaline,
- l'autre avec 50 % de pouzzolane, 25 % de magaline et 25 % de terre locale.

les deux combinés soit avec de l'eau, soit avec deux solutions fertilisantes à deux concentrations d'emploi différentes.

La variété de maïs IRAT 143 a été cultivée en pot avec irrigation localisée selon les différentes combinaisons. Pour les élevages, il est nécessaire d'obtenir des plants âgés de 60 jours maximum. Ainsi, à floraison, la hauteur des plants, le diamètre des tiges et les poids frais ont été mesurés pour le choix du substrat et de la solution fertilisante.

Le mélange sans terre donne des résultats légèrement inférieurs. Cependant avec la solution fertilisante "Saingral" (NPK : 11,6-9-26) à 0,1 gramme par litre, la différence est faible et non significative. Cette combinaison a donc été choisie pour toutes les cultures car elle permet de s'affranchir de l'utilisation de terre, limitant ainsi les risques pathologiques.

Deux types de conteneurs en matière plastique sont utilisés :

. Des pots de 5 l, hauts et carrés, pour obtenir un bon drainage et limiter les pertes de place sont utilisés en cage d'élevage.

. Des pots de 0,75 l sont utilisés pour les essais de transmission et les études en chambres climatiques.

2.1.2. Système d'irrigation fertilisante

Le système central d'irrigation fertilisante est commun à l'ensemble des cages d'élevage, le tunnel de culture et les unités "insect-proof".

Il est composé d'un système de régulation de pression (à 1,4 kg) et de filtration, d'une pompe doseuse et d'un module de programmation. Un programmeur journalier permet le déclenchement général des irrigations. Les durées spécifiques d'arrosage sont réglables pour 12 secteurs différents.

Trois arrosages journaliers sont programmés, le tunnel de culture pendant 20 mn (par stratojets d'un débit de 20 l/h), les cages d'élevages pendant 3 mn (goutteurs "multisorties" à 2,5 l/h) les unités "insect proof" de 5 à 30 mn selon le stade végétatif du maïs (goutteur à 2 l/h).

2.1.3. Culture en condition "insect-proof"

Montée sur une dalle en béton, une serre tunnel (6,40 m x 20 m) avec couverture en polyéthylène à double paroi, permet la culture des plants avant leur utilisation. La réalisation de deux sas en tissus "insect-proof" aux extrémités, et d'une rigole anti-fourmis, ainsi que des traitements insecticides hebdomadaires aux abords réduisent fortement les risques de pénétration d'insectes. L'irrigation est réalisée par aspersion et une ventilation dynamique permet d'éviter les surchauffes.

Cette serre est placée juste à l'arrière du bâtiment d'élevage ce qui rend le transport des pots sur un chariot rapide et limite les possibilités de contamination.

2.2. Techniques d'élevage

2.2.1. Le local d'élevage

Le bâtiment, initialement un séchoir à tabac de 20 m de long sur 6 m de large, a été modifié pour cet usage. Des ouvertures par naco sur une hauteur de 1,70 m sur toute la longueur des côtés, la

pose d'une couverture translucide sur la moitié de la toiture, ainsi qu'une ventilation dynamique ont été réalisées.

En fonction des résultats acquis sur la biologie des deux vecteurs et la climatologie du site, les caractéristiques d'un nouveau bâtiment d'élevage pour cicadelles ont été établies. Nous avons choisi une serre chapelle de 6,40 m de large sur 20 m de long. Les rives et pignons sont couverts en polyester semi-rigide tandis que pour la couverture un film polyéthylène double paroi gonflable limite les échanges thermiques (effet de serre le jour et refroidissement nocturne). Cette unité est équipée d'un système "cooling" sur un pad échangeur de 13 m², de 2 ventilateurs de 35 000 m³/h et d'un chauffage à air pulsé d'une puissance de 25 000 Kcal par heure (planche IV). Ceci permet une excellente régulation de la température en hiver comme en été. De plus, on dispose d'un ouvrant continu de faitage avec commande manuelle, comme sécurité en cas de panne électrique, pour éviter toute surchauffe.

Trois rangées parallèles de 15 cages sont disposées longitudinalement. L'élevage de *P. maidis* est réalisé dans les cages les plus proche du "cooling" alors que celui de *C. mbila* est à l'autre extrémité pour exploiter au mieux le gradient de température (environ de 3°C), *P. maidis* ayant un optimum de température légèrement plus bas que *C. mbila*.

2.2.2. Les cages

Pour l'élevage de masse et les études de comportement sur différentes plantes hôtes, des cages d'1 m² à la base et 1,5 m de haut sont utilisées (planche IV).

Leur structure est entièrement métallique avec un fond en tôle zinguée. Un tissu polyester, enduit de PVC présentant une ouverture de maille de 0,35 mm, est utilisé comme couverture. Il est fixé à la base des cages par une bande "Velcro" qui permet une fermeture hermétique et facilite le déshabillage des cages lors des désinfections. Deux ouvertures d'un mètre de haut sont ménagées sur deux faces opposées pour faciliter toutes les opérations. Chaque cage contient 25 pots de 5 l dont l'arrosage est assuré par une ligne centrale de 5 goutteurs "autorégulant multipots" à 5 sorties reliées au système central d'irrigation fertilisante.

2.2.3. Cycle de production

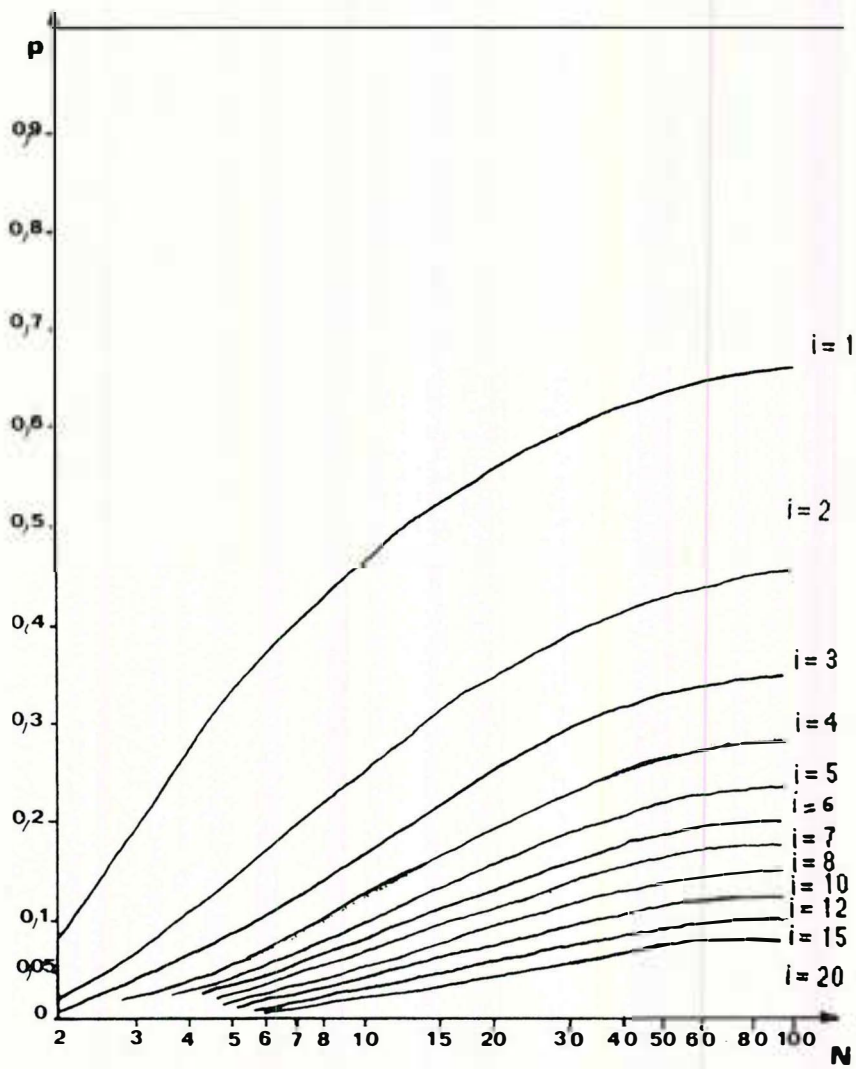
En fonction des données bibliographiques et de nos premiers résultats, des conditions standardisées ont été choisies. Le nombre d'adultes pour l'obtention des oeufs est de 2500 pour *C. mbila* et de 1000 pour *P. maidis* par cage pour une durée de ponte de 7 jours. Selon les besoins, soit en général au moins une fois par cycle d'élevage, on procède au renouvellement des plants. Les vieux plants sont coupés et déposés au milieu de la végétation dans les nouveaux pots. Les adultes de *C. mbila* et les larves âgées de *P. maidis* sont récoltées à l'aspirateur ménager. Celui-ci est muni d'un embout spécial permettant la fixation de boîtes plastiques cylindriques de 10 cm de hauteur et 5 cm de diamètre, à fond en tissu polyester. Les insectes sont aspirés et capturés dans ces boîtes et peuvent alors servir soit aux infestations, soit aux expérimentations, soit au renouvellement de l'élevage. Pour faciliter les captures, la cage est recouverte d'un tissu opaque sur trois faces. Les insectes présentant un fort phototactisme positif se regroupent sur la face éclairée.

2.2.4. Mesures phytosanitaires

Malgré la culture en tunnel "insect-proof" et la désinfection des cages après chaque cycle, le développement dans les cages de différents prédateurs ou compétiteurs ne peut être entièrement évité. Les principaux intrus rencontrés et posant des problèmes sont :

- les acariens phytophages. Le traitement avec un acaricide spécifique (cyhexatin) permet un excellent contrôle sans provoquer de surmortalité chez les cicadelles.

- les pucerons, plus particulièrement *Rhopalosiphum maidis*, Fitch et *R. padi* durant la saison froide. Aucun Aphicide n'est suffisamment spécifique et des méthodes de lutte biologique sont employées :



N = Nombre total de plants testés.
 P = Probabilité théorique de transmission.
 i = Nombre d'insectes par plant.

Fig. 17 : Valeurs de i qui donnent la variance d'erreur minimum dans l'espace des paramètres $p \times N$
 d'après MONESTIEZ & LABONNE (1981)

- . par prédation avec *Scymnus* (*Scymnus*) *constrictus* (Mulsant) (Coccinellidae)
- . par parasitisme avec *Aphelius colemani* Viereck très efficace, si l'on n'introduit pas son hyperparasite *Cyrtophagus africanus* Gahan.

- Les thrips (en particulier *Caliothrips insularis* Hood) se développent préférentiellement sur les feuilles inférieures des plants. Celles-ci sont coupées dès la découverte des thrips pour limiter leur population.

- différentes espèces d'araignées pour lesquelles l'élimination manuelle est actuellement le seul moyen de lutte

- deux espèces de mirides prédateurs d'oeufs de *P. maidis* sont également à éliminer manuellement très rapidement.

3 - TECHNIQUES D'INFESTATION

Les infestations artificielles sont utilisées pour différentes études comme la détermination de la capacité intrinsèque de transmission des populations de vecteurs, l'étude de l'agressivité des isolats viraux et enfin pour la caractérisation de la résistance dans le matériel végétal.

Selon les objectifs d'étude, l'unité expérimentale (généralement un plant) peut être infestée par un ou plusieurs insectes vecteurs. La capacité de transmission de chaque insecte peut *a priori* être considérée comme un événement indépendant aussi la probabilité d'un plant d'échapper à l'inoculation est :

$$H = (1 - p)^i \quad (4)$$

avec p = probabilité de transmission par un insecte
 i = nombre d'insectes par plant

On peut ainsi calculer la réussite théorique d'une infestation si p est connu et choisir le nombre d'insectes à déposer par plant en conséquence.

Lorsque l'on veut estimer p , le nombre d'insectes à déposer par plant doit être choisi de manière à réduire la variance de l'estimateur et du biais inhérent au mode de détermination de p^* (estimation de p)

$$p^* = 1 - (1 - PV/PT)^{1/i} \quad (5)$$

PV = nombre de plants virosés
 PT = nombre de plants testés

SWALLOW (1985), MONESTIER & LABONNE (1981) ont étudié différentes combinaisons permettant une meilleure précision de l'estimation de p (fig. 17).

Le choix du nombre d'insectes par plant comme le calcul des intervalles de confiance dans nos expériences ont été réalisés à partir des travaux de ces auteurs.

Pour les études de transmission et l'évaluation de la résistance variétale, les mêmes isolats viraux sont utilisés. Leur conservation est assurée par des passages successifs sur des plants d'INRA 508 par inoculation artificielle avec des insectes d'élevages.

Les isolats suivants ont été choisis :

- Pour la Striure, l'isolat de MsV St 39 de sérotype SP retenu pour sa forte agressivité sur maïs.

- Pour le Stripe, un isolat de Ligne Paradis de type symptomatologique chlorotique. Cette forme a été privilégiée car c'est la plus courante à la Réunion et elle provoque les dégâts les plus graves en culture.

- Pour la Mosaïque, un isolat provenant de Ligne Paradis et de type symptomatologique MMV "fine", ce type a également été choisi pour sa fréquence élevée à la Réunion.

3.1. Sous cagettes

Les cagettes sont faites à partir de tronçons de tube en plexiglass de 3 cm de diamètre dont une extrémité est couverte de tissu polyester, l'autre étant juxtaposée à une plaque en polystyrène grâce à une pince. Celle-ci permet de couvrir hermétiquement la feuille. Une ouverture de 5 mm de diamètre, ménagée dans le plexiglass, permet l'introduction des insectes. Grâce à l'utilisation de cette cagette, la technique d'inoculation ou d'acquisition localisée sur des parties du limbe foliaire déterminées est aisée. Des suivis précis des insectes pour les études biologiques sont aussi possibles.

3.2. Sous bonnettes

Une solution économique est l'utilisation de bouteilles d'un litre en plastique transparent. Le fond est enlevé et 2 aérations de 5 cm de diamètre recouvertes de tulle sont aménagées. Enfoncés dans le substrat des pots de 0,75 l, ce type de bonnette permet une bonne étanchéité aux insectes et suffit pour la culture d'un plant de maïs pendant au moins 30 jours (planche IV). Cette technique est bien adaptée à toutes les études de transmission qui nécessitent des dépôts individuels d'insectes pour des durées parfois assez longues. L'ouverture fermée par un bouchon à vis permet la manipulation des insectes. La visualisation aisée facilite les contrôles de présence des insectes ou d'apparition des symptômes.

3.3. En serre "insect-proof"

Quatre bâtiments de 10 m de long sur 5 m de large ont été construits pour cet usage (planche IV). Leur structure métallique est fixée sur une ceinture en béton. Sur les cornières, des lattes en bois sont fixées et permettent d'agrafer un tissu "insect-proof" à base de fils de verre sur l'ensemble. Un sas est aménagé à l'entrée de chaque unité.

A l'intérieur, de chaque côté de l'allée centrale, 2 bandes de semis de 1,80 m sur 9,50 m sont aménagées. La culture se fait sur le même substrat que pour la culture en pots, mais disposés dans une bache sur 20 cm d'épaisseur. Transversalement, 17 lignes d'irrigation au goutte à goutte, dont les goutteurs sont distants de 30 cm, sont installées avec un espacement de 80 cm. Ainsi 18 plants peuvent être semés de chaque côté de la ligne de goutteurs. Cette forte densité (40 000 plants par hectare) rend difficile la culture du maïs plus de 40 jours après semis. Ce délai est cependant suffisant car il nous permet de réaliser les infestations et la notation des symptômes viraux.

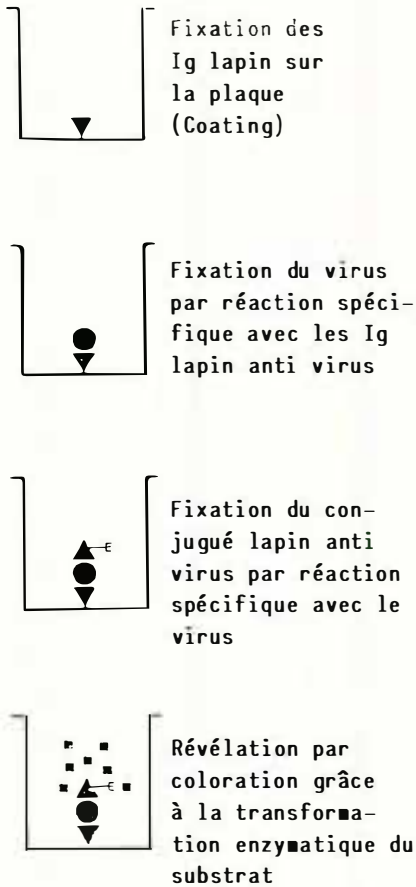
Les infestations avec *P. maidis* sont réalisées dans ces unités "insect-proof" pour éviter les surinfections de "maize streak virus" et les risques élevés de prédation. Après leur période de latence dans les cages d'élevage, les insectes sont récoltés avec l'aspirateur ménager dans les boîtes plastiques cylindriques. Anesthésiés par une inhalation de quelques secondes de dioxyde de carbone (CO₂), ils sont ensuite déposés dans le cornet de chaque plant à tester. Un embout doseur est fixé sur l'ouverture des boîtes pour réaliser rapidement le dépôt d'un nombre constant d'insectes (planche VII).

3.4. Au champ

Certaines inoculations, dont les opérations de transfert de résistance pour le MSV, sont réalisées au champ. Au maximum 5000 plants sont semés pour chaque infestation. Le semis est réalisé manuellement en lignes espacées de 0,8 m avec un plant tous les 0,25 m.

Les infestations sont faites dès l'apparition du cornet c'est-à-dire aux environs de 10 jours après semis. Le dépôt est fait entre 7 h et 10 h par un temps sans pluie et sans vent excessif. Les plants doivent souvent être secoués afin de vider l'eau dans les cornets pour éviter les risques de noyade des insectes lors du dépôt. Comme pour les infestations en serre "insect-proof", les insectes sont récoltés dans les cages d'élevages et endormis au dioxyde de carbone. Un embout différent est utilisé pour *C.*

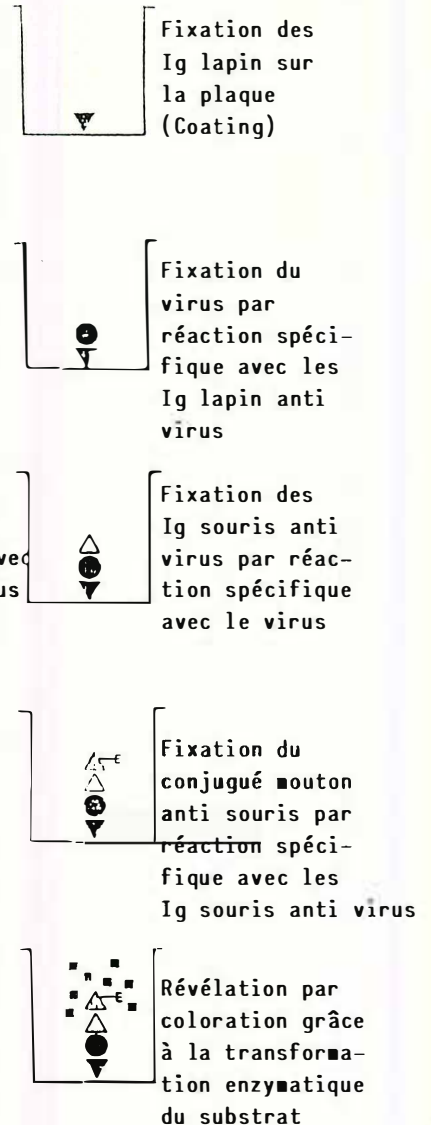
ELISA DOUBLE
SANDWICH DIRECTE



ELISA SIMPLE
SANDWICH INDIRECTE



ELISA DOUBLE
SANDWICH INDIRECTE



- ▼ Immunoglobuline de lapin anti-virus (Ig lapin anti-virus)
- Antigènes viraux (virus)
- ▲-E Immunoglobuline de lapin anti-virus conjugué à la phosphatase alcaline (conjugué lapin anti virus)
- △ Immunoglobuline de souris anti-virus (Ig souris anti-virus)
- ▲-E Immunoglobuline de chèvre, anti immunoglobuline de lapin, conjugué à la phosphatase alcaline (conjugué chèvre anti-lapin)
- Para nitrophenyl phosphate (substrat)
- △-E Immunoglobuline de mouton, anti immunoglobuline de souris, conjugué à la phosphatase alcaline (conjugué Mouton anti-chèvre)

Fig. 18 : Succession des réactions immunologiques et biochimiques selon les différentes variantes de la technique ELISA.

mbila car sa taille est inférieure à celle de *P. maidis* et le nombre d'insectes par plant nécessaire est plus faible. La longueur du tube permet un dépôt au fond du cornet évitant les pertes provoquées par le vent.

4 - LES TECHNIQUES SEROLOGIQUES

La technique immunoenzymatique ELISA a été choisie pour sa sensibilité et sa rapidité dans les études de la transmission. Elle a été décrite pour la détection des virus végétaux par VOLLER *et al.*, (1976).

Les techniques et les réactifs proposés par PETERSCHMITT (1988) pour la détection du MSV, du MStpV et du MMV dans les plantes ont été utilisées. Certaines concentrations en immunoglobulines et préparations des échantillons ont été modifiées pour être applicables à la détection dans les insectes.

4.1. Choix des techniques ELISA

Trois variantes de la technique ELISA peuvent être utilisées pour la détection des virus du maïs (fig. 18).

* La technique ELISA simple sandwich indirecte est la plus simple mais la moins sensible. Elle permet l'utilisation d'un sérum brut en seconde étape et d'un conjugué commercial. Elle est utilisée d'un point de vue qualitatif pour confirmer les notations symptomatologiques.

* L'ELISA double sandwich directe procure un gain élevé de sensibilité et de reproductibilité, permettant certaines études quantitatives. Pour le MSV, la détection est sept fois plus sensible que celle par ELISA simple sandwich indirect (PETERSCHMITT, 1988). Pour le MStpV, cette technique est donc choisie pour la recherche d'antigènes viraux dans *P. maidis*.

* Pour produire des anticorps monoclonaux, PETERSCHMITT (1988) a dû préparer des immunoglobulines de souris anti MSV. Cette deuxième origine animale a permis de mettre au point l'ELISA double sandwich indirecte. Le seuil de sensibilité pour le MSV descend en dessous du nanogramme de virus purifié. La détection dans une seule cicadelle est alors possible. L'étude du mode de transmission du MSV par *C. mbila* a donc été réalisée en appliquant cette technique.

4.2. Préparation des réactifs

A partir d'"INRA 508" inoculé ou infecté naturellement à la Réunion, PETERSCHMITT (1988) a purifié le MSV selon les techniques de VON WECHMAR & MILNE (1983) et LARSEN & DUFFUS (1984), le MMV selon celles de FALK & TSAI (1983) et le MStpV selon celles de GINGERY *et al.*, (1981) et FALK & TSAI (1984).

L'immunisation de lapin a permis la production des trois serums avec des titres assez élevés. Les immunoglobulines ont été purifiées au Rivanol et les conjugués spécifiques ont été préparés.

4.3. Détermination des concentrations en réactifs et de la durée d'incubation des différentes étapes.

Pour les études de la transmission virale, il faut détecter le virus dans les insectes pris individuellement. Les quantités de virus très faibles contenues dans les insectes nécessitent une grande sensibilité de la technique de détection. Ainsi, pour éviter toute dilution importante du virus, les insectes ont été broyés dans un volume minimum de tampon (0,3 ml) à l'aide de microbroyeurs à tissus. Ceci permet de tester en ELISA la totalité des antigènes viraux contenus dans l'insecte et non un aliquot comme pour les plants de maïs.

La purification du virus étant faite à partir de la plante, quelques anticorps ont dû être produits par le lapin contre des antigènes de la plante. Ceci explique que le test par ELISA des cicadelles saines

Tableau XI : Caractéristiques méthodologiques des différentes étapes pour les trois techniques ELISA

VIRUS	Détection du MSV			Détection du MStpV et du MMV (insecte)			Détection du MMV et du MStpV (plante)		
TECHNIQUE	ELISA DOUBLE SANDWICH INDIRECTE			ELISA DOUBLE SANDWICH DIRECTE			ELISA SIMPLE SANDWICH INDIRECTE		
	Concentration	Température	Durée	Concentration	Température	Durée	Concentration	Température	Durée
Coating	Ig lapin 0,2 µg/ml en Tampon carbonate	37°C	3h	Ig lapin au 0,1µg/ml (MStpV) ou 1µg/ml(MMV) en Tampon carbonate ou Ig lapin de GINGERY (OSU) au 5000è en tampon carbonate	37°C	3h	Ig lapin à 0,1 µg/ml en Tampon carbonate	37°C	3h
BSA (Albumine bovine)	1 % dans Tampon PBS avec Tween	37°C	1h	1 % dans tampon PBS avec Tween	37°C	1h	1 % du tampon PBS avec Tween	37°C	1h
ANTIGENES ECHANTILLONS A TESTER	Broyage individuel 7°C des insectes dans 0,3 ml de PBS avec microbroyeur de tissu en verre (RADNOTTI)	7°C	15h	Broyage individuel 7°C des insectes dans 0,3 ml de PBSTW avec microbroyeur de tissu en verre (RADNOTTI)	7°C	15h	Broyage de 0,5 g de feuilles virosées dans 4,5 ml de PBSTW avec un ultrathurax	7°C	15 h
SECOND ANTICORPS	Ig souris à 0,4 µg/ml en Tampon PBS avec Tween	37°C	2h						
CONJUGUE (avec de la phos- phatase alcaline)	Conjugué commercial 7°C mouton anti souris au 4000è en tampon PBS avec tween	7°C	2h	Conjugué lapin au 37°C 4000è (MStpV) ou 1000è (MMV) dans tampon PBS avec Tween	37°C	4h	Conjugué commercial 37°C chèvre anti lapin (Sigma) au 2000è en Tampon PBS du Tween	37°C	4h
SUBSTRAT (Paranitrophényl Phosphate)	1 pastille pour 5 ml de Tampon Diethanolamine	37°C		1 pastille pour 5 ml de Tampon Diethanolamine	37°C		1 pastille pour 5 ml de Tampon Diethanolamine	37°C	
LECTURE AU STECTROPHOTO- METRE 405 nm		37°C	entre 30mn et 1 h 30		37°C	entre 1h30 et 5h		37°C	à 1h30

produise un bruit de fond beaucoup plus faible qu'avec des plants de maïs sains.

Une sensibilité accrue a donc pu être obtenue en augmentant fortement les temps de lecture et surtout les concentrations des Ig lapin en "coating", des Ig souris et des conjugués (tableau XI).

4.4. Dosage sur une courbe étalon préparée avec du virus purifié

La concentration virale d'un extrait peut être déterminée d'après sa DO obtenue en ELISA, par comparaison avec celle que l'on obtient dans les mêmes conditions avec une gamme de dilution de virus purifié. En raison des variations des conditions expérimentales d'un test à l'autre, la courbe étalon doit être établie pour chaque dosage. Cette méthode de dosage a été appliquée pour le MStpV par la technique ELISA en double sandwich direct.

L'utilisation de cette technique de dosage nécessite un contrôle de la stabilité de la référence virus purifié au cours du temps.

Ainsi la référence de virus purifié a été produite à Montpellier et testée par ELISA avant et après son transport à la Réunion pour mesurer l'importance de la dégradation virale.

5 - LES TECHNIQUES MICROSCOPIQUES

Si actuellement le MStpV est encore très difficile à observer dans l'insecte (AMMAR *et al.*, 1985), le MSV et surtout le MMV le sont beaucoup plus aisément. La recherche des virus grâce à la microscopie électronique apporte des informations importantes dans l'étude de la transmission virale, particulièrement en localisant les barrières à la transmission.

5.1. Préparation des échantillons

Les insectes sont endormis au dioxyde de carbone. Les appendices fortement chitinisés (pattes, ailes, antennes, pièces buccales, ovipositeur, pièces copulatrices) sont rapidement enlevés sous la loupe binoculaire.

Les insectes sont ensuite immergés dans du glutaraldehyde à 4 % avec du cacodylate de sodium à 0,1 M. Les échantillons sont alors expédiés dans le fixateur à la station de Recherches de Pathologie comparée de St-Christol-les-Alès (INRA) pour être observés. La fixation dure le temps du transport soit une semaine.

5.2. Inclusions et coupes

A leurs réceptions, les échantillons sont rincés à 3 reprises durant 4 h dans du tampon au cacodylate de sodium à 0,1 M.

Toutes les parties sclérifiées sont ôtées puis l'insecte est débité transversalement en 4 parties.

Une fixation est ensuite réalisée durant 36 h à l'acide osmique à 1 % pour obtenir une excellente pénétration.

L'imprégnation dans l'épon se déroule selon la séquence suivante :

- 2 à 3 h épon à 25 %
- 2 à 3 h épon à 50 %
- 12 h épon à 75 %
- 48 h épon pure (100 %) sans catalyseur
- 2 fois épon pure avec catalyseur et en agitation (par rotation dans tube à 45°)

Les pièces sont ensuite incluses dans des gélules et orientées de manière à réaliser des coupes transversales à l'ultramicrotome.

5.3. Colorations et observations microscopiques

Les coupes sont déposées sur les grilles (50 mesh) et subissent une coloration à l'acétate d'uranyle en solution aqueuse saturée durant 20 mn à 20°C.

Après rinçage à l'eau distillée, une dernière coloration au citrate de plomb (pH 14) est appliquée durant 2 à 3 mn à 20°C.

Les observations sont ensuite réalisées au microscope électronique à transmission à haute résolution (G : 20 à 200000) (Zeiss EM 10 C).

6 - LA TECHNIQUE DE MICRO-INJECTION

La technique est appliquée pour la compréhension des mécanismes de transmission virale dans le cas du MMV.

A partir de tubes de verre de 5 mm de diamètre, des aiguilles capillaires très fines sont réalisées sur une microforge (aimablement fourni par G. GIANOTTI, INRA). Elles sont montées sur un tube perforé relié à une pompe à air (80 W, 4 bar) permettant l'aspiration et le refoulement de la solution à injecter.

Pour maintenir immobiles les insectes lors de l'injection, ils sont endormis au dioxyde de carbone puis coincés délicatement par la tête et le thorax sous une tige d'un "multiple-holder" fabriqué selon le modèle décrit par MARAMOROSCH & JERNBERG (1970).

Pour l'inoculum, de jeunes feuilles de la variété de maïs INRA 508 présentant des forts symptômes de Mosaïque type "fine" ont été broyées à l'ultrathurax à une dilution au 60è dans une solution saline à 0,85 %. La solution est ensuite filtrée sur millipore (MILLEX-GV 0,22µm)

La micro-injection dans l'insecte est réalisée sous loupe binoculaire (G : 10x) ventralement entre le deuxième et la troisième sternite abdominale.

L'obturation de l'orifice du tube perforé permet une injection rapide dont la réussite est contrôlée par un léger gonflement de l'abdomen. Quelques contrôles de pesée avant et après injection montrent que le volume injecté est en moyenne de 0,1µl et elle pourrait être comprise entre 0,02µl et 0,2µl (MARKHAM & TOWNSEND, 1979).

DEUXIEME PARTIE :

BIOLOGIE DES VECTEURS

ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

La mise en place d'un programme d'élevage de masse ainsi que l'étude de ces insectes en tant que vecteurs nécessite une connaissance approfondie de leur biologie et de leur comportement dans leur environnement naturel.

Si les études sur *C. mbila* sont assez nombreuses, on manque au contraire de données sur *P. maidis*, comme le confirme NAULT (1986). Le but de notre travail en conditions artificielles est de compléter la connaissance des données biologiques fondamentales pour chaque espèce et préciser celles qui semblent variables selon les zones d'étude. La dynamique des populations de ces vecteurs est suivie dans les conditions spécifiques de la Réunion, afin d'apporter les éléments nécessaires à la connaissance de l'épidémiologie des viroses et à leur reproduction en conditions artificielles.

En ce qui concerne la biologie, MULLER (1979) et VAN RENSBURG (1982) considèrent respectivement la température et la source alimentaire comme les facteurs essentiels affectant le métabolisme des Auchenorrhynques.

La biologie de *C. mbila* et de *P. maidis* a donc été étudiée en fonction de ces deux paramètres. Chez ces espèces d'origine tropicale, aucun phénomène de diapause n'est connu. Les températures saisonnières déterminent uniquement le nombre annuel de générations en agissant sur les vitesses de développement (MULLER, 1979).

La fécondité et le taux de survie qui conditionnent le taux de multiplication entre chaque génération, la durée totale de développement qui détermine le nombre annuel de générations pour ces espèces polyvoltines, influent directement sur le potentiel biotique.

Ces deux groupes de facteurs, et notamment le second, ont été étudiés à différentes températures contrôlées dans le cas de *P. maidis*. *C. mbila* a une large répartition géographique dans le monde et selon MULLER (1979) des climats très variés peuvent induire une variabilité intraspécifique. Aussi, une vérification de l'homogénéité des populations réunionnaises et la comparaison de nos résultats avec ceux obtenus dans d'autres régions s'imposaient-elles.

Pour la source alimentaire, nous rappelons que les Auchenorrhynques, insectes suceurs piqueurs, s'alimentent en ingérant le contenu des vaisseaux du xylème ou du phloème, le plus souvent, ou même des cellules du mésophylle. Si la gamme d'hôtes de *P. maidis* est plus ou moins précisée, le potentiel biotique de l'insecte sur ses différents hôtes restait à définir pour connaître la ou les plantes hôtes préférentielles.

Un nombre élevé d'espèces végétales assure la multiplication de *C. mbila*, mais la croissance de ses populations est très variable en fonction des plantes hôtes (VAN RENSBURG, 1982 ; OKOTH, 1985). Une étude de *C. mbila* sur certaines adventices des cultures était nécessaire pour définir leur rôle épidémiologique. En outre, la capacité de production de *C. mbila* sur les céréales devait être précisée pour permettre le choix raisonné des espèces et variétés à utiliser en élevage de masse.

L'étude de la dynamique des populations procède de la même analyse que celle de la biologie. Ne pouvant être suffisamment complète, elle a été abordée de façon très restrictive. Il s'agit principalement, pour les deux vecteurs, d'évaluer l'importance des populations infestant les cultures de maïs et d'apprécier leurs variations saisonnières. Deux sites d'altitude très différente ont été choisis, et seuls les émigrants adultes ont été dénombrés, car ils sont responsables des infections virales primaires et donc à terme de l'importance de l'épidémie finale. Le piégeage est effectué de manière instantanée sur une culture de même stade végétatif, et une seule fois pour chaque date de semis.

Des informations complémentaires ont été recherchées sur la répartition des espèces de *Cicadulina* vectrices du MSV car leur importance relative varie fortement selon les conditions de milieu (OKOTH & DABROWSKI, 1987). Aussi, les populations de *Cicadulina* spp. ont-elles été collectées dans différents biotopes de l'île et leur niveau de population respectif évalué.

CHAPITRE I - BIOLOGIE DE C. MBILA

1 - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE CYCLE DE C. MBILA

A cause de sa large répartition géographique (fig. **10**), *C. mbila* subit des régimes de températures très divers : températures basses en climat subtempéré et tropical d'altitude, ou beaucoup plus élevées en zone équatoriale et tropicale de basse altitude.

A la Réunion, *C. mbila* est présente en zone côtière mais également dans les zones de pâturage d'altitude (1500 m) durant l'hiver austral. Ces conditions écologiques très distinctes peuvent favoriser une variabilité intraspécifique. Aussi l'étude à différentes températures de trois populations isolées géographiquement devait-elle permettre de comparer nos résultats avec ceux obtenus en Afrique, et de déterminer l'existence, ou non, d'optima de développement différents selon l'origine écologique des populations.

1.1. Matériels et méthodes

Les trois populations utilisées pour l'obtention des pontes, sont la descendance des individus capturés à l'aspirateur DVAC dans les trois zones écologiques suivantes :

- à Petite-France (1500 m), sur une prairie artificielle de kikuyu (*P. clandestinum*),
- à Bassin La Paix (250 m), sur une prairie artificielle de *Setaria sp*,
- à Ligne-Paradis (150 m), en bordure de parcelles de maïs irriguées, sur adventices (*Cenchrus echinatus*, *Digitaria biformis*, *Brachiaria spp...*).

Elevés pendant une génération à Ligne-Paradis, les adultes devant pondre ont été mis sous cagette pendant 24 h à 25°C, à raison de cinq femelles et un mâle par cagette. *Cenchrus echinatus* a été choisi comme plante hôte pour son excellent comportement en chambres climatiques. Par population et par température, trois pots comportant deux cagettes ont été disposés en chambres climatiques à 15, 20, 25 et 28°C. L'humidité relative était voisine de 65 %.

Les comptages des larves, et le déplacement des cagettes sur des feuilles fraîches pour assurer une bonne nutrition des cicadelles, sont effectués selon un rythme bihebdomadaire. Avant l'éclosion des oeufs et l'apparition des adultes, les comptages sont alors journaliers. Ceux-ci permettent de calculer précisément les taux de survie et les durées de développement total pour les trois populations de *C. mbila*.

1.2. Résultats

A 15°C, il n'y a aucune éclosion des oeufs qui n'ont pas évolué et se sont desséchés.

Les durées d'incubation des oeufs sont à 20, 25 et 28°C respectivement de 24, 12 et 8 jours, quelle que soit l'origine des populations.

Globalement, la moitié des larves atteignent le stade imago. Les taux de mortalité sont équivalents à 20, 25 et 28°C ; ceux-ci sont plus élevés (plus de 60 %) pour la population originaire de Bassin La Paix.

L'allongement des durées de développement total (tableau XII) de *C. mbila* avec l'abaissement de la température est hautement significatif ($P : 0,0002$). Celles-ci doublent presque entre 25 et 20°C. Par contre, les populations ont des durées de cycles biologiques similaires ; celle de Ligne-Paradis atteint le stade adulte sensiblement plus vite que celle de Petite-France aux températures élevées (25 et 28°C) alors que c'est l'inverse à 20°C, mais ces différences restent non significatives.

Tableau XII : Durée de développement total (de l'oeuf à l'adulte)
de 3 populations de *C. mbila* d'origines géographiques

Origine Températures	Ligne-Paradis (160 m)			Bassin La Paix (250 m)			Petite-France (1 500 m)		
	Moyenne	Ecart type	Nombre total d'adultes	Moyenne	Ecart type	Nombre total d'adultes	Moyenne	Ecart type	Nombre total d'adultes
20°C	67,05	2,29	21	-	-	-	66,30	3,13	10
25°C	35,65	2,56	20	37,83	1,83	6	36,92	2,77	26
28°C	28,00	3,11	39	29,70	2,41	10	28,76	2,55	25

1.3. Discussion

Quelle que soit leur origine, les populations de *C. mbila* ont un comportement similaire aux différentes températures. L'absence d'éclosion à 15°C et l'allongement important de la durée de développement à 20°C montrent les faibles aptitudes de *C. mbila* à se développer aux températures basses.

En accord avec les travaux de ROSE (1973) et VAN RENSBURG (1982), nous constatons que la durée de développement de *C. mbila* est plus courte à 28°C. Par contre, les durées sont plus longues que celles trouvées par ces auteurs aux mêmes températures. Le taux de mortalité est également plus élevé que celui obtenu par VAN RENSBURG (1982). La population de Bassin la Paix est plus affectée, l'utilisation de *C. echinatus* peu présent naturellement dans cette zone, comme hôte, s'ajoutant peut-être aux autres causes de mortalité. Les conditions d'élevage sont très différentes des conditions naturelles de leur zone écologique (lumière, humidité...) et peuvent donc être les causes d'une telle mortalité. D'autre part, l'utilisation d'une technique simple regroupant plusieurs insectes dans une même cagette a le désavantage de provoquer une compétition alimentaire trop vive qui peut réduire leur vitesse de développement : les lots de larves les plus nombreuses par cagette se développent en général plus lentement.

L'allongement des durées de développement et la forte mortalité constatés s'expliquent vraisemblablement par l'existence de l'ensemble de ces conditions défavorables.

2 - COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DE C. MBILA

C. mbila peut se développer sur de nombreuses espèces végétales appartenant à la famille des Poacées. VAN RENSBURG (1982) et OKOTH (1985) ont montré que la fécondité, les durées de développement et la longévité des adultes varient selon les espèces végétales.

Certaines caractéristiques biologiques qui déterminent le potentiel biotique de l'insecte (fécondité, taux de survie, durée du cycle de développement) ont été retenues. Nous avons étudié les meilleures céréales hôtes signalées par ces auteurs ainsi que des adventices susceptibles d'être à la Réunion des plantes réservoirs préférentielles.

Cette étude a été tout d'abord réalisée sous bonnettes avec un nombre restreint d'insectes. Une population plus nombreuse a ensuite été suivie en semi-captivité dans une vaste cage afin d'évaluer la préférence de l'insecte pour la ponte.

2.1. Matériels et méthodes

2.1.1. Sous bonnettes

Dans la première expérience, les espèces végétales suivantes sont testées :

- 3 céréales :

. le mil (*Pennisetum typhoides*) : IRAT 23, variété de grande taille et IRAT 172, variété naine,

. le maïs (*Zea mays sub sp. mays*) : l'hybride IRAT 143,

. le blé (*Triticum aestivum*).

- 1 plante fourragère, le kikuyu (*Pennisetum clandestinum*),

- 3 poacées sauvages :

. *Digitaria biformis* et *Cenchrus echinatus*, adventices très répandues à la Réunion,

. *Zea diploperennis*, téosinte choisie pour sa proche parenté avec le maïs. Quelques graines nous ont été aimablement fournies par le Dr. FINDLEY (OSU). Une

Tableau XIII : Importance de la ponte de la production d'adultes et des durées de développement de *C. mbila* sur différentes poacées en pots sous bonnettes

Plante hôte		Nombre d'oeufs déposés/plant au bout de 24h (par 5 femelles (sur 5 répétitions))	Nombre de <i>C. mbila</i> adultes produits par plant (sur 9 répétitions)	Durée moyenne du développement total (de l'oeuf à l'adulte en jour (sur 9 répétitions))
Mil (<i>P. typhoides</i>)	IRAT 172	18,80 a(2)	20,50 a	40,33 a
	IRAT 23	14,60 ab	16,00 ab	39,74 a
Kykuyu (<i>P. clandestinum</i>)		20,40 a	6,43 c	39,92 a
<i>Digitaria biformis</i>		15,00 ab	11,00 bc	40,25 a
<i>Zea diploperennis</i>		11,60 ab	15,44 (1)	42,32 b
<i>Cenchrus echinatus</i>		12,05 ab	9,25 c	40,70 a
Maïs (<i>Zea mays</i>) Sub sp. mays) IRAT 143		9,00 b	6,38 c	40,17 a
Blé (<i>Triticum vulgare</i>)		9,20 b	7,88 c	41,98 ab

(1) données éliminées de l'analyse de variance car trop variables

(2) les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes significativement selon le test de Newman Keuls à 5 %

production de semences a ensuite été réalisée sur la station.

Chaque espèce végétale est semée séparément en pot d'un litre, un mois avant leur utilisation. Des adultes de *C. mbila*, âgés de 10 jours et prélevés dans l'élevage de masse ont été déposés à raison de cinq femelles gravides et un mâle par pot. Le dépôt est réalisé sous bonnette, à raison de 20 pots par variété testée. Au bout de 24 h, les insectes sont retirés. Cinq pots sont utilisés pour la dissection et le comptage des pontes sous loupe binoculaire. Les 15 autres sont disposés en blocs randomisés dans le local d'élevage où la température moyenne est de 21°C + 1. Des comptages journaliers sont réalisés durant l'incubation des oeufs et après le 5^e stade larvaire, jusqu'à la mue imaginale de tous les individus.

Les variables étudiées sont le nombre d'oeufs déposés après 24 h, le nombre d'adultes obtenus et la durée moyenne du développement total.

Pour l'analyse statistique, le pot est pris comme parcelle élémentaire indépendamment du nombre de plantes qu'il contient ; ce dernier est toujours suffisant pour qu'il n'y ait pas de phénomène de compétition. La conformité des résultats est vérifiée par des analyses de variance. Le test de Newman et Keuls à 5 % est ensuite appliqué pour les comparaisons de moyennes.

2.1.2. En grande cage

Pour la seconde expérience, les espèces végétales suivantes ont été choisies :

- le mil avec 3 variétés : IRAT 23, IRAT 172 et une population nigérienne aimablement fournie par Z.T. DABROWSKI qui l'utilise pour l'élevage de *C. triangula* à l'IITA

- le blé (*T. aestivum*),

- *Z. diploperennis*.

Les semis sont réalisés dans des grands pots (5l) à des densités permettant une très bonne occupation de la surface du pot au bout d'un mois, quel que soit le développement végétatif de chaque variété. Cinq répétitions par plante hôte sont disposées en carré latin pour prendre en compte les gradients (essentiellement dus à la lumière) existant dans les grandes cages d'élevage. 2500 *C. mbila* adultes âgées de 10 jours, à raison de 100 insectes anesthésiés au dioxyde de carbone (CO₂) par pot, sont déposés et gardés en semi-liberté dans la cage pendant 7 jours. Les pots sont ensuite collectés et l'ensemble des plantules est pesé. Leur dissection est réalisée sous loupe binoculaire pour le comptage des pontes.

Après analyse de variance, les nombres moyens d'oeufs par pot et par gramme de matière végétale fraîche sont comparés grâce au test de Newman et Keuls.

2.2. Résultats

.2.2.1. Sous bonnettes

C. mbila peut réaliser son cycle complet sur l'ensemble des espèces végétales testées. Les pontes, la production finale d'adultes ainsi que les durées totales de développement sont très variables selon les plantes hôtes.

La ponte est beaucoup plus abondante sur le mil (IRAT 172) et le Kikuyu ; près de deux fois moins d'oeufs sont déposés sur le blé ou le maïs (IRAT 143). Cette différence de fécondité est significative entre ces deux groupes, alors que le reste des plantes hôtes testées reçoit des nombres d'oeufs intermédiaires.

Le suivi des dates d'apparition des adultes (tableau XIII) indique des durées de développement

Tableau XIV : Importance de la ponte de *C. mbila* en grande cage d'élevage sur différentes espèces et variétés de poacées

Plante hôte	Poids frais des plants par pot	Nombre d'oeufs par pot	Nombre d'oeufs par gramme de poids frais
Mil IRAT 23	63,89 a*	1262,39 a	20,99 b
Mil IRAT 172	63,53 a	1109,64 ab	18,35 b
Mil IITA	51,98 a	790,12 b	15,38 b
Blé	7,26 b	311,12 c	43,80 a
<i>Zea diploperennis</i>	50,40 a	190,87 c	3,82 c

(* test de Newman-Kewls à 5 %)

total équivalentes sur les différentes plantes hôtes, sauf sur *Zea diploperennis* où la durée moyenne est significativement plus longue d'environ deux jours.

Le nombre total d'adultes produit, qui intègre la fécondité et le taux de survie larvaire, accentue les différences entre les plantes testées. Ainsi trois groupes statistiquement distincts sont définis (tableau XIII). Les adultes sont obtenus en quantité plus importante sur le mil (IRAT 23, IRAT 172). Sur *C. echinatus*, blé, kikuyu et maïs (IRAT 143), la production est significativement plus faible. Celle-ci est trois fois plus faible sur maïs (IRAT 143) que sur mil (IRAT 172).

2.2.2. En grande cage

Dans la deuxième expérience, seule la fécondité a été étudiée. Elle permet de séparer significativement les trois espèces végétales testées.

Le nombre total d'oeufs par pot montre (tableau XIV) une nette préférence pour le mil par rapport au blé et à la téosinte. Le test de comparaison de moyenne met en évidence une différence significative intraspécifique. La variété de mil IRAT 23 est plus favorable à la ponte que la population locale nigérienne provenant de l'IITA. La téosinte reçoit une quantité d'oeufs très faible, six fois inférieure à celle reçue par le mil.

Ramenée à un nombre d'oeufs par poids de matière végétale fraîche, la ponte sur *Z. diploperennis* reste très faible par rapport à celle sur mil. Par contre, la valeur obtenue sur blé est la plus élevée. Celui-ci ayant produit une quantité de matière végétale par pot significativement beaucoup plus faible que celle des autres espèces, sa comparaison avec les autres espèces végétales s'avère délicate.

2.3. Discussion

Ces deux expériences ont permis de connaître le comportement de *C. mbila* face à une gamme d'hôtes comprenant aussi bien des adventices ayant une importance épidémiologique que des céréales susceptibles d'être utilisés comme support pour un élevage de masse.

OKOTH (1985) a étudié la longévité des adultes et la fécondité sur 15 couples. Nous avons préféré suivre la ponte sur un temps plus court mais avec un nombre plus élevé d'insectes. La durée du développement larvaire a également été suivie. Quelques données complémentaires ont été obtenues. Mais ce sont surtout les quantités d'adultes produites et la mesure de la fécondité en grande cage, incluant la possibilité de choix des sites de ponte, qui sont les plus instructives. Toutes les Poacées testées permettent la réalisation du cycle complet de *C. mbila* et sont susceptibles d'assurer le développement de populations importantes.

Dans notre gamme d'hôtes, les genres appartenant à la tribu des Paniceae (sous-famille : Panicoideae) tels *Pennisetum*, *Cenchrus*, *Digitaria* sont plus favorables à *C. mbila* que ceux appartenant à la tribu des Triticeae (sous-famille : Festucoideae) tels le blé ou ceux appartenant à la tribu des Maydae (sous-famille : Andropogonoideae) tels la téosinte et le maïs.

Ce résultat est en accord avec l'examen de la gamme d'hôtes décrits dans la bibliographie, car les Paniceae comportent le plus d'espèces signalés comme hôtes de *C. mbila*.

Nos expériences montrent que le mil est bien la plante la plus favorable à *C. mbila*.

L'étude en grande cage a confirmé les résultats obtenus sur les plants sous bonnettes et met en évidence la préférence de l'insecte jusqu'au niveau variétal. Dans notre cas, la variété de mil IRAT23 s'avère la plus performante pour l'élevage de *C. mbila*.

CONCLUSION

Nos résultats sur la biologie de *C. mbila* à la Réunion sont comparables à ceux obtenus en Afrique et montrent l'homogénéité des comportements de cette espèce.

Après avoir étudié trois populations de *C. mbila* à quatre températures, l'absence de réponse phénologique distincte confirme l'absence d'une variabilité intraspécifique nette au niveau des durées de développement de cette espèce.

Toutes les populations de *C. mbila* présentent donc de faibles capacités à se développer aux températures basses. Ainsi, dans les zones tropicales d'altitude, les conditions climatiques ne peuvent permettre un accroissement élevé des effectifs de *C. mbila* et limitent fortement le nombre de générations annuelles.

La capacité de *C. mbila* à se développer sur une gamme étendue de Poacées est confirmée. L'étude précise de ses préférences, tant alimentaires qu'au niveau des sites de ponte, permet de définir des espèces végétales préférentielles. Celles-ci appartiennent principalement à la tribu des Paniceae.

A la Réunion, *C. echinatus* et *D. biformis*, très répandus sur la zone côtière, ou *P. clandestinum* aux altitudes plus élevées, montrent aussi leurs capacités à jouer le rôle de plante réservoir.

Par contre, la faible capacité de *C. mbila* à se développer sur maïs comme sur la téosinte montre son manque d'affinité pour le genre *Zea* et confirme les résultats épidémiologiques donnant le maïs comme un hôte secondaire.

Pour optimiser le choix d'une plante hôte pour les élevages artificiels, des critères très sélectifs sont nécessaires. Nos expériences répondent bien à ces exigences. Le mil s'avère la plante la plus intéressante. Le blé, poussant mieux durant l'hiver austral, ne peut, malgré cet avantage, le remplacer. Le choix d'une plante doit même être raisonné au niveau variétal, comme le montre la préférence de *C. mbila* pour le mil IRAT 23.

Tableau XV : Nombre d'oeufs déposés par 5 femelles sur IRAT 143 en 24 h et nombre d'oeufs éclos à différentes températures

	Oeufs déposés	oeufs éclos		
		20 °C	25 °C	30 °C
Nombre moyen	13,25	8,28	14,39	10,37
Ecart type	10,3	16,67	16,35	13,23
Nombre de pots	4	17	18	16

Tableau XVI : Temps d'incubation des oeufs de *P. maidis* à différentes températures

Températures	15°C	20°C	25°C	30°C
Durée moyenne	32,74	13,39	9,6	7,87
Ecart type	2,43	0,87	0,52	1,36
Intervalle maxima-minima	29-38	12-15	8-10	6-10
Nombre total d'oeufs éclos	23	129	259	166

Tableau XVII : Durée de développement total (de l'oeuf à l'adulte) de *P. maidis* à différentes températures

Températures	20°C	25°C	30°C
Durée moyenne en jour	39,88	28,73	33,5
Ecart-type	2,43	1,80	3,21
Intervalle maxima-minima	34-44	25-34	28-38
Nombre total d'adultes	93	131	6

CHAPITRE II - BIOLOGIE DE *P. MAIDIS*

1 - ETUDE DU CYCLE DE *P. MAIDIS* A DIFFERENTES TEMPERATURES

Le cycle de développement de *P. maidis* a surtout été étudié à température variable (FULLAWAY, 1918 ; ZIMMERMAN, 1948 ; VERMA, 1955 ; CHELLIAH & BASHEER, 1966). Les durées de développement total obtenues sont très variables selon la saison (VERMA, 1955). De plus, des différences importantes, notamment pour la fécondité, sont remarquées selon les auteurs. Aussi, une étude de la biologie de ces insectes à plusieurs températures contrôlées s'imposait-elle. La réalisation d'un travail similaire au même moment en Floride (TSAI & WILSON, 1986) a permis une étude comparative intéressante des résultats.

1.1. Matériels et méthodes

Une seule population d'élevage de *P. maidis*, originaire de la station de Ligne-Paradis, est utilisée.

Un semis de maïs, de la variété IRAT 143 (hybride complexe), est réalisé en pot d'1 l sous abri "insect-proof", 15 jours avant le dépôt des insectes.

Les chambres climatiques sont réglées à 12°C, 15°C, 20°C, 25° et 30°C ; l'humidité relative est fixée à 65 %. Dans l'étuve réglée à 30°C, elle n'a pu atteindre que 55 %. La durée du jour est de 18 h.

Cinq femelles gravides et un mâle, âgés de 15 jours, sont déposés par pot sous bonnette. La mise en ponte est réalisée pendant 24 h à 25°C. Quatre pots sont utilisés immédiatement pour le contrôle de la ponte. Dix-huit pots sont ensuite placés à chaque température. La faible mobilité de *P. maidis* a permis d'élever les insectes dans des petites cages où tous les plants étaient rassemblés.

Des arrosages journaliers de 10 ml d'eau sont effectués ainsi qu'un apport hebdomadaire de solution nutritive et fongicide (0,3 gramme par litre de bénomyl).

Le remplacement des plants est effectué tous les 15 jours, ou plus fréquemment s'ils présentent un état physiologique peu satisfaisant (à 30°C principalement).

A chaque observation, généralement journalière, un comptage de l'ensemble des insectes est réalisé. Pour connaître le stade larvaire moyen, on observe un lot de 20 insectes sous loupe binoculaire. Celui-ci est déterminé par l'observation des tarses métathoraciques (NAPOMPETH, 1973).

La fécondité a été étudiée avec une partie des adultes de la première génération. Dès la fin de leur mue imaginale, de jeunes femelles et mâles ont été accouplés pour étudier la fécondité. Cette étude a été effectuée uniquement à 25°C sur un total de 28 couples. Ceux-ci sont élevés isolément sur de jeunes plants d'IRAT 143, sous bonnettes, et déplacés tous les deux jours environ. Les plants sont ensuite disséqués pour le comptage des pontes sous loupe binoculaire.

1.2. Résultats

1.2.1. Fertilité et incubation des oeufs

Le comptage des larves dès l'éclosion permet d'estimer la fertilité des oeufs selon différentes températures d'incubation (tableau XV). Les écarts types, très élevés, sont dus à l'irrégularité des pontes des femelles sur une durée de 24 h. Néanmoins on peut observer que le nombre d'oeufs éclos à 25°C est équivalent au nombre d'oeufs déposés. Le taux de fécondité et de fertilité chez *P. maidis* semble donc élevé. D'autre part, le nombre d'oeufs éclos à 20°C et 30°C est inférieur à celui obtenu à 25°C. Ceci montre qu'il y a un taux de mortalité au stade oeuf peut-être plus élevé à ces températures.

Le temps d'incubation des oeufs (tableau XVI) est très variable selon la température. Les oeufs

Tableau XVIII : Pourcentages cumulés de la mortalité et du taux de survie entre chaque stade de développement de *P. maidis* à différentes températures

Températures Stades	15°C			20°C			25°C			30°C		
	Nombre total de larves	Taux de survie entre les stades	Taux de mortalité (cumulé)	Nombre total de larves	Taux de survie entre les stades	Taux de mortalité (cumulé)	Nombre total de larves	Taux de survie entre les stades	Taux de mortalité (cumulé)	Nombre total de larves	Taux de survie entre les stades	Taux de mortalité (cumulé)
I	21			129			259			166		
II	7	33	61	98	76	24	162	62	38	129	78	22
III	3	43	86	97	98	25	152	94	41	118	91	29
IV	0	0	100	95	98	26	151	99	42	94	80	43
V				91	96	30	129	85	50	28	30	83
Adultes				59	65	54	117	91	65	7	25	96

Tableau XIX : Sex-ratio de *P. maidis* à différentes températures

	20°C	25°C	30°C
Femelles	46	73	2
Mâles	45	58	4
Sex Ratio	0,98	0,79	2

Tableau XX : Durée de préoviposition de *P. maidis* sur maïs hybride (IRAT 143) à différentes températures

	20°C	25°C
Durée moyenne	4,58	4
Ecart-type	1,93	0,95
Minima-maxima	2-9	3-6
Nombre de femelles	12	12

éclosent en moins de huit jours à 30°C. alors qu'il leur faut plus d'un mois à 15°C et qu'aucune éclosion n'a lieu à 12°C.

1.2.2. Durée du développement total (oeuf à adulte) et importance des différents stades larvaires

Trois températures permettent l'obtention d'adultes : 20°C, 25°C et 30°C. Les notations journalières des apparitions d'adultes permettent le calcul des durées moyennes de développement total. Celles-ci sont très variables selon la température (tableau XVII). La durée minimale de développement total est obtenue à 25°C. Celui-ci est plus rapide qu'à 20°C, et même 30°C, et nécessite moins d'un mois pour se réaliser. Le temps de développement à 20°C est significativement plus long qu'à 25°C et 30°C.

Notre mode de notation ne permet pas de donner la durée exacte de développement de chaque stade. Mais on peut évaluer le temps médian, c'est-à-dire la durée nécessaire pour que plus de la moitié des individus ait changé de stade grâce à une détermination sur 20 individus. Ainsi à 20 et 25°C, les durées des différents stades larvaires sont équivalentes, les stades I et V étant légèrement plus longs. Par contre, à 30°C, la durée du stade V double par rapport à celle des stades précédents.

1.2.3. Mortalité et taux de survie

A 12°C, aucune éclosion n'a eu lieu, et à 15°C, les insectes atteignent seulement le stade III (tableau XVIII).

Sur les trois températures qui permettent la production d'adultes, c'est à 20°C que les meilleurs taux de survie sont obtenus. Près d'un insecte sur deux atteint le stade adulte. Par contre à 30°C, le taux de mortalité atteint 96 %.

Le repérage des différents stades, ainsi que le comptage total des larves permettent d'évaluer la mortalité à chaque période du cycle.

A 20°C et 25°C, la mortalité est forte aux premiers stades alors que, sur le reste du cycle, elle est négligeable et imprécise de par la mobilité des insectes au moment du comptage. Le taux de survie plus faible au dernier stade à 20°C est dû pour une grande part à un arrosage trop abondant. Les insectes, alors plus mobiles, se sont noyés en sautant sur le fond de la cage.

Par contre à 30°C, la mortalité est élevée en fin de cycle, malgré l'absence d'un excès d'eau.

1.2.4. Sex-ratio et longévité des adultes

Le sex-ratio est variable selon les températures (tableau XIX). A 25°C, la production de femelles est significativement plus élevée qu'à 20°C (test des proportions basé sur l'écart réduit). A 30°C, le nombre d'insectes est trop faible pour pouvoir conclure.

Le rythme des mortalités d'adultes est assez régulier à 20°C. Par contre, à 25°C la mortalité est élevée entre 0 et 15 jours : 15 jours après la mue imaginale, seulement 24 % des adultes sont encore présents à 25°C alors que plus de 60 % sont encore présents à 20°C.

1.2.5. Durée de préoviposition

La durée de la période de préoviposition (tableau XX) est d'environ 4 jours. Elle est légèrement plus élevée à 20°C qu'à 25°C.

Ponte moyenne journalière cumulée

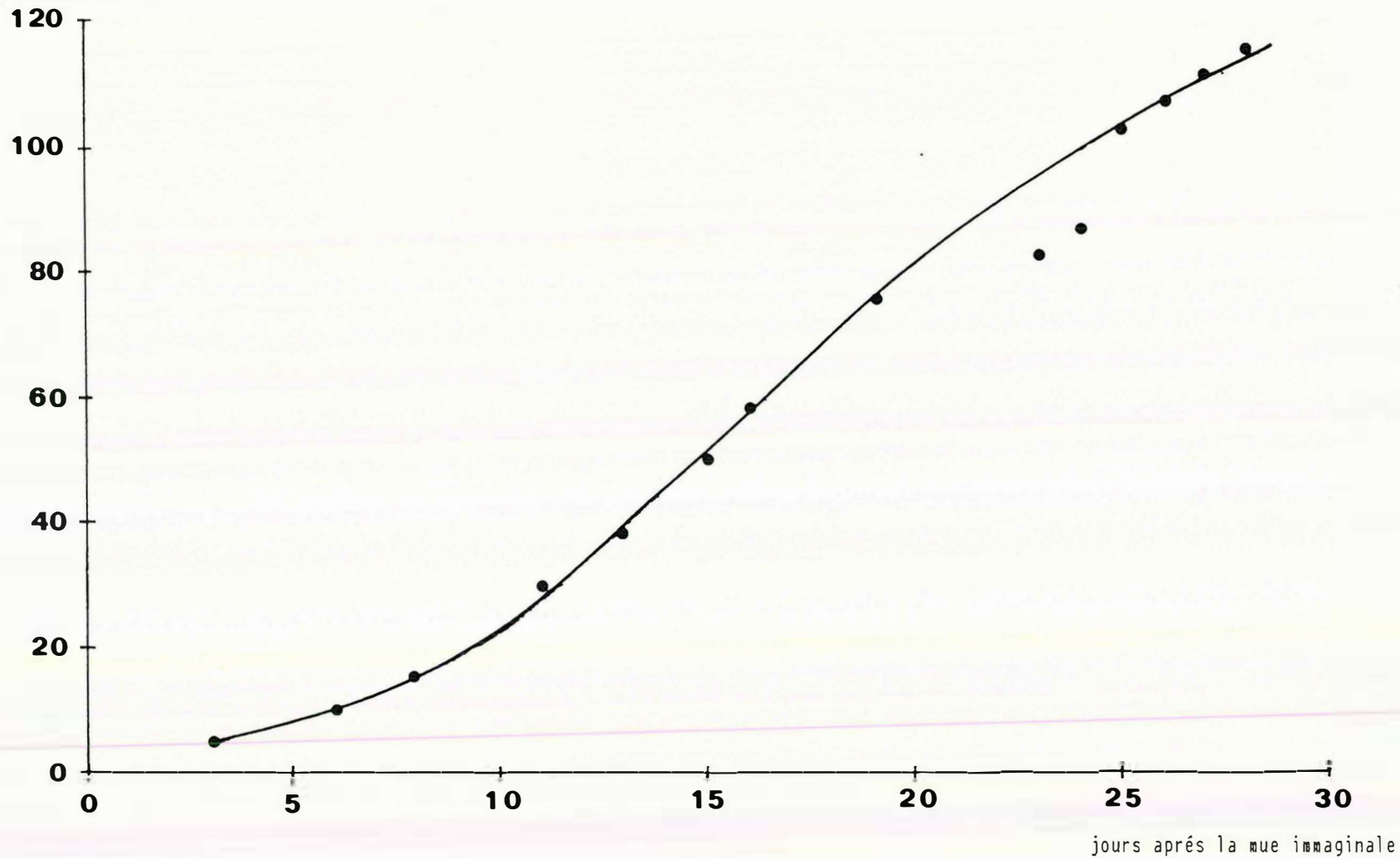


Fig. 19 : Fécondité de *P. maidis* sur le maïs hybride IRAT 143 sous bonnette à 25 °C.

1.2.6. Fécondité

A 25°C sur la variété de maïs IRAT 143, les femelles de *P. maidis* ont pondu en moyenne près de 120 oeufs sur une période de ponte totale de 27 jours. La courbe de ponte montre que la ponte est légèrement plus abondante entre 10 et 25 jours après la mue imaginale. Ainsi, entre le 15ème et le 16ème jour, les femelles ont pondu environ 12 oeufs en moyenne (fig. 19).

Les insectes ayant survécu le plus longtemps ont fourni les pontes les plus abondantes ; une femelle a pondu jusqu'à 155 oeufs en 12 jours. Le rythme de ponte est assez irrégulier, la ponte maximale observée est de 54 oeufs en 24 h.

La mortalité des adultes est élevée ; sur 28 femelles étudiées, seulement 8 sont encore vivantes au bout de 16 jours et seulement 1 a survécu pendant 28 jours. Aucune baisse importante de la ponte n'a donc été observée chez *P. maidis* avant la mortalité totale des insectes.

1.3. Discussion

L'éloignement du dispositif des chambres climatiques de notre station expérimentale a nécessité un allègement des notations et des contrôles. Aussi, une étude plus globale mais sur un grand nombre d'insectes a-t-elle été privilégiée. Celle-ci a permis, grâce au suivi du développement de *P. maidis* à cinq températures contrôlées, de déterminer ses exigences thermiques.

Tout d'abord, la gamme de températures dans laquelle le développement de *P. maidis* est possible, est précisée. A 15°C, les insectes survivent seulement jusqu'au stade III et à 30°C il y a un ralentissement du développement et une très forte mortalité. TSAI & WILSON (1986) obtiennent à 16°C un développement jusqu'à un 6ème stade surnuméraire mais pas d'adulte et, à 32,2°C, *P. maidis* atteint seulement le stade IV. Nos résultats sont complémentaires et montrent que *P. maidis* présente une sténothermie assez étroite entre 16°C et 30°C.

Quels que soient les stades larvaires concernés, il y a un allongement important du cycle de développement avec la baisse de la température. L'incubation des oeufs est quatre fois plus rapide à 30°C qu'à 15°C. En conditions non contrôlées, cette durée est de l'ordre de huit jours (ZIMMERMAN, 1948 ; CHELLIAH & BASHEER, 1966 ; NAPOMPETH, 1973) et correspond à nos valeurs obtenues à 25°C. De même, pour le développement larvaire, les différences de durée selon les températures sont très significatives. C'est à 25°C que le développement est le plus rapide. TSAI & WILSON (1986) donnent un optimum proche (26,7°C).

Pour juger l'influence de la température sur le développement larvaire, le suivi des taux de mortalité est primordial. La mortalité est totale à 15°C et très élevée à 30°C ou seulement 4 % des larves du stade I arrivent au stade adulte. Aux températures favorables, elle reste élevée (plus de 50 %). Elle est supérieure à celle obtenue par NAPOMPETH (1973) mais inférieure à celle observée par TSAI & WILSON (1986). Ces différences sont essentiellement inhérentes à la technique d'élevage. TSAI & WILSON (1986) utilisent des feuilles excisées qui peuvent engendrer de nombreuses carences nutritives. Notre expérience a été réalisée sur plantes entières. Leur changement était effectué toutes les semaines alors que NAPOMPETH (1973) a travaillé sur de jeunes plantules changées tous les trois jours.

NAPOMPETH (1973) remarque une mortalité plus élevée au premier stade larvaire. Ceci est confirmé par nos résultats, sauf à 30°C où l'on observe l'inverse. L'élévation de la température provoque peut-être un blocage de la mue imaginale et une mortalité plus tardive. Au stade adulte, la durée de vie moyenne est variable selon la température. Elle est plus longue à 20°C qu'à 25°C. Dès 10 jours après la mue imaginale, à 25°C, la moitié des adultes sont morts. Il faut attendre 20 jours pour avoir la même mortalité à 20°C.

NAPOMPETH (1973) obtient une longévité moyenne d'environ un mois. De plus, selon notre expérience, la plupart des adultes meurent avant 15 jours alors que NAPOMPETH (1973) observe une mortalité plus élevée à la fin du cycle. La plante hôte joue un rôle important dans la survie des adultes (SAXENA, 1969), ainsi les variétés différentes de maïs utilisées n'ont vraisemblablement pas les mêmes qualités nutritionnelles. Le contrôle de la longévité et de la fécondité sur différentes Poacées doit donc compléter cette étude. D'autre part, comme le montre AMMAR (1986), des causes pathologiques peuvent également engendrer une mortalité accidentelle. La recherche des microorganismes pathogènes est aussi à effectuer.

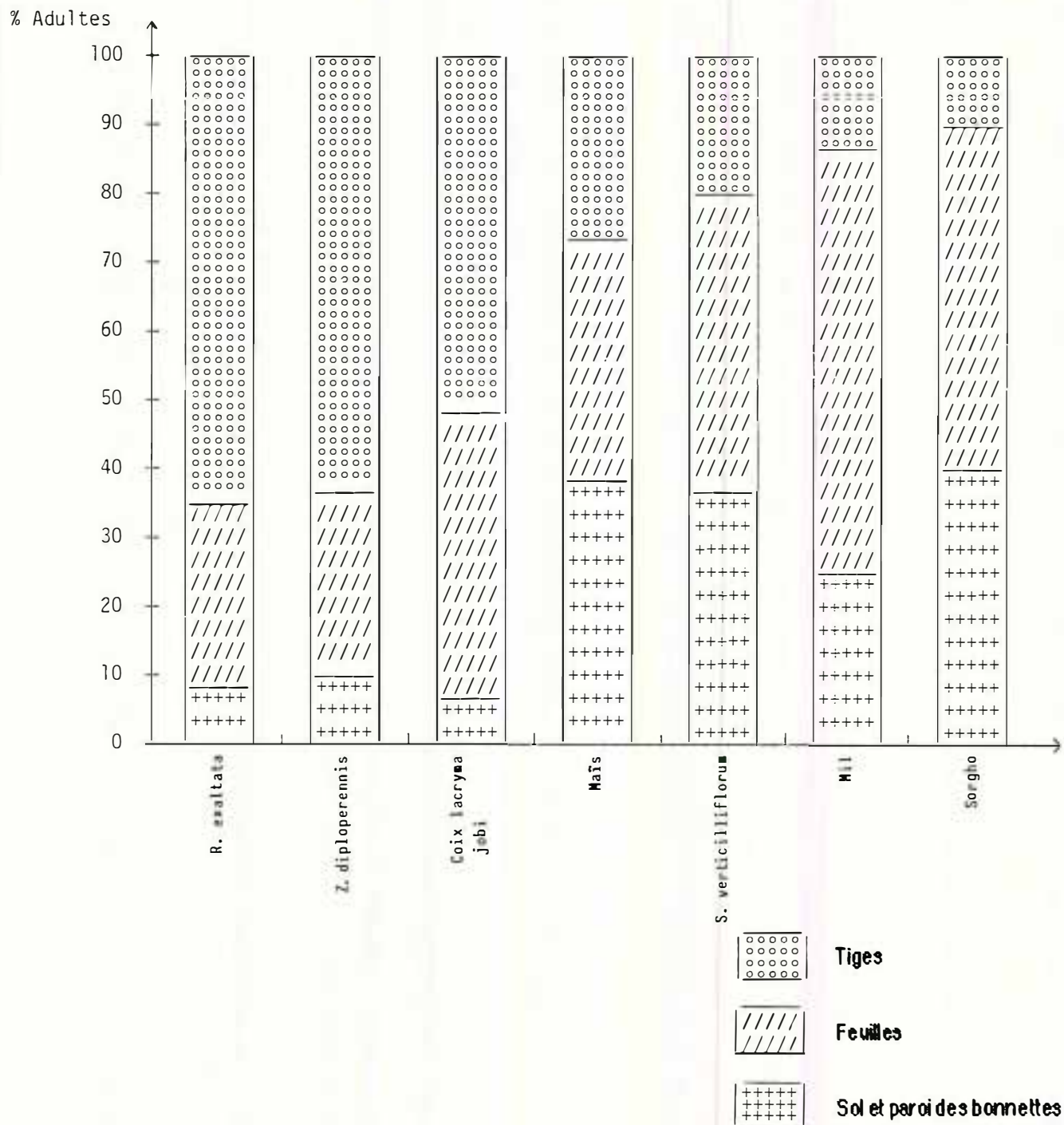


Fig. 20 : Répartition de *P. maidis* sur différentes poacées au cours de la période de ponte.

La fécondité sur maïs des populations de *P. maidis* de la Réunion, est équivalente à celle observée avec les populations d'Hawaii (ZIMMERMAN, 1948 ; NAPOMPETH, 1973) et d'Inde (CHELLIAH & BASHEER, 1966) tant au niveau de la fécondité totale moyenne (environ 100 oeufs en 27 jours de ponte) que des pontes journalières (5 à 20 oeufs par jour). Nos résultats sont par contre beaucoup plus faibles que ceux de TSAI & WILSON (1986) qui obtiennent une fécondité totale moyenne de plus de 600 oeufs avec les populations de Floride.

2 - COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DE *P. MAIDIS*

P. maidis a été recensé sur une vingtaine d'espèces végétales (tableau IX), mais NAMBA & HIGA (1971) ont montré qu'il est incapable de réaliser son cycle complet sur plusieurs espèces signalées auparavant comme plante-hôte. Ainsi sa reproduction a été mise en évidence sur seulement cinq espèces (tableau IX).

Dans toute la zone tropicale, *P. maidis* est considéré comme un ravageur du maïs. En Inde, il cause d'importants dégâts également sur sorgho (AGARWAL *et al.*, 1978). Selon NAULT (1983), *P. maidis* est originaire d'Afrique et serait inféodé au genre *Sorghum*. Son introduction sur le continent américain daterait du 16^{ème} siècle. Pour BREWBAKER (1979), sa présence en Amérique serait par contre beaucoup plus ancienne et il aurait mieux suivi l'évolution du genre *Zea*.

Si la connaissance de plantes hôtes aide à définir l'origine de *P. maidis*, elle permet aussi de mieux aborder l'étude de la dynamique des populations en facilitant la recherche des plantes sources selon les biotopes et modes de culture. Elle est d'autre part primordiale pour le choix d'un hôte préférentiel pour l'élevage de masse.

Dans cette étude, nous avons choisi un nombre limité d'espèces végétales mais en essayant de recueillir suffisamment de données répondant à ces trois critères.

Dans les deux premières expériences, le développement complet d'une génération d'insectes a été observé sur des espèces végétales appartenant essentiellement soit aux Andropogonae (*Rottboellia exaltata*, *Sorghum bicolor*, *S. verticilliflorum*), soit aux Maydae (*Coix lacryma-jobi*, *Zea mays*, *Z. diploperennis*). Ces espèces sont des céréales ou des adventices courantes en zone tropicale, et particulièrement à la Réunion (*R. exaltata*, *S. verticilliflorum*) où elles peuvent jouer un rôle épidémiologique. Ces expériences, sous cagettes et bonnettes, ont permis de suivre le développement larvaire, la fécondité et la mortalité de *P. maidis* pour connaître l'effet des différentes plantes hôtes sur la biologie de l'insecte.

2.1. Matériels et méthodes

2.1.1. Développement larvaire sur différentes espèces de Poacées cultivées sous bonnettes

P. maidis provient de l'élevage d'une population initialement capturée sur la station de Ligne-Paradis. Toutes les plantes hôtes testées sont issues de semis.

INRA 508, IRAT 143, Sylver Cross Bantam et la variété de sorgho Texas 412 ont été utilisées. Les semences de *Sorghum verticilliflorum*, *Coix lacryma-jobi*, *Rotboellia exaltata*, *Zea diploperennis* ont été récoltées ou produites à la Réunion.

On a utilisé des plants âgés de 20 à 30 jours. Les semis ont été volontairement échelonnés pour obtenir des développements végétatifs similaires (nombre égal de feuilles).

Pour la première expérience, six femelles gravides et deux mâles ont été déposés sous bonnettes pendant 24 h sur 18 plants de chaque espèce ou variété.

Ensuite cinq plants ont été disséqués sous loupe binoculaire pour le comptage des pontes. Les autres, maintenus sous bonnettes, sont disposés en blocs randomisés sur table dans le local d'élevage à la température moyenne de 24,5°C.

Avant de retirer les adultes des pondoirs, une observation de leur localisation dans chaque pot est réalisée.

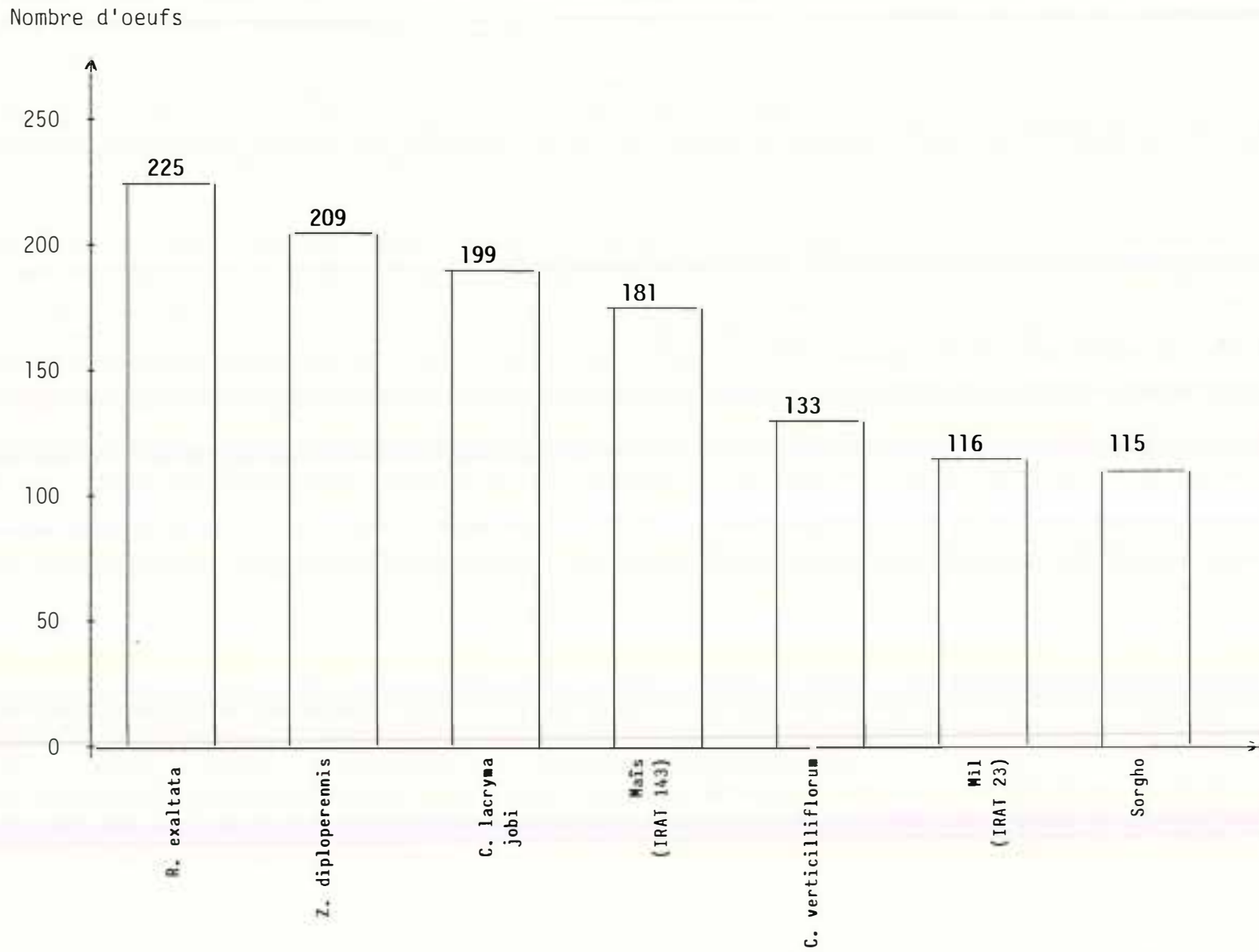


Fig. 21 : Nombre d'œufs déposés par 6 femelles de *P. maidis* 24 h selon les espèces végétales (5 pots / espèce végétale).

Des comptages journaliers sont effectués avant la fin des éclosions et le passage au stade adulte.

Pendant la période de développement larvaire, les contrôles sont bihebdomadaires.

De par l'hétérogénéité des pontes sur les différentes espèces végétales, les résultats n'ont pas été analysés par pot mais sur l'ensemble de l'essai.

2.1.2. Développement larvaire sur différentes espèces et variétés du genre *Zea* en chambres climatiques sous cagettes

Dans cette deuxième expérience, les maïs hybrides INRA 508, IRAT 143 et Sylver cross bantam, un maïs doux, ainsi que la variété composite IRAT 297 ont été testés et comparés à la téosinte *Z. diploperennis* : quatre femelles gravides et un mâle (âgés de 15 jours) ont été déposés dans une cagette pendant 24 h. Celle-ci est fixée sur la deuxième feuille déroulée, les plants présentant tous plus de trois feuilles.

Les pots sont ensuite disposés randomisés dans une chambre climatique à 25°C. La photopériode est de 18 h.

Après l'éclosion des larves, les cagettes sont déplacées sur la feuille ou les feuilles supérieures tous les trois jours environ. Ainsi les larves bénéficient d'une bonne nutrition.

Des comptages journaliers ont été effectués durant les périodes d'éclosion et d'apparition des adultes. Les contrôles sont plus espacés (bihebdomadaires) durant le développement larvaire.

2.1.3. Comparaison de la fécondité sur des plantes hôtes appartenant aux genres *Zea* et *Sorghum*

Dans ce dernier essai, on a choisi les mêmes espèces et variétés appartenant au genre *Zea* : *Z. diploperennis* et *Z. mays sp. mays* avec les hybrides INRA 508 et Sylver cross bantam et la variété IRAT 297.

Par contre, six origines différentes de *Sorghum* nous ont été aimablement fournies par MM. CHANTEREAU, OLLITRAULT et VANDEVENNE, chercheurs du programme sorgho de l'IRAT. Il s'agit de :

- . IS4 de type bicolor
- . 56-60 de type caudatum
- . 63-84 de type durra
- . 78 de type guinea
- . IS 9468 de type kafir
- . IS 12748, sorgho d'origine asiatique

Les plants semés en pot d'1 l sont utilisés 20-30 jours après semis pour obtenir des développements similaires.

Les *P. maidis* utilisées sont issues de la première génération d'élevage, en chambre climatique, d'insectes capturés à Ravine des Cabris.

Les jeunes adultes sont déposés dès la fin de leur mue imaginale en couple sur les plants sous bonnettes.

20 répétitions sont constituées pour chaque origine végétale et réparties selon un dispositif en blocs randomisés en chambre climatique.

Les températures moyennes diurne et nocturne sont respectivement de 24°C et 20°C. La longueur du jour est fixée à 18 h.

Les plants sont renouvelés tous les huit jours puis disséqués sous loupe binoculaire pour le comptage des oeufs. L'étude est réalisée jusqu'à la mort de la totalité des insectes femelles. Une analyse statistique est réalisée sur la fécondité totale par origine végétale grâce à une analyse de variance.

Tableau XXI : Taux de survie de *P. maidis* au cours du développement larvaire sur différentes Poacées

Nombre de larves	<i>Z. diploperennis</i>	<i>R. exaltata</i> (1)	Maïs (IRAT 143) (2)	Sorgho (Texas 412)	<i>S. verticilliflorum</i>	Mil (IRAT 23)	<i>Coix lacrymajobi</i> (3)
Larve Stade II	413	329	250	160	145	72	115
Nombre adultes	288	104	113	132	23	20	0
Taux de survie	70	32	45	82	16	28	0

- (1) sur 9 pots au lieu de 13
 (2) sur 11 pots au lieu de 13
 (3) comptage à l'éclosion

Tableau XXII : Durée de développement total de *P. maidis* sur différentes poacées

Espèces végétales	<i>Z. diploperennis</i>	<i>R. exaltata</i>	Maïs (IRAT 143)	Sorgho (Texas 412)	<i>S. verticilliflorum</i>	Mil (IRAT 23)
Durée de développement (en jour)						
* Adultes						
.moyenne	27,37	27,05	30,21	33,54	32,83	33,30
.écart type	1,46	0,86	2,51	3,09	2,48	2,41
.intervalle	24-34	24-28	27-35	29-41	27-35	27-35
.nombre total	288	104	113	132	23	20
* Mâles						
.moyenne	27,30	27,20	29,50	33,18	32,80	33,08
.écart type	1,61	0,83	2,18	3,37	2,61	2,84
.intervalle	24-34	24-28	27-34	28-45	27-35	27-35
.nombre total	104	46	41	67	20	12
* Femelles						
.moyenne	27,41	26,93	30,60	33,92	33,00	33,62
.écart type	1,38	0,88	2,61	2,75	1,73	1,68
.intervalle	24-34	24-28	27-35	29-41	31-34	31-35
.nombre total	184	58	72	65	3	8
* Sex-ratio						
.femelle/mâle	1,77	1,26	1,76	0,97	0,15	0,67

2.2. Résultats

2.2.1. Développement larvaire sur différentes espèces de Poacées cultivées sous bonnettes

L'observation des adultes de *P. maidis* dans chaque pot, avant de les retirer, permet de connaître leur répartition sur les plants (fig. 20).

La plupart des adultes se trouvent sur les plants pour les maïs, *R. exaltata* ou *Z. diploperennis*. Par contre, plus d'un tiers des insectes sont sur les parois des bonnettes des pots de *S. verticilliflorum* et *C. lacryma-jobi*. Sur de jeunes plants, les tiges sont souvent les sites préférentiels de ponte de *P. maidis*. Celles du *C. lacryma-jobi* et du mil portent moins de 10 % des insectes. Ces différences de répartition des individus mettent bien en évidence les affinités de *P. maidis* selon les espèces végétales.

P. maidis pond sur l'ensemble des Poacées testées. La ponte totale au bout de 24 h est très variable selon les pots. Cela est vraisemblablement dû au rythme de ponte des femelles. Néanmoins, il y a des différences importantes au niveau de la ponte totale selon les espèces végétales (fig. 21). Ainsi presque deux fois plus d'oeufs ont été pondus sur *R. exaltata* et *Z. diploperennis* que sur mil et sorgho.

Pour les genres *Zea* et *Sorghum*, la ponte de *P. maidis* est plus élevée sur les espèces sauvages (*Z. diploperennis*, *S. verticilliflorum*) que sur les céréales cultivées.

Sur les adventices présentes à la Réunion, les nombres d'oeufs déposés sont très différents : *R. exaltata* reçoit beaucoup plus d'oeufs que *S. verticilliflorum*.

Le développement larvaire apporte des informations complémentaires sur les préférences alimentaires de *P. maidis*. Celui-ci peut atteindre le stade adulte sur l'ensemble des Poacées testées à l'exception de *C. lacryma-jobi* sur lequel les larves meurent avant même le passage au deuxième stade.

A moins de perturber le développement des larves, le comptage des très jeunes stades est difficile. Aussi, pour évaluer des taux de survie, le comptage 5 jours après les premières éclosions a été retenu. A ce moment la plupart des larves sont au début du deuxième stade. Leur taille supérieure et leurs déplacements hors des gaines foliaires permettent un dénombrement plus aisé. Le taux de survie ne tient pas compte de la mortalité survenue durant le premier stade.

Les taux de survie de *P. maidis* au cours de son développement larvaire sont supérieurs sur sorgho et *Z. diploperennis* à ceux sur mil et *S. verticilliflorum* (tableau XXI). *R. exaltata* et le maïs IRAT 143 sont difficiles à cultiver sous bonnettes. Les changements plus fréquents de plante ont aggravé les taux de mortalité de *P. maidis*. Ceux-ci restent donc difficiles à interpréter.

La téosinte *Z. diploperennis* permet la production du plus grand nombre d'adultes. Celle-ci est également cinq fois plus importante sur *R. exaltata*, sorgho et maïs que sur *S. verticilliflorum* et mil.

Les durées de développement total sont aussi très variables en fonction des plantes hôtes (tableau XXII).

P. maidis effectue son développement complet le plus rapidement sur *R. exaltata* et *Z. diploperennis*. Il est plus lent sur maïs (IRAT 143). Il est encore plus fortement ralenti sur les *Sorghum* (sorgho et *S. verticilliflorum*) et le mil.

Pour chaque plante hôte, les mâles et les femelles ont des durées de développement similaires. Le sex-ratio varie selon les plantes-hôtes. Le maïs, *Z. diploperennis* et *R. exaltata* favorisent la production de femelles tandis que les mâles sont présents en surnombre sur le mil et *S. verticilliflorum*. D'autre part, quelles que soient les plantes, les insectes de forme macroptère sont présents en très faible proportion (moins de 10 % des adultes totaux).

2.2.2. Développement larvaire sur différentes espèces et variétés du genre *Zea* en chambre climatique sous caquettes

Le faible nombre de larves et surtout leur présence sur les feuilles dans un espace restreint a permis des comptages aisés. Aussi, le nombre de larves du stade I comparé au nombre d'adultes obtenu permet-il une bonne estimation du taux de survie après le développement larvaire.

Tableau XXIII : Taux de survie et durée de développement larvaire de *P. maidis* sous cagettes sur différentes variétés de maïs et une téosinte

	Nbre total de larves (Stade I)	Nbre total d'adultes	Taux de survie (en %)	Durée moyenne du développement total	Ecart-type	Intervalle
Cross bantam (Maïs doux)	47	32	68	25,66	0,94	25-28
Maïs INRA 508	57	21	37	26,24	2,61	24-31
Maïs IRAT 297	41	19	46	30	1,53	27-31
<i>Z. diploperennis</i>	50	30	60	26,4	1,76	24-28

Tableau XXIV : Fécondité de *P. maidis* sur différentes espèces ou variétés des genres *Zea* et *Sorghum* cultivés en pots sous bonnettes.

Espèces ou variétés		Ponte totale moyenne (N)	$\log (N + 1)$
Zea	<i>Zea diploperennis</i>	224	2,17 a (*)
	Sylver Cross Bantam	164	1,90 a
	INRA 508	139	2,08 a
	IRAT 297	20	0,92 bc
Sorghum	Caudatum	69	1,21 b
	Guinea	27	0,93 bc
	Durra	26	0,81 bc
	Bicolor	25	0,51 c
	Origine asiatique	21	0,88 bc
	Kafir	8	0,46 c
CV %			58 %

(*) Test de comparaison de moyenne de Newman et Keuls à 5 %

Avec l'utilisation des cagettes, les larves peuvent être maintenues sur des portions de feuilles en excellent état physiologique. Néanmoins, sous ces conditions artificielles, les feuilles, principalement celles du maïs INRA 508, se dessèchent rapidement. Une perturbation du développement larvaire et une augmentation du taux de mortalité ont pu en résulter.

Il y a globalement un comportement différent de *P. maidis* selon les variétés de maïs (tableau XXIII). Le "Sylver Cross Bantam", maïs doux, assure à *P. maidis* le développement le plus rapide et le meilleur taux de survie. Les durées de développement total sont similaires sur INRA 508 et la téosinte. Par contre, sur IRAT 297, une durée plus longue est nécessaire pour l'obtention d'adultes.

2.2.3. Comparaison de la fécondité sur des plantes hôtes appartenant aux Zea et Sorghum

Des différences très importantes de fécondité sont observées selon les plantes hôtes. Ainsi, la fécondité moyenne est de plus de 200 oeufs sur *Zea diploperennis* alors qu'elle n'atteint pas 10 oeufs sur le sorgho de type kafir (tableau XIV).

Les différences selon les femelles sont encore beaucoup plus élevées. Ainsi la meilleure ponte obtenue sur le sorgho du type kafir est inférieure à 50 oeufs alors que celle sur la téosinte est de 679 oeufs.

La transformation des pontes totales en log (N + 1) permet l'analyse statistique des données de fécondité. La fécondité diffère de manière hautement significative selon les plantes hôtes. Les pontes les plus abondantes sont obtenues sur *Z. diploperennis*, sur "Sylver Cross Bantam" et "INRA 508". Elles diffèrent significativement de l'ensemble des autres espèces et variétés.

La fécondité sur le sorgho de type *caudatum* est encore relativement forte (84 oeufs en moyenne). Elle est en tout cas quatre fois plus élevée que sur IRAT 297 (20 oeufs en moyenne). Le test de comparaison de moyenne montre que les pontes de *P. maidis* sur *S. bicolor* et le sorgho de type kafir sont significativement plus faibles. Avec moins de 10 oeufs par femelle, le sorgho de type kafir semble très peu attractif pour la ponte de cet insecte.

Le coefficient de variation de cet essai est élevé (58 %) à cause de l'irrégularité des pontes selon les femelles. Ces variations entre les insectes, et surtout entre les traitements, sont également accentuées par l'existence d'une mortalité élevée. Ainsi, seules six femelles ont pondu et deux ont survécu après 10 jours de dépôt sur le sorgho de type kafir alors que 18 insectes ont pondu sur *Zea diploperennis* et 15 étaient toujours en vie au bout des 10 jours.

2.3. Discussion

Le suivi du développement larvaire, de la fécondité et de la mortalité de *P. maidis* en conditions artificielles sur différentes espèces végétales a permis de caractériser le comportement de l'insecte sur les plantes et de définir ses hôtes préférentiels.

Les quelques espèces végétales étudiées ont presque toutes déjà été recensées comme plantes hôtes de *P. maidis* (tableau IX). Le développement larvaire s'est avéré impossible sur l'une d'elles : *C. lacryma jobi*, signalée cependant par NAMBA & HIGA (1971) comme permettant le développement de quelques individus. Si toutes les autres espèces permettent l'obtention d'adultes, les durées de développement et surtout les taux de survie y sont très différents. Le développement est plus rapide sur *Z. diploperennis* et *R. exaltata* alors que sur maïs, et surtout sur sorgho et sur mil, il est ralenti. Les taux de survie au cours du développement larvaire sont encore plus variables : très élevés sur la téosinte et le sorgho, ils sont relativement bas sur le mil et *S. verticilliflorum*. Dans la première expérience, taux de survie et vitesse de développement sont meilleures sur la téosinte que sur le maïs. Le deuxième essai met en évidence une grande variabilité des comportements de *P. maidis* face aux membres du genre *Zea*. Ainsi, *P. maidis* accomplit de meilleures performances sur le maïs doux que sur la téosinte. Par contre, le maïs local IRAT 297 est le plus défavorable à l'insecte. Ces données expliquent en partie les observations faites sur l'hybride IRAT 143 et les très fortes infestations par *P. maidis* observées en conditions naturelles dans les champs de maïs doux (GREBER, 1981).

L'étude du comportement de ponte et de la fécondité apporte des résultats complémentaires. Ceux-ci confirment la préférence de *P. maidis* pour la téosinte qui permet des pontes abondantes (près de 700 oeufs et plus de 200 oeufs en moyenne). Celles-ci sont néanmoins non significativement

PLANCHE V

Photo 1 : Infection des cellules salivaires de *P. maidis* par des procaryotes de type rickettsien (X 17272)

Photo 2 : Détail des procaryotes intranucléaires (X 21500)

Photo 3 : Présence des bactéries dans la lumière de l'intestin moyen antérieur de *P. maidis* (X 12500)

Photo 4 : Procaryotes intracellulaire présentant des inclusions en baguettes dans une cellule salivaire de *P. maidis* (X 10750)

Abréviations :

Au : Auréole claire

B : Bactérie en phase de multiplication

C : Chromatine

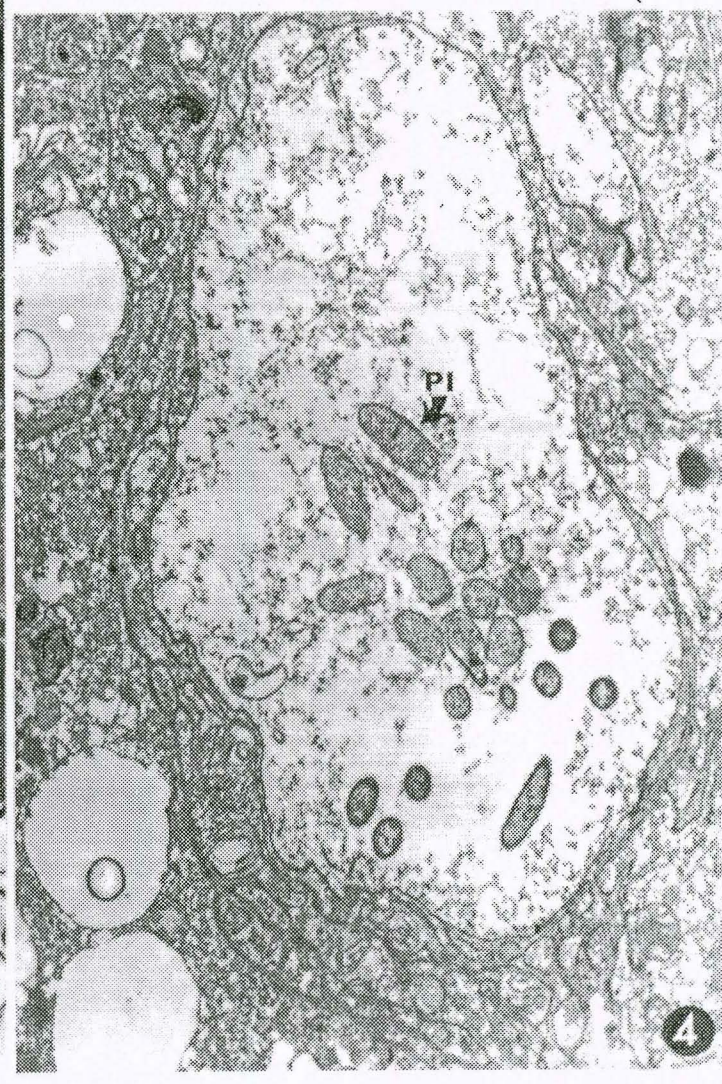
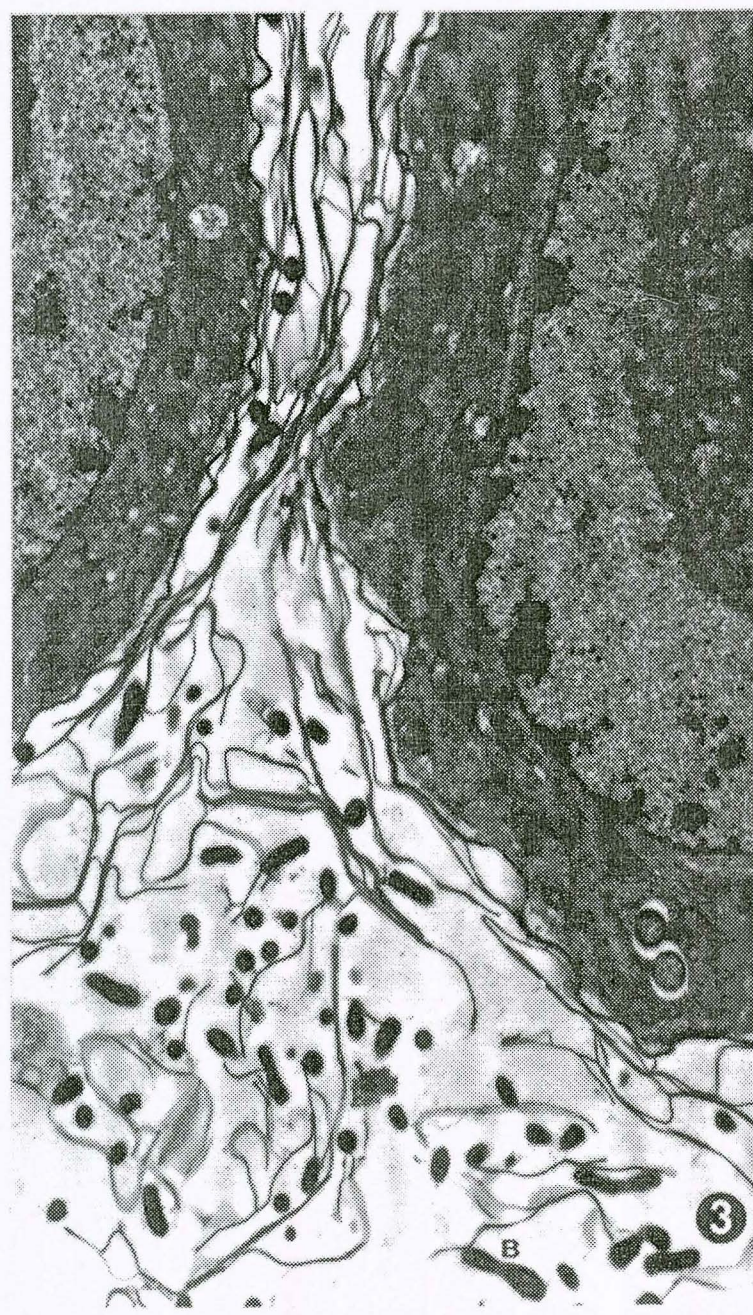
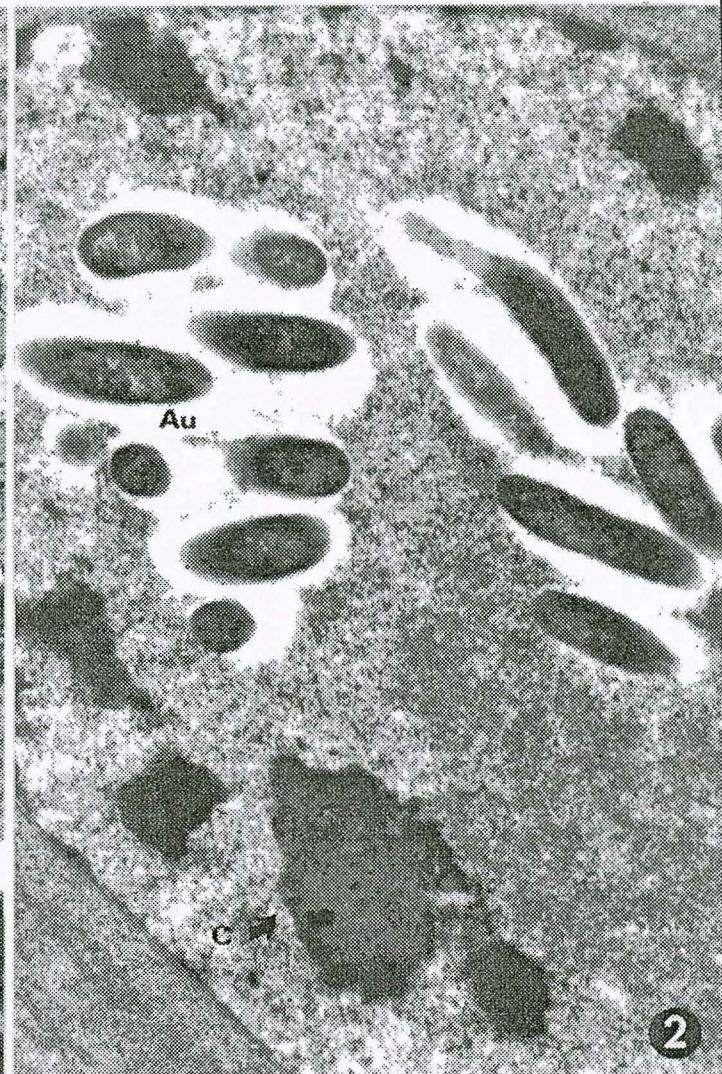
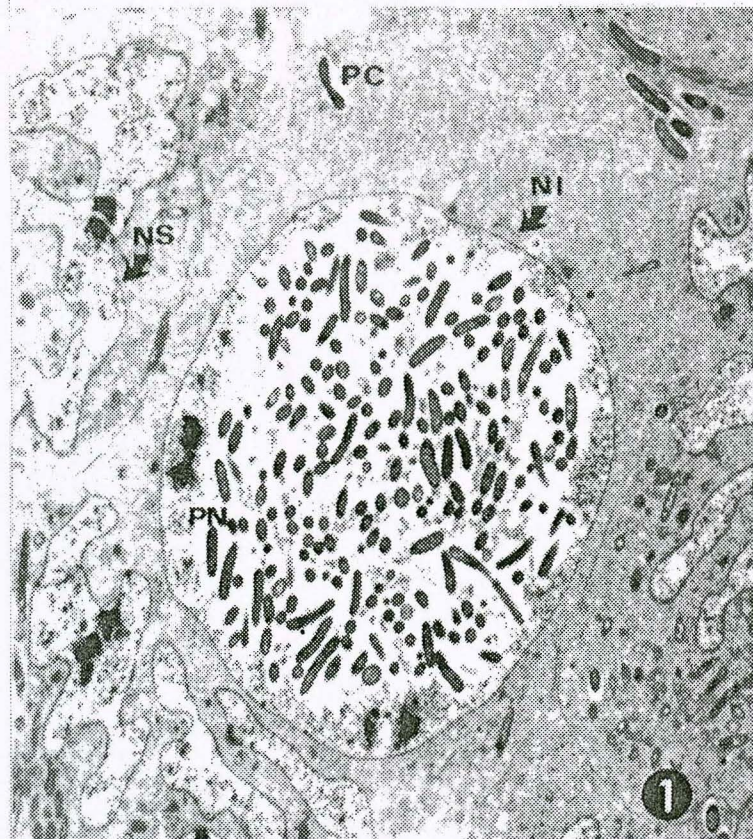
NI : Noyau fortement infecté

NS : Noyau sain

PC : procaryote intracytoplasmique

PI : Procaryote à inclusion en baguettes

PN : Procaryote intranucléaire



différentes de celles obtenues sur maïs doux et INRA 508. La ponte sur IRAT 297 s'avère par contre significativement bien plus faible.

R. exaltata est très appréciée de *P. maidis* pour la ponte alors que *S. verticilliflorum* l'est beaucoup moins. Aussi ces deux adventices ont-elles une importance très différente du point de vue épidémiologique : *R. exaltata* est comparativement une excellente plante réservoir, ce que confirment les observations au champ.

Globalement, les espèces du genre *Sorghum* semblent plus défavorables à la ponte de *P. maidis* que celles du genre *Zea*. Mais, dans ce cas aussi, la variabilité intra spécifique est importante. Seul le sorgho de type *caudatum* permet une ponte relativement abondante, significativement plus faible que celle obtenue sur les meilleurs maïs maïs, toutefois, bien plus abondante que sur IRAT 297. Certains sorghos sont très peu appréciés comme le kafir d'Afrique Australe où une ponte totale moyenne de moins de 10 oeufs a été observée.

La durée de vie des adultes est très variable et globalement relativement faible. Sur certaines espèces, la disparition de l'ensemble des femelles 10 jours après leur dépôt explique en partie les très faibles pontes.

3 - RECHERCHE DE MICROORGANISMES PATHOGENES CHEZ P. MAIDIS

Les longévités moyennes des populations de *P. maidis* à la Réunion sont comparativement beaucoup plus faibles que celles des populations d'Hawaii observées par NAPOMPETH (1973).

Différentes causes peuvent être responsables de cette mortalité anormale. AMMAR *et al.*, (1987) ont mis en évidence de nombreux microorganismes pathogènes dans des populations de *P. maidis* en Floride.

Aussi l'hypothèse d'une origine pathologique de cette mortalité élevée a-t'elle été recherchée.

Des observations microscopiques ont tout d'abord été réalisées sur des insectes provenant de populations d'élevage qui semblaient très affectées.

Des observations sur *P. maidis* provenant de différentes zones de l'île ont ensuite été effectuées pour déterminer les taux d'infection des *P. maidis* en conditions naturelles et l'importance relative de chaque microorganisme.

3.1. Matériels et méthodes

Les insectes d'élevages sont prélevés dès la fin de leur mue imaginale. En plus de ceux provenant de l'élevage de masse de Ligne-Paradis, des insectes ont été capturés dans les localités suivantes :

- . Salazie
- . Ravine des Cabris
- . Saint-Joseph
- . Colimaçons

Récoltés au dernier stade larvaire, ils sont préparés après leur mue imaginale.

Les échantillons sont disséqués et fixés au laboratoire à Ligne-Paradis puis envoyés à la station INRA de Saint-Christol les Alès pour les observations microscopiques.

3.2. Résultats

3.2.1. Populations d'élevage

L'observation en microscopie électronique met en évidence une contamination généralisée des insectes appartenant aux populations d'élevage. Pas moins de cinq types différents de

Tableau XXV : Importance de l'infection de *P. maidis* par divers procaryotes selon l'origine des populations

Type de Procaryote	Populations d'élevages (N = 6)	Populations naturelles (N = 10)
• Intracytoplasmique à inclusion	6	10
• Intracytoplasmique à auréole	6	10
• Intranucléaire à auréole	6	10
• Bactérie intestinale	4	1
• Petit virus	5	1

microorganismes ont été recensés. Les niveaux d'infestation dans les insectes et les fréquences d'insectes contaminés sont variables selon les microorganismes concernés (tableau XXV).

Le moins fréquent est une bactérie de 217 nm de diamètre à contenu dense (planche V) extracellulaire observé uniquement dans la lumière intestinale au niveau de l'intestin moyen antérieur.

D'autres microorganismes procaryotes à paroi de type rickettsien, sont observés dans tous les *P. maidis* d'élevage. Ils provoquent des infections généralisées et avec des taux de contamination élevés. On peut en différencier trois types selon leur morphologie et leur localisation (planche V):

- . Procaryote intracellulaire de 400 nm de diamètre présentant des inclusions en baguettes régulièrement dispersées dans les tissus de l'hôte

- . Procaryote intracytoplasmique de 343 nm de diamètre présentant une auréole claire, irrégulièrement distribuée et en groupe important.

- . Procaryote tout à fait identique à celui décrit précédemment mais peut être différent à cause de sa localisation intranucléaire.

Enfin, un petit virus de 24 nanomètres de diamètre est mis en évidence dans plus d'un tiers des insectes, dans les parties antérieures et moyennes de l'intestin moyen (planche VI). Des masses denses de ce virus sont observées au niveau des villosités intestinales. Des formations cristallines de tailles très élevées (jusqu'à plusieurs microns) peuvent être formées.

3.2.2. Populations naturelles

Les échantillons d'insectes provenant de populations naturelles de différentes origines montrent un niveau de contamination faible et moins varié.

La bactérie localisée dans la lumière intestinale n'est pas retrouvée dans ces insectes, et le virus sur un seul échantillon.

Les procaryotes à inclusions et les deux autres types intracytoplasmiques et intranucléaires sont-elles présentes sur l'ensemble des insectes. Néanmoins, l'importance des infections est beaucoup plus limitée particulièrement pour les deux derniers types.

3.3. Discussion

Ces observations microscopiques de quelques échantillons prouvent l'importance de la contamination de *P. maidis* par des microorganismes. La présence du procaryote à inclusion dans l'ensemble des insectes avec des infections généralisées et peu importantes permet de penser que celui-ci entretient principalement des relations symbiotiques avec son hôte. Par contre, pour les deux autres procaryotes à auréole, les niveaux variables d'infection selon les insectes et les phénomènes de lyse cytoplasmique et nucléaire souvent associés à des concentrations plus élevées de microorganismes fait présumer d'un certain pouvoir pathogène de ces procaryotes. Des Rickettsies ont également été trouvées dans les populations de Floride. Elles sont soit intranucléaires, soit cytoplasmiques et appartiendraient à la même espèce proche de *Rickettsia rickettsii* (AMMAR *et al.*, 1987).

Hormis ces deux types de particules, le procaryote à inclusion comme la bactérie le petit virus découverts dans *P. maidis* de la Réunion n'ont pas été observés chez les insectes de Floride, sur lesquels par contre d'autres espèces de procaryotes ont été mis en évidence. AMMAR *et al.* (1987) ont d'ailleurs confirmé le pouvoir pathogène d'une bactérie : *Staphylococcus sciuri*.

Le virus observé sur des populations de *P. maidis* de la Réunion semble également différent de par sa taille (24 nm au lieu de 54 nm) et sa localisation (uniquement au niveau du tube digestif et non dans les glandes salivaires et les tubes de Malpighi) de celui découvert sur *P. maidis* au Vénézuéla par HEROLD & MUNZ (1967). Sa présence aléatoire et les très fortes accumulations de particules dénotent également d'une certaine pathogénie.

L'étude d'insectes provenant de différentes zones montre que *P. maidis* est naturellement infecté sur une grande partie de l'île. L'élevage en conditions artificielles favorise néanmoins cette

PLANCHE VI

Photo 1 : Villosités de l'intestin moyen antérieur de *P. maidis* contenant des masses denses de particules virales (X 20000)

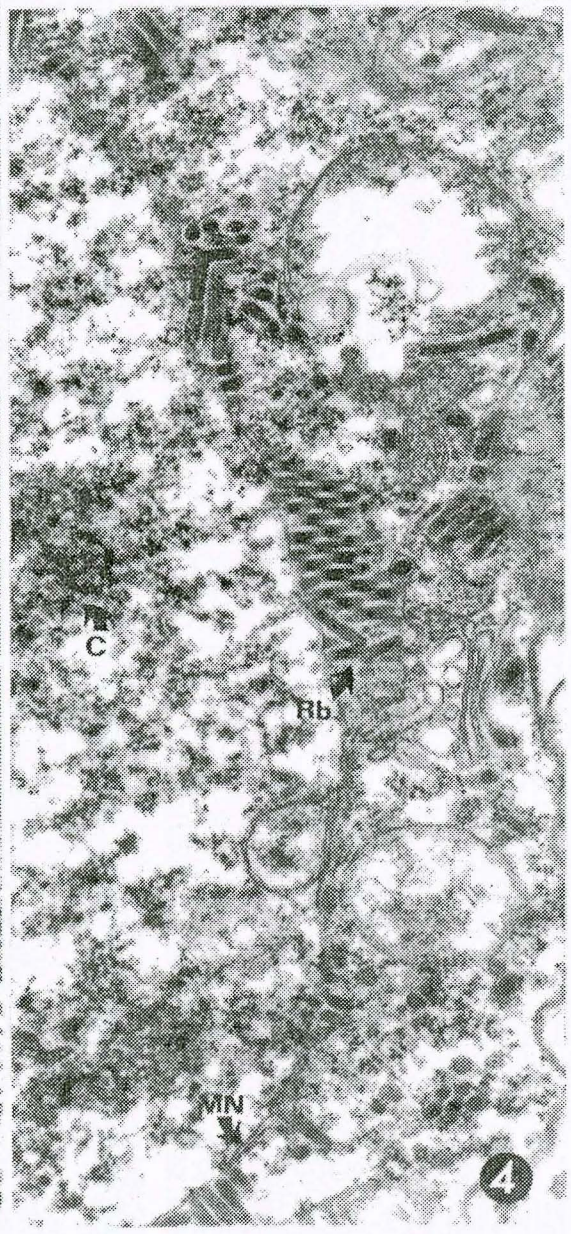
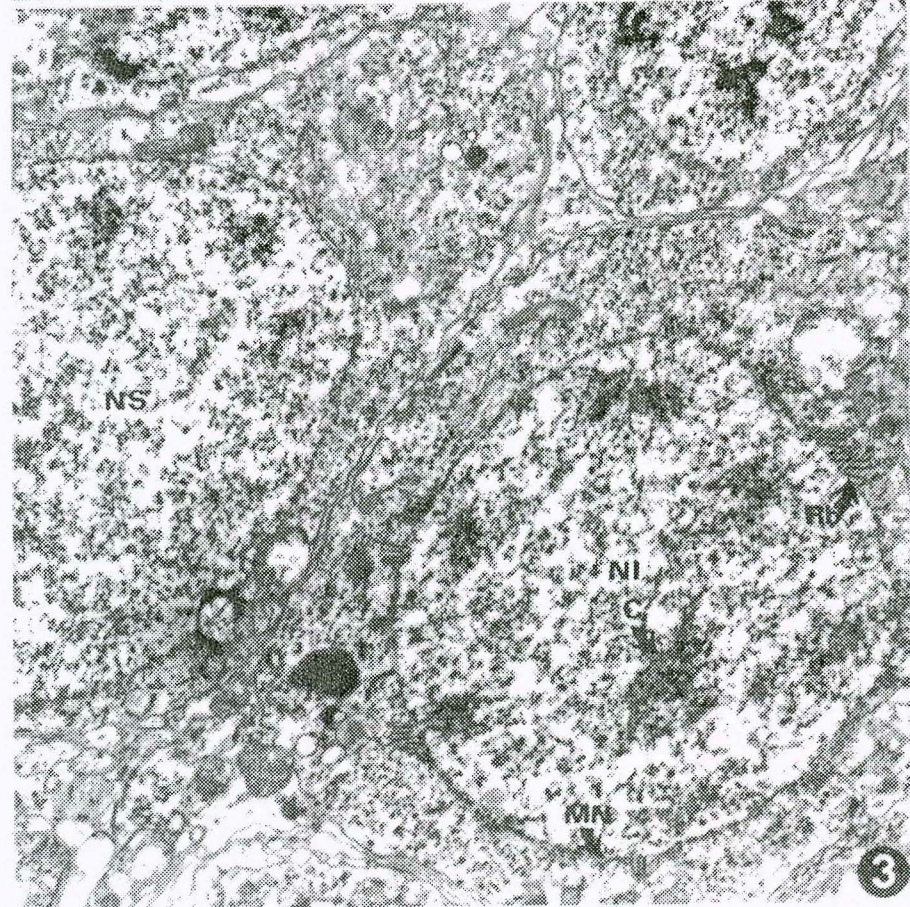
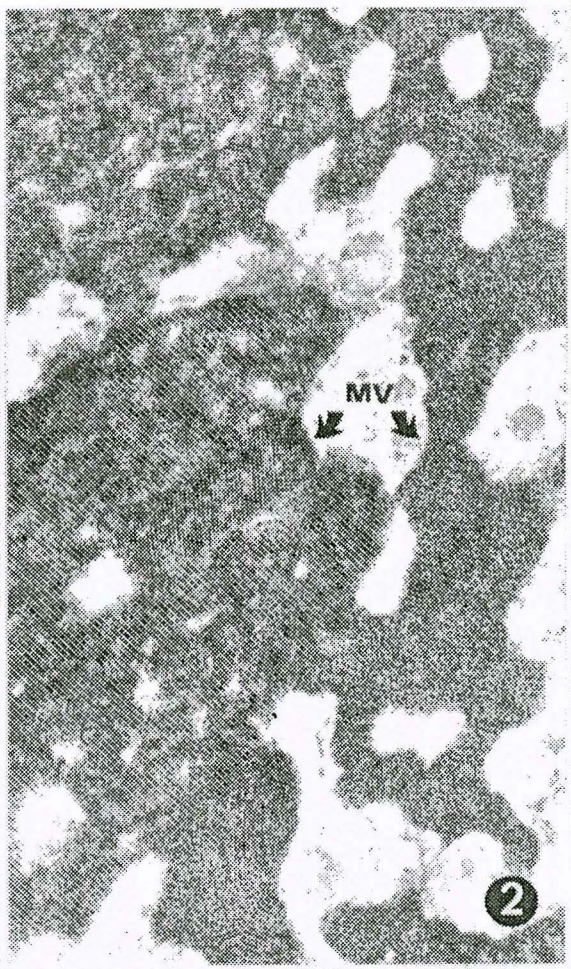
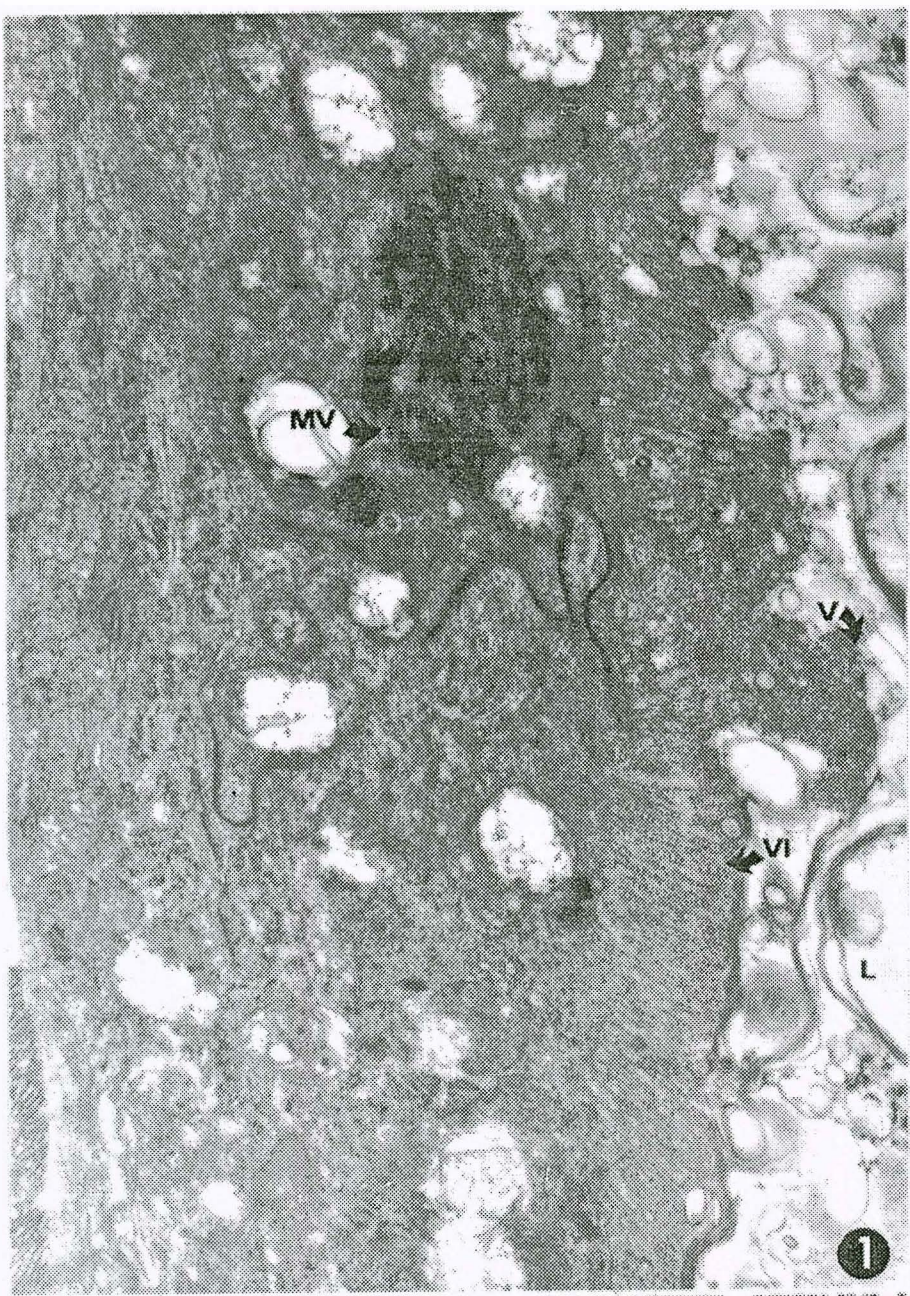
Photo 2 : Détail des masses de virions dans une cellule intestinale de *P. maidis* (X 26875)

Photo 3 : Multiplication des particules de MMV au niveau de la membrane nucléaire des cellules péri-neuriales (X10750)

Photo 4 : Détail de la multiplication du MMV dans les cellules péri-neuriales de *P. maidis* (X 31250)

Abréviations :

C : Chromatine
L : Lumière intestinale
MN : Membrane nucléaire
MV : Masse dense de virions
NI : Noyau infecté
NS : Noyau sain
Rb : Particules de MMV
V : Particules virales
VI : Villosités intestinales



contamination des insectes, comme le prouve l'importance des concentrations en microorganisme et leur diversité dans les adultes prélevés dans les cages d'élevage de masse.

4 - CONCLUSION

L'étude du développement larvaire, de la fécondité et de la mortalité de *P. maidis* en fonction de la température et des plantes hôtes apporte des données essentielles à la compréhension de la biologie de ce ravageur.

P. maidis présente une sténothermie assez étroite entre 15°C et 30°C. Celle-ci est proche de celle observée chez d'autres delphacides d'origine tropicale, comme par exemple *Nilaparvata lugens* Stal (KISOMOTO, 1981). A 30°C, la mortalité est très élevée ; aussi le développement des populations durant la saison chaude dans certaines régions tropicales, où la température moyenne est supérieure, peut-il être extrêmement affecté. Les températures basses provoquent un allongement important du cycle de développement sous les tropiques en saison hivernale ou dans les régions d'altitude, où les températures moyennes peuvent descendre au dessous de 15°C, température à laquelle l'incubation dure déjà plus d'un mois. L'accroissement des populations serait stoppé, principalement par la réduction du nombre de générations annuelles. En revanche, aux températures favorables (25°C à 27°C), cette espèce polyvoltine réalise un cycle de développement total en moins d'un mois, voire en moins de 25 jours sur certaines plantes hôtes comme le maïs doux. A de telles températures, son potentiel biotique est donc élevé.

La durée de développement est variable selon la plante hôte utilisée. *P. maidis* réalise plus rapidement son cycle de développement sur des adventices telles *R. exaltata* et *Z. diploperennis* que sur le maïs local, le sorgho ou le mil. Cette observation est contraire aux résultats obtenus avec *Dalbulus spp.* qui se développe plus rapidement sur maïs que sur la téosinte (NAULT & MADDEN, 1985). Les tests complémentaires avec plusieurs variétés de maïs montrent que les hybrides INRA 508 et Sylver Cross Bantam sont aussi favorables sinon plus que *Z. diploperennis*. La première variété testée présente donc une antibiose élevée vis-à-vis de *P. maidis*.

Ce phénomène de résistance agit sur la durée de développement mais aussi sur la mortalité larvaire et adulte et la fécondité. Pour ce dernier caractère la différence intraspécifique chez le maïs est importante puisque en moyenne *P. maidis* pond plus de 160 oeufs sur un maïs doux Sylver Cross Bantam pour seulement 20 sur IRAT 297.

Ces études du comportement de *P. maidis* sur différentes plantes hôtes confirme la préférence de celui-ci pour les espèces végétales appartenant aux tribus des Maydeae et Andropogoneae. Néanmoins, même au sein de celles-ci, sa gamme d'hôtes est réduite. Il ne peut pas par exemple effectuer son cycle complet sur *C. lacryma jobi*. Ce résultat contraire à celui observé par NAMBA & HIGA (1971) à Hawaii fait présumer l'existence d'une variabilité intraspécifique également chez les espèces sauvages. Celle-ci est mise en évidence par *S. verticilliflorum* : l'écotype de la Réunion présente une faible affinité avec *P. maidis* et aucun insecte n'est d'ailleurs observé sur cette plante en conditions naturelles alors qu'à l'île Maurice, c'est une plante réservoir fréquemment infectée par le MMV et supportant d'importantes populations de *P. maidis*. Cette espèce n'a donc pas d'intérêt épidémiologique à la Réunion.

R. exaltata reste la seule adventice importante car elle est très favorable au développement des populations de *P. maidis* et également sensible au MMV et au MStpV.

Par une étude plus précise de la fécondité, la recherche d'affinités préférentielles de *P. maidis*, soit pour le genre *Zea*, soit pour le genre *Sorghum* a été recherchée. Globalement, la fécondité de *P. maidis* est beaucoup plus faible sur les *Sorghum spp.* que sur les *Zea spp.* Néanmoins, sur certains écotypes, notamment du groupe *caudatum* la ponte est relativement abondante. Le groupe *durra-caudatum* est originaire d'Afrique centrale et est également un des groupes prédominants des sorghos d'Inde et d'Afrique de l'est (OLLITRAULT, comm. pers.). Il semble le plus favorable à *P. maidis* comme le montrent nos premiers résultats et ceux d'AGARWAL *et al.*, (1978). Cette bonne affinité de *P. maidis* entre un des principaux groupes d'origine du sorgho cultivé peut rendre plausible l'hypothèse de NAULT (1983) d'une co-évolution entre ce genre et *P. maidis*. Néanmoins, les très faibles pontes et les fortes mortalités observées sur d'autres types comme le kafir d'Afrique du Sud, comparativement à celles observées sur *Z. diploperennis* et le maïs doux, vont plutôt dans le sens du point de vue de BREWBAKER (1981).

Notre première étude de la fécondité a sous-évalué les capacités de ponte de *P. maidis* par le mauvais choix de la variété de maïs. La ponte moyenne la plus élevée a été observée sur *Z. diploperennis* avec plus de 200 oeufs en moyenne par femelle. Cette fécondité est plus élevée que les premières observations faites à Hawaii (ZIMMERMAN, 1948 ; NAPOMPETH, 1973) ou en Inde (CHELLIAH & BASHEER, 1966). Elle reste néanmoins près de trois fois plus faible que celle donnée par WILSON & TSAI (1986) pour les populations de Floride.

Cette moindre fécondité s'explique partiellement par l'existence d'une durée de vie moyenne relativement basse dans nos populations. Celle-ci atteint tout juste 15 jours sur des plantes hôtes et aux températures favorables alors qu'elle est de 30 jours à Hawaii (NAPOMPETH, 1973).

L'examen microscopique des insectes montre qu'ils hébergent de nombreux microorganismes. L'importance des contaminations et les perturbations cellulaires observées confirment l'existence d'un pouvoir pathogène de ces procaryotes.

L'observation fréquente mais non généralisée d'un procaryote de type rickettsien et d'un virus dans les populations naturelles de diverses zones de l'île amène à penser que ces organismes peuvent jouer un rôle important dans la régulation des niveaux de population. La diversité et les concentrations plus élevées de procaryotes dans les insectes d'élevage sont le reflet de mauvaises conditions des élevages, souvent favorisé par l'effet de surpopulation.

Le choix raisonné d'une température d'élevage maintenue entre 25°C et 27°C, d'une plante hôte favorable, le maïs doux ou la téosinte selon leur aptitude à supporter des densités élevées d'insectes, devrait améliorer la productivité de l'élevage. Dans le cas contraire, des changements supplémentaires devront s'imposer par l'élimination des souches contaminées, l'établissement de mesures sanitaires spécifiques et la conservation d'un élevage sain de base maintenu à basse température en conditions contrôlées très strictes.

L'étude du pouvoir pathogène de ces microorganismes doit par contre être poursuivie pour évaluer leur intérêt pour la mise en place éventuelle d'une lutte biologique contre *P. maidis*.

Les précisions obtenues tant sur la gamme d'hôtes de *P. maidis*, relativement réduite à la Réunion, que sur les exigences thermiques et sa pathogénie permettront une meilleure compréhension de la dynamique de ses populations.

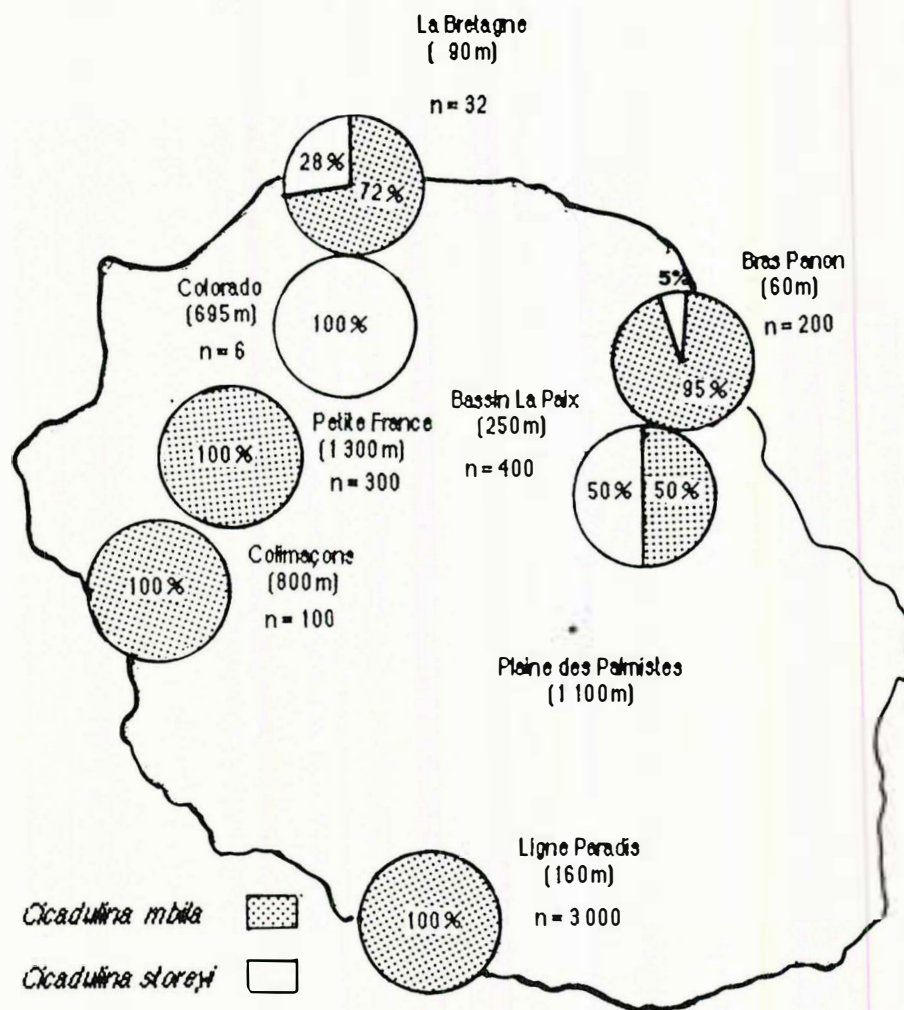


Fig. 22 : Répartition géographique et importance relative des espèces de *Cicadulina* présente à la Réunion.

CHAPITRE III : DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE C. MBILA

1 - REPARTITION GEOGRAPHIQUE ET IMPORTANCE RELATIVE DES ESPECES DE CICADULINA

1.1. Matériels et méthodes

Un travail d'inventaire des Auchenorrhynques a été engagé depuis novembre 1985. Des captures, soit au piège à émergence type IITA, soit à l'aspirateur DVAC ont été effectuées tous les cinq mois environ dans différentes localités, généralement sur prairies artificielles. La surface de capture est évaluée, permettant ainsi de déterminer des indices d'abondance. Les lots d'insectes sont triés sous loupe binoculaire puis envoyés à J. BONFILS, systématicien de l'INRA à Montpellier qui en assure la détermination exacte. Pour les espèces de *Cicadulina*, un lot a également été envoyé à M. WILSON, spécialiste des Auchenorrhynches à l'Institut International d'Entomologie de Londres, pour confirmer la détermination de *C. storeyi*. Sur certains lots, le taux de transmission du MSV par les différentes espèces de *Cicadulina* a été apprécié par dépôt individuel sur plantules de maïs après acquisition alimentaire de 48 heures.

1.2. Résultats

Outre *C. mbila*, seule *C. storeyi* a été récoltée sur certains des sites de captures (fig. 22).

C. mbila est présente sur l'ensemble de l'île, à l'exception de Colorado. Mais dans cette station, une seule capture a été effectuée sur une végétation très particulière à dominante d'Ericacées (*Philippia montana*).

Par contre, la répartition de *C. storeyi* est bien limitée à la zone sous le vent. Par comparaison avec des localités géographiquement très proches, elle est plus abondante en altitudes moyennes (Colorado, Bassin La Paix). Sur une végétation identique (*Setaria sphacelata*, *Pennisetum purpureum*...), les *Cicadulina* n'ont jamais été récoltés à 1100 m dans la Plaine des Palmistes alors qu'à une altitude plus élevée, sur la Côte sous le vent à Petite-France, *C. mbila* est abondante.

Les densités de populations sont très variables selon les dates de captures, la végétation et les localités. Dans les prairies de graminées fourragères, elles sont plus élevées sur *Setaria spp.* que sur Kikuyu (*P. purpureum*). Des piégeages faits à des dates et sur une végétation identiques à Bras-Panon et à Bassin La Paix donnent respectivement des densités moyennes de *Cicadulina spp.* adultes de 6,45 par mètre carré et 3,55 par m². La densité de population baisse donc légèrement avec l'augmentation de l'altitude.

Après une acquisition alimentaire de 48 h, *C. storeyi*, capturé sur *Setaria spp.* à Bras-Panon, peut transmettre le MSV à des jeunes maïs avec un taux de réussite de 29 %. Dans des conditions identiques, *C. mbila* originaire également de Bras-Panon transmet à 59 %.

1.3. Discussion :

La diversité des espèces de *Cicadulina* est faible à la Réunion, puisque seules *C. mbila* et *C. storeyi* y sont représentées. *C. mbila* est présente sur l'ensemble de l'île, sa répartition est donc plus large que celle de *C. storeyi*. *C. storeyi* est absente sur tous les sites de capture de la zone sous le vent.

Cette opposition peut être due aux conditions climatiques spécifiques de chaque zone. En effet, si les températures sont équivalentes entre Ligne-Paradis et Bras-Panon ou la Bretagne, par contre la pluviométrie est très différente. Ainsi, de 1983 à 1987, les précipitations moyennes annuelles ont été de 3,5 m avec 186 jours de pluie à Bras-Panon pour seulement 1 m avec 61 jours de pluie à Ligne-Paradis. L'humidité relative est également différente respectivement de 77 %, avec 4 h à 90 % pour Ligne-Paradis, et de 83 %, avec 9 h à 90 %, pour Bras-Panon.

Ce résultat est contraire aux observations faites au Nigéria. En effet, OKOTH & DABROWSKI (1987) ont également observé des disparités de distribution de *C. mbila* et *C. triangula* (*C. storeyi* selon WEBB, 1987) mais dues essentiellement à la température. *C. triangula* est prédominante dans les zones où la température est supérieure à 28°C, même en savane avec des humidités relatives allant jusqu'à 40 %.

Tableau XXVI : Variations saisonnières des niveaux d'infestations pour *C. mbi*
 par plant de maïs de l'hybride INRA 508 à Ligne-Paradis de 1985-à 1988

Saisons de cultures	Infestations faibles (Avril à Aout)				Infestations fortes (Septembre à Mars)			
	Densité moyenne	Ecart-type	Intervalle	Nombre de captures	Densité moyenne	Ecart-type	Intervalle	Nombre de captures
1985-1986	0,08	0,08	0-0,19	6	0,71	1,03	0,04-3,89	20
1986-1987	0,08	0,09	0-0,28	22	0,45	0,35	0-2,63	32
1987-1988	0,03	0,04	0-0,16	27	1,10	0,85	0-3,59	35

Dans les prairies humides, les densités de populations sont assez élevées, particulièrement à basse altitude, ce qui confirme les observations de RUPPEL (1965) et les captures de ROSE (1971) ou d'OKOTH & DABROWSKI (1987) faites en Afrique. Comme *C. mbila*, *C. storeyi* est donc un vecteur potentiel du MSV à la Réunion bien que le taux de transmission avec cette espèce soit plus faible. Ces zones de pâturage sont donc des réservoirs de vecteurs de la Striure non négligeables à la Réunion.

2 - VARIATIONS PLURIANNUELLES DES POPULATIONS DE C. MBILA SUR MAIS

2.1. Matériels et méthodes

L'évaluation des populations de *C. mbila* est réalisée sur des parcelles d'INRA 508 et d'IRAT 297, 25 jours après semis, avec une fréquence hebdomadaire à Ligne-Paradis et mensuelle à Petite-France.

Le piège à émergence (cf. 1ère partie chapitre IV-1) a été utilisé jusqu'au mois de juillet 1986 puis remplacé par l'aspirateur DVAC. Ces différentes techniques de capture rendent les comparaisons de variations pluriannuelles délicates. Néanmoins, elles ont été tentées car les résultats des captures au piège à émergence au DVAC, (corrigées grâce à la formule de KONO) effectuées en parallèle sur chacune des répétitions pendant trois mois n'ont pas montré de différence d'efficacité.

Ces densités de populations estimées par capture 25 jours après semis ont été exprimées en nombre de *C. mbila* par plant de maïs. Formulées ainsi, les variations annuelles pourront faciliter les comparaisons avec les données épidémiologiques de la Striure. La fréquence élevée des dates de piégeage sur la station de Ligne-Paradis permet d'exprimer les résultats en courbe d'incidence, alors que pour celles réalisées mensuellement à Petite-France des histogrammes ont été préférés.

2.2. Résultats

2.2.1. Ligne-Paradis

Au cours des trois années de suivis hebdomadaires des densités de populations de *C. mbila*, des variations très importantes ont été observées (fig. 23). Sur INRA 508 par exemple, les maxima correspondent respectivement pour les saisons 85-86, 86-87 et 87-88 à :

- 3,89 *C. mbila* par plant sur un semis de décembre 1985,
- 2,63 *C. mbila* par plant sur un semis de novembre 1986,
- 3,59 *C. mbila* par plant sur un semis de janvier 1988.

Par contre, des piégeages, réalisés sur les semis de 1986 ou juin 1987 dans le même site, ne permettent aucune capture de *C. mbila*.

L'ensemble des résultats met en évidence des tendances saisonnières qui permettent de séparer la saison de culture en deux phases principales (tableau XXVI).

Sur les semis de septembre à mars, on capture en moyenne une cicadelle pour deux plants au moins, voire une par plant (saison 1987-1988). Par contre, sur les parcelles semées d'avril à août, la présence de *C. mbila* est rare 25 jours après semis, en moyenne moins d'une cicadelle pour 10 plants de maïs.

La durée de la période d'infestation élevée varie selon les années. En 1986, les densités de *C. mbila* augmentent sur les parcelles semées en début août alors qu'en 1987, il faut attendre celles de la mi-septembre. En fin de période, on obtient des densités de *C. mbila* élevées 25 jours après le semis dans les parcelles de mars alors qu'en 1987, elles ne sont déjà plus observées sur celles de février et même depuis janvier pour 1986. Pendant cette période, des variations très importantes de niveau de populations sont observées. Une infestation d'un niveau élevé et relativement constant n'a été observé sur les semis de début février à fin mars qu'en 1988.

La date de déclenchement et l'importance de ces émigrations massives de *C. mbila* varient chaque année. Seul l'intervalle entre chaque pullulation semble assez régulier, de l'ordre d'un mois (semis du 12/09, 07/11, 26/12 et 20/02 en 86-87, semis du 11/12, 15/1 et 19/2 en 87-88).

De mai à septembre, pendant la période d'infestation faible, les résultats de capture sont

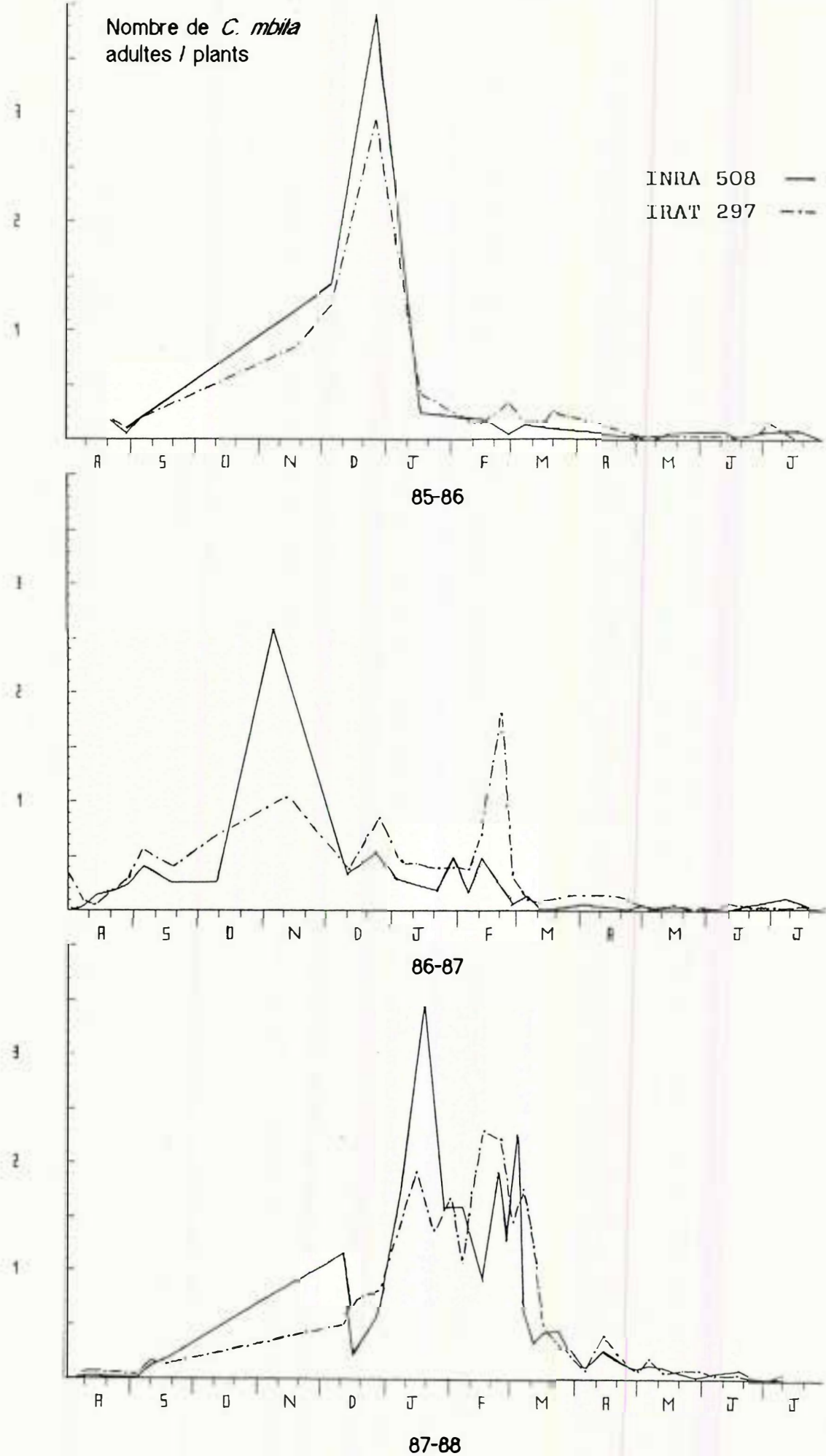


Fig. 23 : Importance de l'infestation des plants de maïs des variétés INRA 508 et IRAT 297 par *C. mbila* 25 jours après semis à ligne Paradis d'Août 1985 à Juillet 1988.

beaucoup plus homogènes pour les 3 saisons de culture.

L'importance des infestations par *C. mbila* est en moyenne similaire sur les variétés INRA 508 et IRAT 297. Néanmoins, une certaine hétérogénéité est mise en évidence lors de très fortes infestations.

2.2.2. Petite-France

Les captures réalisées mensuellement de janvier 1986 à mai 1987, mettent également en évidence des variations saisonnières (fig. 24). Les populations de *C. mbila* sont en moyenne d'environ un adulte pour deux plants de maïs dans les parcelles d'INRA 508 et IRAT 297 semées de mars à juillet 1986. Des densités plus de 10 fois plus faibles sont estimées sur les semis de décembre à février 1986 (0,01 *C. mbila* par plant) et de octobre 1986 à avril 1987 (0,04 *C. mbila* par plant). Il y a donc également deux périodes de semis présentant des infestations de *C. mbila* d'importance très distincte. Les captures effectuées sur les semis réalisés de mai à septembre mettent en évidence une période de forte intensité de population de *C. mbila*. Elle se distingue du reste de l'année où la présence de *C. mbila* est très rare dans les cultures de maïs. Les densités moyennes sont pour, chaque période respective, assez similaires, voire légèrement plus faibles qu'à Ligne-Paradis. Par contre, il existe un décalage de l'ordre de six mois entre les sites, les fortes infestations intervenant six mois plus tard à Petite-France. La durée de cette période est également très réduite passant de sept mois à Ligne-Paradis à trois mois à Petite-France.

2.3. Discussion

Les captures réalisées sur des jeunes semis de maïs sur le site de Ligne-Paradis mettent en évidence des infestations importantes et fréquentes de *C. mbila* sur cette culture à la Réunion. Les densités allant jusqu'à plus de trois *C. mbila* par plant, sont beaucoup plus élevées que celles données par STOREY (1925) en Afrique australe, ou ROSE au Zimbabwe (1971). Ce dernier a capturé au maximum 33 adultes de *C. mbila* pour 100 plants (ROSE, 1973). La situation de notre essai dans un périmètre irrigué et en zone de culture continue de maïs ou de canne à sucre accentue vraisemblablement les niveaux de population. Néanmoins, ils restent en dessous des niveaux de populations de 50 *Cicadulina* par m² présentes sur des prairies artificielles en zone irriguée du Nigéria (OKOTH & DABROWSKI, 1987) ou du Zimbabwe (ROSE, 1971).

L'évolution très rapide des courbes d'infestations par *C. mbila* montre l'existence de tendances saisonnières marquées. Elles sont le reflet d'une situation régionale et pas seulement des variations locales dues à la situation particulière du site d'essai. L'existence d'une période de vols migratoires importants d'octobre à avril semble confirmée par les résultats similaires obtenus durant quatre années de mesure. Les observations préliminaires de DELPUECH (1985) pour les années 1983 et 1984 semblent également en accord avec cette répartition.

La pluviométrie, en régissant le développement des plantes hôtes de *C. mbila*, est le principal responsable des activités migratoires de *C. mbila* (GORTER, 1953 ; ROSE, 1971). Dans la région côtière sous le vent où se situe Ligne-Paradis, on peut distinguer globalement trois saisons des pluies (fig. 25) : celle des pluies cycloniques, de décembre à mars, où la pluviométrie est la plus importante, celle des pluies d'alizés, liées à des dépressions polaires, d'avril à août, où les précipitations sont moins abondantes mais assez fréquentes, celle, enfin, située entre septembre et novembre, qui est la plus sèche.

Cette sécheresse provoquerait le départ des insectes se développant sur des Poacées sauvages arrivant à maturité ou en voie de dessèchement. Elle serait donc responsable du flux d'immigration observé sur les parcelles de maïs à partir du mois d'octobre. L'importance des populations migrantes est due à l'existence de zones plus humides assurant des niveaux de populations élevés pendant la majeure partie de l'année. Ainsi, par exemple à Bras-Panon et à Grand-Etang, sur la côte au vent, des densités respectives de 6,54 et 10 *C. mbila* au m² ont été mesurées en juin 1986 sur pâturages de *Setaria spp.*, alors qu'elles ne sont que de 0,5 *C. mbila* au m² à Ligne-Paradis à la même date.

L'été austral, de novembre à mars, est la saison la plus chaude et la plus humide. Les niveaux de populations élevés résultent alors de l'action combinée des précipitations qui assurent un développement général des Poacées hôtes et de l'augmentation de la température moyenne qui reste proche de l'optimum de développement de *C. mbila* (fig. 26).

L'intervalle entre les pics de population observés en 86-87 et surtout en 87-88 correspondent

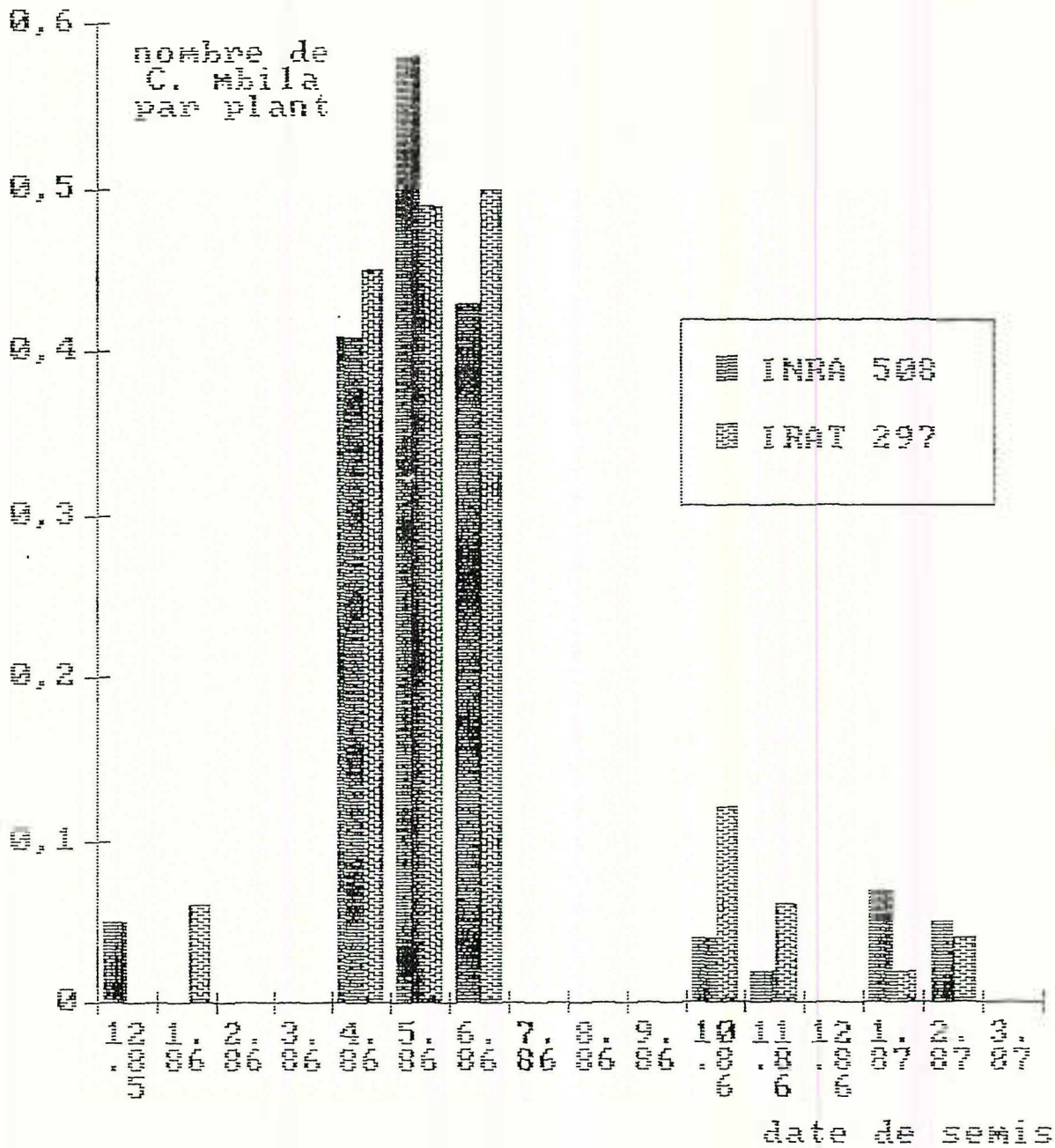


Fig. 24 : Importance de l'infestation des plants de maïs des variétés INRA 508 et IRAT 297 par *C. mellea* 25 jours après semis à Petite France de Décembre 1985 à Mars 1987.

assez bien aux durées de développement d'une génération de *C. mbila* aux températures moyennes correspondantes. Durant cette période, l'infestation des parcelles serait alors assurée par des insectes migrants sur de longues distances et par d'autres issus d'une multiplication active assez proche du site de capture.

La température est un paramètre très important à prendre en compte car elle est la principale responsable des variations entre les sites d'altitude différente. Elle permet d'expliquer les décalages observés entre Petite-France et Saint-Pierre pour les périodes de fortes infestations. L'abaissement de la température en altitude limite également le nombre de générations annuelles et donc la durée de la période de densités élevées.

La présence à la station de Ligne-Paradis d'un poste météorologique depuis 1966 et la réalisation d'une analyse fréquentielle des pluies mensuelles, apportent les données nécessaires pour rechercher certaines liaisons entre les caractéristiques climatiques et les variations pluriannuelles constatées dans les niveaux de population.

Tout d'abord l'étude de la période sèche est très importante puisqu'elle détermine l'importance et surtout la durée de la période des vols de *C. mbila*. En 1985, des précipitations importantes dès le mois de novembre puis tout au long de la saison cyclonique (fig. 25) expliquent la courte durée de la période de fortes infestations de *C. mbila* en 1985-86. Par contre, pour 1986-87, la situation est totalement inversée. Des pluies suffisantes n'arrivent pas avant janvier, voire février, en 1987, et pas avant mars en 1988, où jusqu'en mai, les précipitations sont inférieures à la médiane. Le retard, voire l'absence, de pluies cycloniques en prolongeant la période de sécheresse, pourrait donc être l'une des principales causes de l'allongement de la période de fortes infestations en 1986-87 et surtout en 1987-88.

Le démarrage effectif du programme de criblage en 1988 a nécessité le lâcher d'un grand nombre de *C. mbila* sur la station. Bien que réalisé généralement sur des soles relativement éloignées, cet apport artificiel a pu favoriser les niveaux de populations élevés et l'allongement de la période de forte infestation.

Les variations de la température constituent également un autre élément à prendre en compte. La température moyenne fut relativement basse durant l'année 1986 jusqu'au mois d'octobre. Environ 2°C de différence sont observés en juillet avec la moyenne sur 20 ans (fig. 26).

Les niveaux de populations plus faibles observés en 1986-87 (tableau XXVI) peuvent être liés à l'abaissement de la température. En effet, celle-ci, en s'éloignant de l'optimum de développement de *C. mbila*, limite l'accroissement des populations.

A l'inverse, les températures élevées observées en janvier et février 1988 ont dû favoriser le développement des populations de *C. mbila* à la fin de la période de pullulation. Ceci expliquerait les nombres très élevés de cicadelles capturées.

En s'appuyant sur l'analyse fréquentielle des pluies et la comparaison des écarts de température avec la moyenne sur 20 ans, on peut connaître les conditions climatiques les plus fréquentes et donc les caractéristiques de la dynamique des populations de *C. mbila*. Les précipitations élevées de novembre 1985 à mai 1986 et celles très faibles de décembre 1987 à avril 1988, sont éloignées des médianes mensuelles correspondantes. Les précipitations d'août 1986 à janvier 1987 s'en rapprochent beaucoup ; aussi représentent-elles une situation climatologique beaucoup plus fréquente. La durée de la période des vols migratoires de *C. mbila* doit donc généralement se rapprocher le plus de celle de 1986-87 (octobre à mars).

Par contre, la courbe des températures en 1986 est plus basse que la moyenne sur 20 ans. Ainsi, la meilleure situation des niveaux moyens de populations doit être recherchée entre les valeurs observées en 1985-86 et celles de 1987-88. En effet, par rapport à la température moyenne sur 20 ans, les températures moyennes étant légèrement plus basses en 1985-86 et un peu plus élevées en 1987-88.

3 - CONCLUSION

La diversité des espèces de *Cicadulina* est faible à la Réunion, puisque seuls *C. mbila* et *C. storeyi* y sont représentés. La composition des espèces est identique à l'île Maurice, ce qui montre une

PRECIPITATIONS(MM)

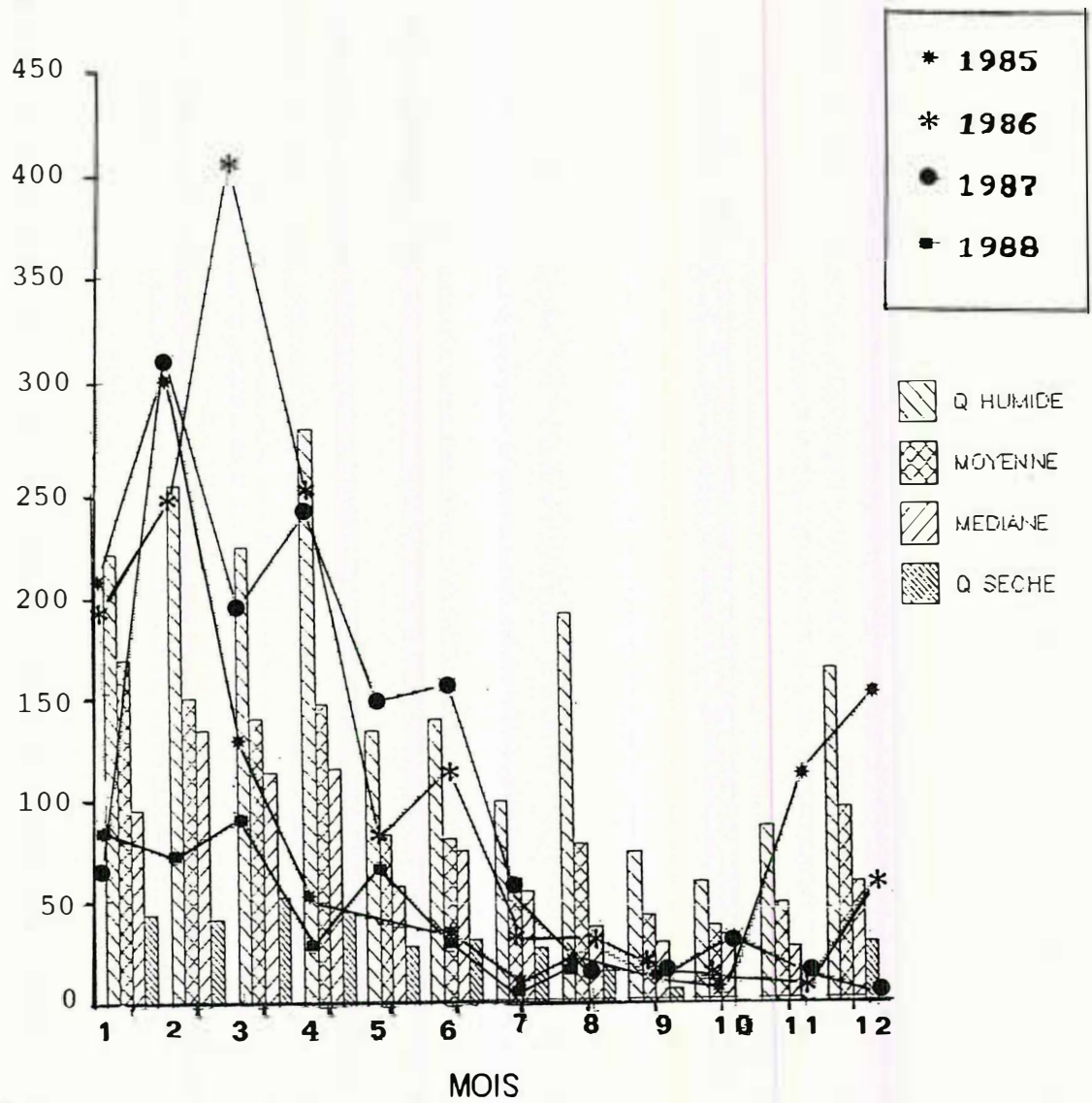


Fig. 25 : Comparaison des pluviométries mensuelles de 1985 à 1988 avec l'analyse fréquentielle des pluies depuis 1966 réalisée sur ce même site de Ligne Paradis.

certaine homogénéité de la composition de ce genre au niveau des deux îles.

C. storeyi est présente uniquement dans la zone sous le vent et n'a jamais été capturée dans des parcelles de maïs. Aussi, bien qu'elle transmette le MSV, ne paraît-elle pas être un vecteur important de la Striure. Sa capture dans les parcelles de canne à sucre à la Bretagne montre néanmoins qu'elle pourrait peut-être jouer un rôle dans la transmission des souches spécifiques de MSV présente sur cette plante.

C. mbila est par contre une espèce largement répandue dans l'île. De fortes populations sont présentes dans certains biotopes comme les zones de pâturages qui sont des réservoirs non négligeables à la Réunion. Les trois années d'évaluation des densités de populations à Ligne-Paradis mettent en évidence une période de fortes infestations. Ces variations annuelles sont assez bien expliquées par les températures et hauteurs pluviométriques qui régissent le développement des Poacées hôtes. Une prévision des risques d'infestations élevées est alors possible. Les zones côtières de basse altitude sont les plus favorables à *C. mbila*, particulièrement au cours de la saison chaude. Cette importance des conditions météorologiques contraste avec la faible influence des ennemis naturels sur la dynamique des populations.

Bien que beaucoup moins importante que sur d'autres Poacées, l'infestation du maïs peut être relativement élevée sur une période assez longue. Aussi cette forte présence de vecteurs rend-elle possible l'existence d'épidémies de Striure sur cette culture à la Réunion.

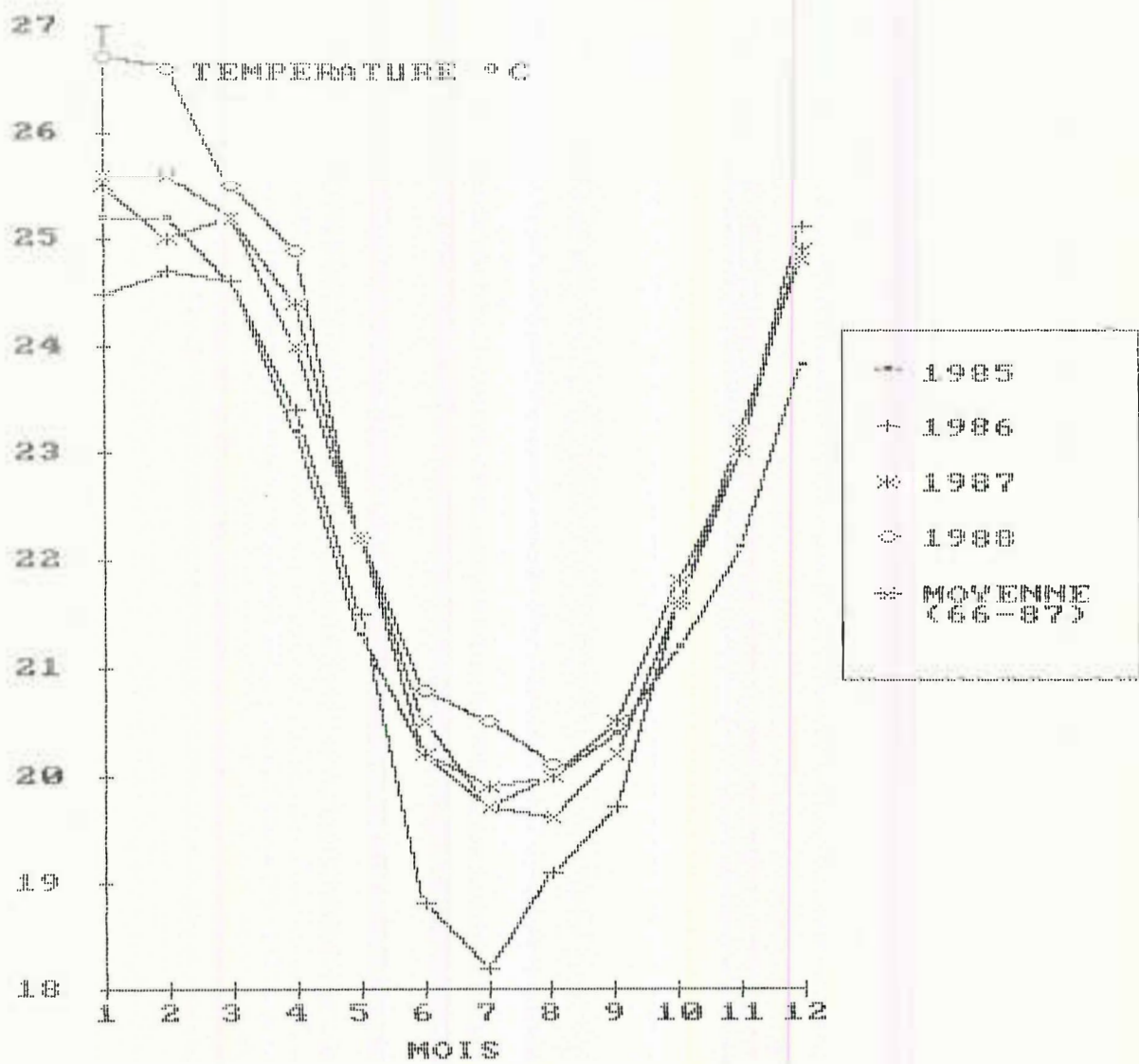


Fig. 26 : Etude comparative des températures moyennes mensuelles de 1985 à 1988 avec la moyenne mensuelle sur 20 ans à Ligne Paradis.

CHAPITRE IV : DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE *P. MAIDIS*

L'épidémiologie des viroses transmises par *P. maidis* et surtout ses rapports avec les niveaux de populations de son vecteur sont très mal définis. FALK & TSAI (1986) explique la baisse des infections par le MMV en Floride durant l'été par la réduction des populations de *P. maidis*, et BREWBAKER (1979) à Hawaï considère qu'un accroissement des populations virulifères en hiver est responsable du taux supérieur d'infection par le MMV. A la Réunion, lors de son étude préliminaire, DELPUECH (1985) n'a pas mis en relation les taux d'infection et les variations de populations de *P. maidis* qu'elle trouve globalement assez réduites. Aussi, les infestations du maïs par *P. maidis* au cours de l'année demandent-elles à être encore précisées. Les macroptères émigrants sont les responsables des infections virales primaires qui déterminent pour une large part les dégâts observés en fin de culture. Notre étude a donc été limitée au suivi de l'importance et de la rapidité de cette infestation en ne prenant en compte que les populations adultes, par un comptage 25 jours après semis.

1 - VARIATIONS PLURIANNUELLES DES POPULATIONS SUR MAÏS A LIGNE-PARADIS ET PETITE-FRANCE

1.1. Matériels et méthodes

Le comptage hebdomadaire des adultes de *P. maidis* à Ligne-Paradis est réalisé sur chaque plant des deux répétitions d'INRA 508 et IRAT 297, 25 jours après semis.

Les densités de populations sont exprimées en nombre de *P. maidis* par plant et par parcelle. Pour tracer les courbes d'incidence des infestations, la valeur moyenne sur les deux répétitions est calculée. Les résultats de Ligne-Paradis ont permis une analyse statistique. Pour Petite-France, l'évaluation des infestations est seulement mensuelle sur une parcelle par variété.

1.2. Résultats

1.2.1. Ligne-Paradis :

Au cours des trois saisons de culture (fig. 27), *P. maidis* a toujours été trouvé sur les parcelles de maïs, quelle que soit la période de l'année. Ainsi, quelle que soit la date de semis, le maïs supporte des infestations de *P. maidis*. Celles-ci sont par contre d'intensité très variable. Plus de 7,11 insectes par plant sont dénombrés sur les semis d'INRA 508 le 31/1/86 alors que seulement 2 insectes pour 100 plants sont présents sur les mêmes semis du 20/6/86. Une même amplitude est constatée en 1987 et en 1988.

Au cours d'un même mois, de telles extrêmes ne sont pas retrouvées et l'on peut distinguer globalement deux périodes "d'intensité d'infestations" différentes (tableau XXVII).

Sur les semis de début décembre à fin mars, les infestations sont les plus nombreuses. Durant cette période, on dénombre en moyenne de deux à trois insectes par plant. La période d'infestation maximale se situe de la mi-février à la mi-mars, jusqu'à dix insectes par plant peuvent être dénombrés 25 jours après semis.

Les niveaux d'infestation restent assez hétérogènes pendant cette période où des pics de population sont mis en évidence. Leur fréquence d'apparition est plus ou moins régulière et ils sont généralement espacés d'environ un mois.

Par contre, les parcelles semées d'avril à novembre sont beaucoup moins infestées par *P. maidis* ; les niveaux de populations, 25 jours après semis, sont généralement inférieurs à 1 insecte pour 2 plants. La quasi-absence de *P. maidis* est néanmoins très rare et a été observée seulement sur les semis de juin 1986 et de juillet 1987.

Au cours des trois saisons de culture, les infestations par *P. maidis* présentent tout de même quelques différences. En 1985-86, la période de fortes infestations est assez courte, alors qu'en 1986-87, elle débute presque un mois plus tôt, et que, sur les parcelles du mois de juin, un niveau de population élevé est encore observé. En 1987-88, les densités de population sont, pour les deux

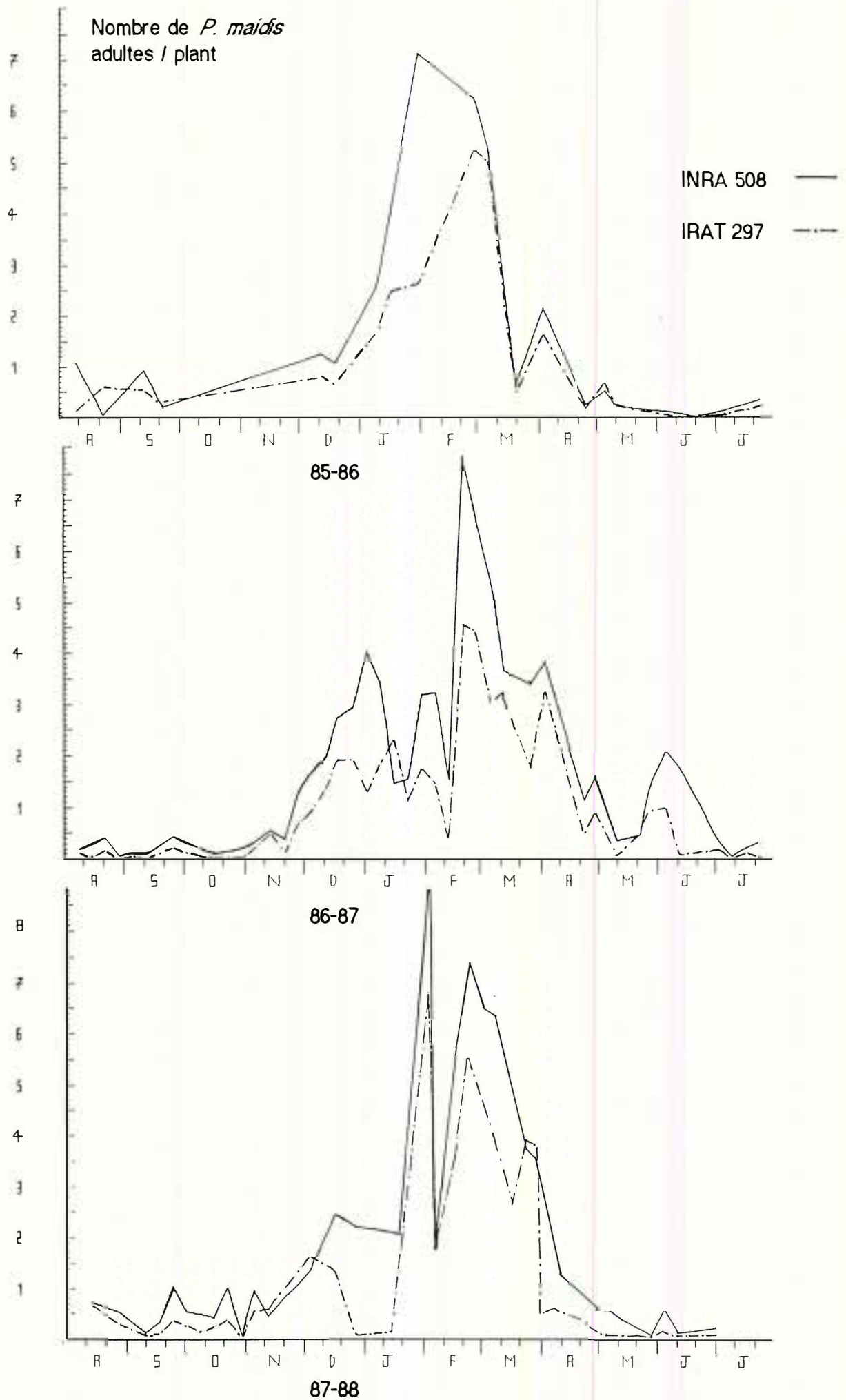


Fig. 27 : Importance de l'infestation des plants de maïs des variétés INRA 508 et IRAT 297 par *P. maidis* 25 jours après semis à Ligne Paradis d'Août 1985 à Juillet 1988.

périodes, beaucoup plus élevées que lors des saisons précédentes.

1.2.2. Petite-France (en zone forestière d'altitude)

Les semis mensuels sur une période plus courte, de décembre 1985 à avril 1987, fournissent moins de données. On observe une présence assez continue de *P. maidis*, 25 et 50 jours après semis (fig. 28). Le niveau de population le plus élevé observé sur un seul semis est de six insectes par plant. Durant l'année 1986, il existe également deux périodes où les densités de populations sont très distinctes.

De mars à juin, on observe en moyenne plus d'un insecte pour deux plants (0,75 adulte par plant) et plus de trois insectes par plant après 50 jours, tandis que de juillet à février, la présence de *P. maidis* est très peu fréquente (0,04 adulte par plant) sur les parcelles d'INRA 508 et d'IRAT 297.

1.3. Discussion

P. maidis est présent sur les parcelles de maïs dans les Hauts et sur la zone côtière, où des niveaux de population importants sont recensés durant toute l'année.

Des *P. maidis* adultes sont dénombrés en zone d'altitude même lorsque la température moyenne ne dépasse pas 10°C. Cette constatation est en accord avec la large distribution mise en évidence sur l'ensemble de la zone tropicale d'altitude et dans des régions plus septentrionales des Etats-Unis.

Les jeunes semis peuvent supporter des niveaux de population élevés à Ligne-Paradis ; ceux-ci dépassent neuf adultes par plant sur une parcelle d'INRA 508 25 jours après un semis de janvier 1988. Ces maximums sont quantitativement équivalents à ceux observés en 1983 et 1984 dans la même région par DELPUECH (1985). Mais les densités de populations étaient observées plus tardivement sur des plants en montaison (au moins 40 jours après semis) ; les adultes étaient alors issus de la 1ère génération élevée sur la parcelle et non d'émigrants, le maïs trop âgé n'étant plus attractif.

Malgré des dispositifs expérimentaux très différents, les niveaux maximums d'infestation observés de 1985 à 1988 sont équivalents aux niveaux moyens dénombrés sur des maïs de même âge à Hawaii de 1970 à 1972 par NAPOMPETH (1973).

Nos niveaux moyens d'intensité de populations restent donc, même en période d'infestations fortes, inférieurs à ceux de cet archipel.

Dans les Hauts de la Réunion, les niveaux moyens des populations sont généralement plus faibles que ceux obtenus en zone côtière. Les maximums restent là encore assez proches (plus de 6 adultes par plant 25 jours après un semis d'INRA 508 de mai 1987).

Sur les deux sites de captures, des variations importantes d'intensité de populations de *P. maidis* dans les parcelles de maïs sont mises en évidence au cours de l'année.

Les parcelles d'INRA 508 semées de décembre à mars sont envahies par près de 10 fois plus de *P. maidis* adultes 25 jours après semis que celles mises en place de mai à novembre. De telles variations saisonnières n'ont pas été mises en évidence par DELPUECH (1985) bien qu'elle ait observé des infestations plus élevées en fin de saison chaude.

A la Réunion, *P. maidis* est très inféodé au maïs. Sa reproduction a été observée en conditions naturelles sur une autre Poacée, *Rottboellia exaltata*. Cette adventice est assez répandue au point de former de véritables peuplements dominants en culture de canne à sucre.

La période traditionnelle des semis de maïs à la Réunion débute aux premières pluies cycloniques, généralement durant le mois de novembre. L'établissement d'un climat chaud et humide favorise également le développement des autres plantes hôtes, tout particulièrement *R. exaltata*, qui peut s'étendre dans les champs de canne à sucre récemment coupés ou replantés.

A l'augmentation des disponibilités en réserves de plantes hôtes s'ajoute également celle de la température. L'une et l'autre accélèrent alors le développement de fortes populations de *P. maidis*.

Cet effet combiné peut donc en partie expliquer l'existence d'une période de fortes densités de

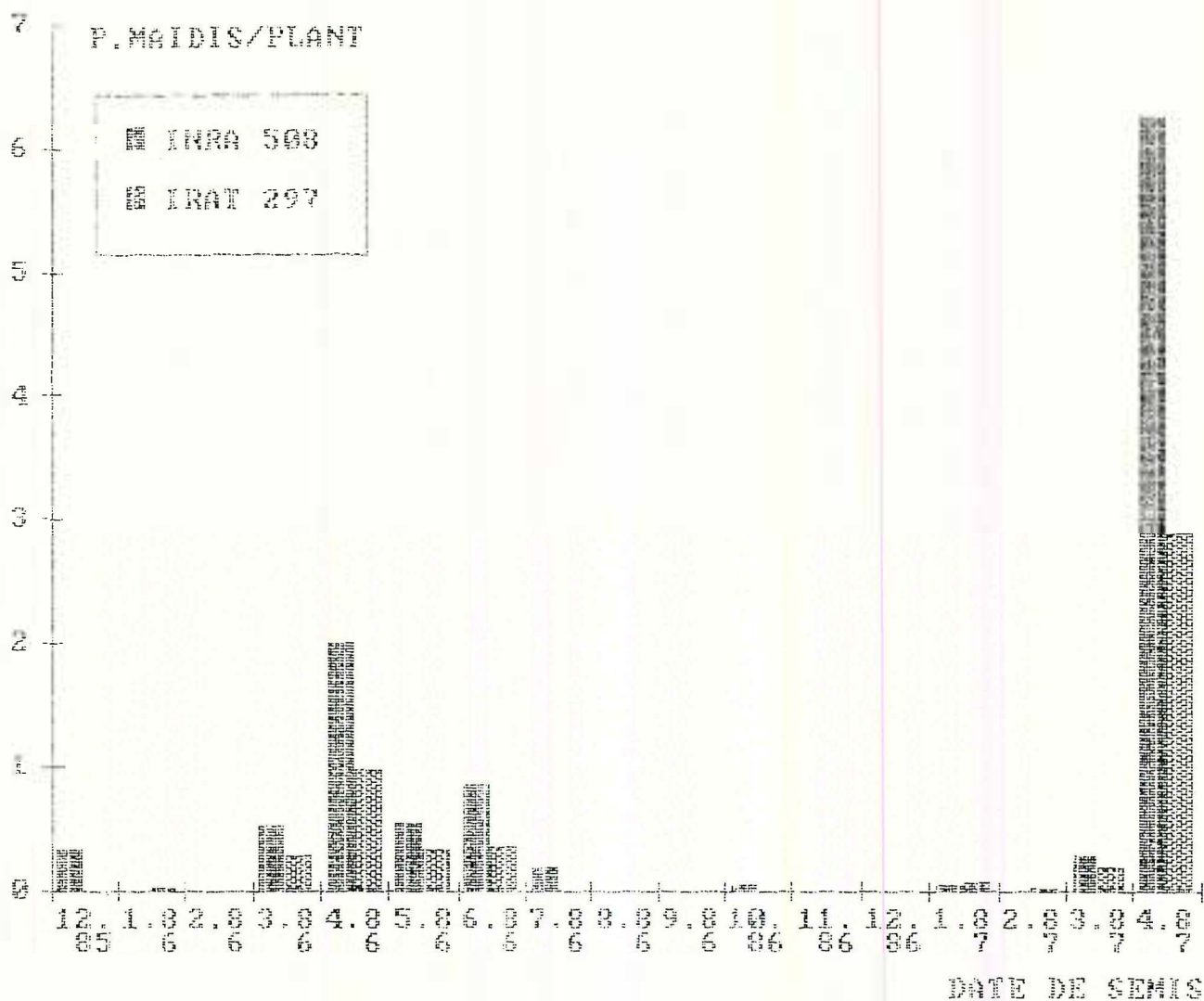


Fig. 28 : Importance de l'infestation des plants de maïs des variétés INRA 508 et IRAT 297 par *P. maidis* 25 jours après semis à Petite France de Décembre 1985 à Avril 1987.

Tableau XXVII : Variations saisonnières des niveaux d'infestations par *P. maidis* par plant de maïs de l'hybride INRA 508 à Ligne-Paradis de 1985 à 1988

Saisons de culture	Intensité de population faible à moyenne (Juin à Novembre)				Intensité de population forte (Décembre à Mars)			
	Densité moyenne	Ecart-type	Intervalle	Nombre de captures	Densité moyenne	Ecart-type	Intervalle	Nombre de captures
1985-1986	0,45	0,38	0-1	16	2,49	2,04	0,13-7,11	28
1986-1987	0,23	0,24	0,01-1,25	42	2,56	1,61	0,67-7,84	42
1987-1988	0,48	0,46	0-2,08	34	3,21	2,51	0,10-9,24	

populations mises en évidence lors de ces trois années successives.

Les maximums s'observent sur des semis de janvier à février. Les plants de maïs semés en début de saison (novembre) approchent de la maturité au cours du mois de février et, devenant moins appétants pour *P. maidis*, ils provoquent l'émigration massive des adultes macroptères. Ces vols migratoires assurent ainsi les infestations particulièrement élevées observées sur les semis de fin janvier à fin février.

Les courbes d'intensité de populations sont assez similaires pour les trois années de culture. Une petite différence existe néanmoins entre les niveaux d'infestation durant les périodes de faible intensité en 1986 et en 1987. Sur les semis d'avril à novembre 1987, on observe en moyenne deux fois plus de *P. maidis* que sur ceux d'avril à novembre 1986. D'octobre 1985 à septembre 1986, la température moyenne est particulièrement basse, contrairement à celle d'octobre 1986 à septembre 1987 qui est relativement élevée.

Cette différence est particulièrement marquée en saison hivernale (2°C), où la température moyenne est éloignée de l'optimum de *P. maidis*. Ceci a favorisé le développement de populations encore élevées durant l'hiver austral de 1987 par rapport à celui de 1986.

CONCLUSION

L'étude comparative de la biologie et de la dynamique des populations de *C. mbila* et de *P. maidis* met en évidence de nombreuses similitudes mais aussi des différences non négligeables entre ces deux vecteurs principaux des viroses du maïs à la Réunion.

Les deux insectes présentent bien une sténothermie comparable à celle d'autres Auchenorrhynques d'origine tropicale, comprise environ entre 15°C et 30°C. Néanmoins, *C. mbila* est plus sensible aux températures basses et *P. maidis* aux températures plus élevées. En effet, la durée de développement total de *C. mbila* double entre 20°C et 25°C alors que pour *P. maidis* une amplitude beaucoup plus faible est observée. Par contre, à 30°C, *P. maidis* enregistre une forte mortalité et un ralentissement de sa durée de développement, celle de *C. mbila* présentant à cette température son développement le plus rapide.

Le comportement sur les Poacées est également très différent. *C. mbila* peut être définie comme une espèce oligophage, mais généraliste, et est capable de se développer et de pondre sur une gamme étendue d'espèces végétales appartenant aux Poacées. Elle exprime néanmoins sa préférence pour la tribu des Paniceae et plus particulièrement pour le mil ; mais celle-ci reste relativement peu marquée. Au contraire, la gamme d'hôtes de *P. maidis* est beaucoup moins large et semble même moindre que celle énoncée dans la bibliographie. La préférence de ce Delphacide est très marquée tant pour certains genres qu'au niveau intraspécifique comme le montrent sa fécondité et sa mortalité très variable sur différentes espèces des genres *Zea* et *Sorghum*. Cette espèce pourrait être considérée comme un spécialiste oligophage.

Les densités de populations dans les parcelles de maïs montrent pour les deux insectes des variations assez similaires par une forte augmentation des niveaux de populations au cours de la saison chaude. L'existence de niveaux de populations globalement plus faibles chez *C. mbila* peut s'expliquer par sa moindre attirance pour le maïs mais aussi par un potentiel biotique légèrement plus bas que celui de *P. maidis*. Les données climatiques, de pluviométrie et de température sont les principaux facteurs agissant sur la dynamique des populations de *C. mbila*. Pour *P. maidis*, les variations de température ne sont pas suffisantes pour expliquer la chute des niveaux de populations à la fin de l'été austral. Une incidence importante de facteurs biotiques est soupçonnée. L'existence de nombreux microorganismes pathogènes a été démontrée mais l'importance des maladies n'est pas encore évaluée.

D'autres ennemis naturels ont également été identifiés, tels les mirides prédateurs d'oeufs ou de nombreuses espèces d'araignées, ainsi que des parasites.

Ces différentes données apportent les informations nécessaires à la réalisation de notre programme mais aussi des éléments nouveaux répondant à des problèmes d'ordre plus général.

Tout d'abord l'élevage artificiel est réalisable par un choix raisonné des températures et des plantes hôtes. L'utilisation d'une serre chapelle chauffée et refroidie par un système de cooling permet d'élever simultanément les deux insectes ; le gradient de température existant dans la serre peut être exploité par une disposition adéquate des cages d'élevage permettant à chaque espèce d'être à son

optimum de température. Les données très précises concernant le potentiel biotique des insectes sur une gamme d'hôtes permet un choix très sûr des plantes préférentielles, celui-ci allant jusqu'au niveau variétal.

Ces études ouvrent également d'autres perspectives de lutte que celle envisagée par le programme initial.

L'existence d'une antibiose élevée chez IRAT 297 vis-à-vis de *P. maidis* est la première manifestation de résistance contre un Auchenorrhynque mise en évidence chez le maïs. Comme le montre le travail réalisé sur les delphacides du riz, la recherche de résistance mérite d'être incluse dans le programme de création variétale qui ne doit pas se contenter d'une résistance aux virus.

La découverte de microorganismes pathogènes chez *P. maidis* devrait également être exploitée pour la mise en place d'une méthode de lutte biologique éventuelle. Les premières études des variations de population de *C. mbila* en relation avec les données météorologiques montrent la possibilité d'une certaine prévision des vols migratoires de *C. mbila*. A la Réunion, il pourrait permettre un choix raisonné des dates de semis et des variétés. De telles études seraient à développer dans d'autres conditions de milieu, et particulièrement en Afrique, dans le but d'établir un modèle prévisionnel.

Enfin quelques observations sur des thèmes plus fondamentaux peuvent être faites. La biologie de *P. maidis* sur différentes espèces végétales apporte quelques précisions sur la co-évolution insecte-plante, sans vraiment confirmer une affinité préférentielle pour le genre *Zea* ou *Sorghum*. L'étude des populations sous différents paramètres confirme l'homogénéité des *C. mbila* quelle que soit leur origine géographique alors que pour *P. maidis* des différences importantes, par exemple au niveau de la fécondité, semblent exister selon les régions tropicales.

La coexistence dans *P. maidis* du MMV et du MStpV, qui se multiplient sans affecter l'insecte, et d'autres virus susceptibles d'être pathogènes, est très intéressante. La comparaison des mécanismes mis en jeu au niveau moléculaire pourrait permettre une meilleure compréhension du pouvoir pathogène de ces micro-organismes.

TROISIEME PARTIE :

*LES MECANISMES DE TRANSMISSION
ET LEUR DETERMINISME CHEZ LES VECTEURS*

Le mode de transmission persistant, par l'importance des relations entre l'agent infectieux et son vecteur, met en jeu des processus biologiques complexes. Leur étude reste encore très parcellaire et, déjà au niveau de la terminologie, certaines définitions doivent être précisées (cf. 1ère partie, chap. II-1). L'acquisition de résultats nouveaux est primordiale pour l'élaboration des concepts qui pourraient améliorer la classification des complexes infectieux.

En fonction de l'état des connaissances et de nos moyens techniques, nous nous sommes attaché à approfondir l'étude de certains mécanismes de la transmission pour les trois complexes infectieux.

La transmission du MSV par *C. mbila* est tout d'abord étudiée. Les taux de transmission des populations naturelles de l'île sont comparés pour vérifier l'existence ou non d'une variabilité mise en évidence par les résultats discordants obtenus ailleurs. La réalisation de croisements contrôlés et d'une sélection des insectes actifs est mise en place pour confirmer l'hypothèse de STOREY (1932) d'un déterminisme génétique de la transmission et pour établir son origine dans les populations de La Réunion. Enfin, certaines caractéristiques de la transmission sont a priori assez contradictoires en ce qui concerne plus particulièrement l'existence de la multiplication virale dans l'insecte. Le suivi des concentrations virales dans l'insecte associé à celui de son pouvoir infectieux est réalisé pour préciser le mode de transmission de ce virus.

Pour *P. maidis*, c'est la transmission du MStpV, abordée en second lieu, qui a fait l'objet des études les plus complètes. Les résultats donnés dans la bibliographie (tableau III) montrent des disparités importantes dans les différents paramètres de la transmission, surtout pour les durées du cycle de transmission et les taux de transmission.

Contrairement à *C. mbila* avec le MSV, l'inefficacité circonstancielle ne doit pas être négligeable compte tenu des durées des différentes phases du cycle de transmission et de l'influence de facteurs extrinsèques comme par exemple la température.

Il faut donc rechercher les durées optimales des périodes d'acquisition, de latence et d'inoculation, en tenant compte du stade larvaire auquel est réalisée l'acquisition, du temps de rétention, des interactions avec d'autres virus et des conditions abiotiques.

Pour le MStpV, certaines données manquent singulièrement et sont donc étudiées en priorité, telles la durée optimale d'inoculation, la durée de rétention du pouvoir infectieux et l'influence du stade larvaire. Une fois établies les conditions expérimentales limitant au minimum l'inefficacité circonstancielle, les taux de transmission des populations naturelles ont été évalués. Comme pour *C. mbila*, différents types de croisements contrôlés sont ensuite effectués pour rechercher l'existence d'un déterminisme génétique de la capacité intrinsèque de transmission, et tenter sa caractérisation.

La nécessité d'une multiplication virale rend peu probable l'existence d'un génotype simple déterminant cette capacité intrinsèque de transmission. Aussi une meilleure connaissance des mécanismes biologiques intervenant à chaque niveau du processus infectieux est-elle nécessaire. La recherche des barrières à la transmission sera privilégiée pour la transmission horizontale comme pour la transmission verticale, puisque la transmission transovarienne a été mise en évidence chez *P. maidis* pour le MStpV. Cette dernière mérite d'ailleurs une étude plus approfondie. Son influence sur les taux de transmission des populations a été précisée grâce aux tests d'inoculation sur plants et surtout grâce aux analyses ELISA sur larves et oeufs de *P. maidis*.

Enfin, pour la transmission du MMV, certaines données préliminaires ont été recherchées. Tout d'abord une détermination de la capacité intrinsèque des populations naturelles de *P. maidis* est nécessaire pour les situer dans le contexte mondial, qui semble séparer géographiquement les populations selon leur efficacité de transmission. Des tests sérologiques ELISA et des observations en microscopie électronique dans les insectes sont effectués pour rechercher l'existence de barrières à la transmission et pour évaluer leur importance relative.

Tableau XXVIII : Taux de transmission de populations de *Cicadulina mbila* de différentes origines géographiques, infectées par l'isolat St 39 de MSV sur des plants d'INRA 508 après une acquisition alimentaire de 48 h.

Site de capture	Plante hôte	Dates de récoltes	Nbre d'insectes infectieux	Nbre total d'insectes testés	Taux de transmission de la population	Capacité intrinsèque de transmission de la population
Saint-Pierre	<i>Cenchrus echinatus</i>	25/2/85	11	21	52,38	57
		13/3/85	16	26	61,54	
	Maïs	17/4/85	16	30	53,33	53
		30/4/85	20	38	52,63	
13/9/85		14	30	46,67		
Petite-France	Kikuyu	29/7/85	15	27	55,55	56
Colimacons	Maïs	02/5/85	14	28	50,28	50
Bras-Panon	<i>Setaria sp</i>	06/6/85	9	16	56,25	56
		18/2/86	19	32	59	
Bassin La Paix	<i>Setaria sp</i>	07/11/85	5	13	38,46	38

CHAPITRE I - LA TRANSMISSION DU MAIZE STREAK VIRUS PAR CICADULINA MBILA

1 - CAPACITE INTRINSEQUE DE TRANSMISSION DES POPULATIONS NATURELLES DE CICADULINA MBILA A LA REUNION

Dans des conditions expérimentales assez similaires (température et durée des différentes étapes du cycle de transmission), les taux de transmission de *C. mbila* semblent très variables. Une population d'Afrique du Sud a un taux de transmission de 60 % (GRAHAM, 1979) alors qu'OKOTH (1985) n'observe que 30 % de transmission avec des populations du Nigéria. L'isolat viral et la variété de maïs utilisés peuvent engendrer d'importantes variations mais il peut aussi exister une variabilité de la capacité intrinsèque de transmission selon l'origine des populations de vecteurs.

Des *C. mbila* capturées dans différents sites de la Réunion ont été testées pour vérifier l'homogénéité, ou non, des populations quant à leur efficacité de transmission dans l'île, et comparer cette efficacité à celles signalées d'autres régions.

1.1. Matériels et méthodes

Des captures réalisées soit au piège à émergence, soit à l'aspirateur DVAC, ont été effectuées dans les localités suivantes :

- Petite-France sur Kikuyu
 - Colimaçons sur maïs
 - Bras-Panon sur *Setaria* sp.
 - Bassin La Paix sur *Setaria* sp.
- Saint-Pierre (Ligne-Paradis) sur *Cenchrus echinatus* et maïs

Les populations récoltées ont été mises en acquisition pendant 48 h sur des plants d'INRA 508 infectés par l'isolat de MSV de référence St 39. Les insectes ont ensuite été déposés individuellement sur des plantules d'INRA 508 au stade "deux feuilles" sous bonnettes jusqu'à l'apparition des symptômes. La lecture des symptômes a lieu tous les deux jours, jusqu'à un mois après inoculation.

1.2. Resultats

Sur l'ensemble des récoltes, *C. mbila* présente une efficacité de transmission élevée. Un insecte sur deux transmet la virose (tableau XXVIII). Sur Saint-Pierre, les récoltes plus nombreuses montrent que le pouvoir infectieux est assez similaire, quelles que soient la date de récolte et la plante hôte. Sur l'ensemble des sites, les resultats sont également équivalents. Toutes les valeurs sont comprises dans l'intervalle défini par la moyenne et l'écart-type obtenus sur Saint-Pierre, excepté pour Bras-Panon. Ce dernier résultat, acquis sur l'effectif total le plus faible, est d'ailleurs le moins fiable. Il n'en reste pas moins que des variations faibles sont mises en évidence.

1.3. Discussion

Les capacités intrinsèques de transmission des populations de *C. mbila* sont élevées ; elles confirment les premiers resultats obtenus à la Réunion par DELPUECH (1985). Ces taux de transmission sont en accord avec ceux constatés par GRAHAM (1979) sur une population originaire d'Afrique du Sud. Par contre, ils restent nettement plus élevés que le taux de 30 % d'insectes infectieux obtenu dans les populations de *C. mbila* du Nigéria (OKOTH, 1985). Les faibles fluctuations remarquées lors des différents tests ne semblent liées ni à l'origine géographique, ni à la période de récolte de la plante hôte. STOREY (1932) montre que les mâles sont en moyenne des vecteurs moins efficaces que les femelles. Ainsi, les variations de sex-ratio lors des captures peuvent expliquer ces variations.

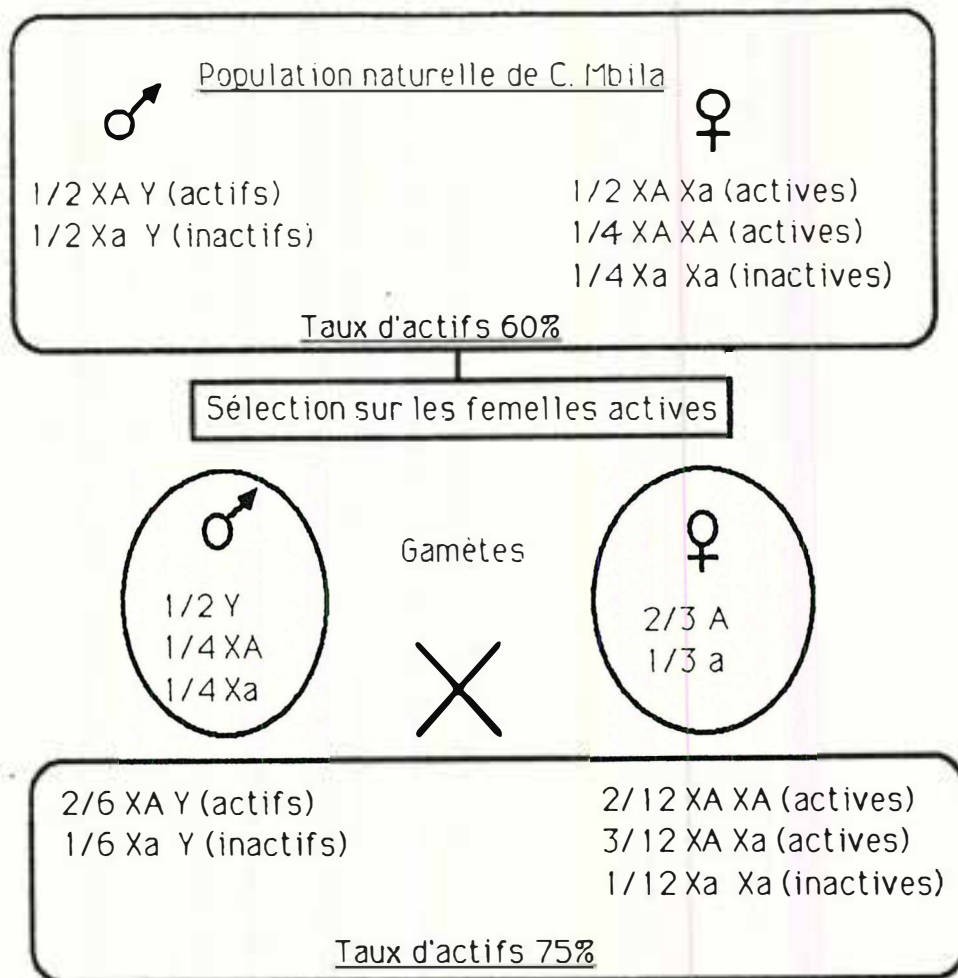


Fig. 29 : Explication génétique des taux de transmission observés chez *C. mbila* en conditions naturelles et après sélection des femelles actives.

Tableau XXIX : Taux de transmission des descendances successives de femelles de *C. mbila* infectieuses

Descendances	Nombre d'insectes infectieux	Nbre total d'insectes testés	Taux de transmission (%)	Délai moyen d'apparition des symptômes (en jours)
1	37	41	90	6
2	55	63	87	6
3	73	100	73	4

2 - MISE EN EVIDENCE DU DETERMINISME GENETIQUE DE LA TRANSMISSION

La capacité intrinsèque de transmission de *C. mbila* à la Réunion est équivalente à celle des populations d'Afrique Australe étudiées par STOREY (1924, 1932).

Elle pourrait donc être contrôlée génétiquement de manière identique.

Une sélection de femelles infectieuses a été réalisée ; puis la capacité intrinsèque de transmission a été suivie chez leurs descendances successives pour vérifier l'existence ou non d'un déterminisme génétique.

2.1. Matériels et méthodes

Après les essais sur les populations de *C. mbila* des différents sites, quelques femelles gravides infectieuses de chaque origine ont été regroupées dans une cage pour être élevées sur mil.

Les trois générations successives issues de cette population de base ont été testées pour leur pouvoir infectieux. Dès leur mue imaginale, environ 100 jeunes adultes sont déposés, pour acquisition alimentaire, pendant 48 heures sur de jeunes plants d'INRA 508 infectés par l'isolat St 39 de MSV. Puis ils sont déposés individuellement sur des plants d'INRA 508 au stade "deux feuilles" sous bonnettes. La présence des insectes est contrôlée 24 h après le dépôt. Une lecture journalière est effectuée pour déterminer l'apparition des symptômes.

2.2. Resultats

Près de la totalité des insectes de la première génération s'avèrent infectieux. Le taux de transmission baisse ensuite légèrement à la seconde génération et plus fortement à la troisième (tableau XXIX).

Les temps d'apparition des symptômes sont très courts, surtout lors du troisième essai où ils sont en moyenne de quatre jours.

2.3. Discussion

A la première génération, l'augmentation du taux de transmission est très forte, puisque celui-ci atteint presque le double du taux des populations naturelles. Ce résultat démontre l'existence d'un déterminisme génétique de la transmission chez *C. mbila* également à la Réunion.

Pour STOREY (1932), la capacité intrinsèque de transmission est contrôlée par un gène dominant lié à un chromosome sexuel X (le génotype mâle étant XY). Le taux de transmission aux deux générations suivantes dans notre essai baissent pour atteindre 73 %. Ce pourcentage est non significativement différent de celui théorique de 75 % (test d'ajustement de KOLMOGOROV-SMIRNOV) que l'on obtient avec une population sélectionnée (uniquement sur les femelles actives) en équilibre (fig. 29). Les capacités intrinsèques de transmission des populations naturelles sont également en accord avec cette hypothèse, le pourcentage d'insectes infectieux pouvant varier de 50 à 75 % selon le sex ratio.

3 - CONFIRMATION DU CARACTERE GENETIQUE DE LA CAPACITE INTRINSEQUE DE TRANSMISSION ET SELECTION POUR L'OBTENTION D'UNE POPULATION D'ELEVAGE TOTALEMENT ACTIVE

La confirmation du caractère génétique de la capacité intrinsèque de transmission nécessite des croisements contrôlés de *C. mbila* et l'obtention de taux de transmission fixés pour chaque type de croisement d'origine. La sélection et l'élevage d'une population présentant une capacité intrinsèque de transmission totale et durable est tentée. Elle facilitera les infestations artificielles en limitant le nombre d'insectes à déposer par plant et assurera une fiabilité des inoculations.

Tableau XXX : Diagramme des génotypes possibles de *C.mbila* pour la capacité intrinsèque de transmission

Gamètes femelles	Gamètes mâles			
	A	Y	a	Y
A	AA	AY	Aa	AY
a	aA	aY	aa	aY
A	AA	AY	Aa	AY
A	AA	AY	Aa	AY

1 2
 3 4
 75 % actifs 50 % actifs
 100 % actifs 100 % actifs

Tableau XXXI : Taux de transmission des descendance de femelles actives prélevées dans différents sites de l'île.

Origine famille	Nombre de <i>C. mbila</i> infectieuses	Nombre total de <i>C. mbila</i> testées	Pourcentage de transmission	Pourcentage théorique non significativement* différent
St 23	19	20	95	100
St 9	14	14	100	100
St 44	18	20	90	100
BP 25	18	20	90	100
St 2	18	20	90	100
Cm 5	9	11	82	75 et 100
BlP 1	14	18	79	75
St 39	15	20	75	75
BP 45	15	20	75	75
MSV 39	12	20	60	50
BP 47	11	19	58	50
Ch 42	12	26	46	50

* test d'ajustement de KOLMOGOROV-SMIRNOV

3.1. Matériels et méthodes

3.1.1. Choix des descendance de femelles actives

Pour éviter des effets d'"inbreeding", de nouvelles récoltes de *C. mbila* ont été réalisées dans les différents sites de captures de l'île. Les *C. mbila* adultes, après une acquisition de 48 h sur des plants d'INRA 508 infectés par l'isolat de MSV St 39, ont été testées pour leur capacité intrinsèque de transmission. Les femelles infectieuses ont été élevées individuellement sous bonnettes. La totalité de leur descendance a été testée pour leur capacité intrinsèque de transmission. Les jeunes larves (stade II) sont déposées individuellement sous bonnettes sur des plantules d'INRA 508 au stade deux feuilles. Celles qui s'avèrent non infectieuses, après 10 jours de dépôt, sont remises sur des plants virosés en acquisition pour éliminer l'hypothèse d'une mauvaise acquisition, puis testées à nouveau test sur jeunes plantules d'INRA 508.

Seules les descendance présentant 100 % d'insectes infectieux sont retenues. Cela permet l'élimination des croisements type 2 (50 % de la descendance inactive) et généralement ceux de type 1 (25 % de la descendance inactive) (tableau XXX). Mais l'existence d'effectifs faibles et d'un sex ratio favorable aux femelles peut rendre difficile leur mise en évidence. Les descendance de types 3 et 4 totalement actives sont conservées, l'hétérozygotie ne pouvant être révélée que par une seconde série de croisements.

3.1.2. Elimination des hétérozygotes

La moitié des femelles de chaque origine est croisée avec des mâles actifs des autres descendance infectieuses à 100 %. L'autre moitié est alors croisée avec des mâles inactifs. Les mâles inactifs étant obligatoirement homozygotes récessifs (XaY), ils permettent de révéler l'existence hypothétique de femelles hétérozygotes dans chaque origine. En effet, si des croisements de type 2 et 4 sont réalisés, on obtient théoriquement 50 % d'actifs dans le cas de femelles hétérozygotes et 100 % avec des homozygotes. La séparation des différentes origines est alors très sûre.

3.1.3. Etablissement de la population sélectionnée et contrôle de son taux de transmission

Les descendance des croisements de femelles homozygotes actives avec les mâles actifs ont été regroupées pour une multiplication de masse. De 50 à 100 jeunes adultes issus des différents cycles d'élevage sont mis en acquisition pendant 48 h sur des plants d'INRA 508 infectés par l'isolat de MSV St 39. Ils sont déposés individuellement sous bonnettes jusqu'à apparition des symptômes pour tester leur capacité intrinsèque de transmission. Cet essai est renouvelé périodiquement pour vérifier la stabilité du taux de transmission.

3.2. Resultats

3.2.1. Choix des descendance des femelles actives

Les pourcentages de transmission observés correspondent bien aux pourcentages théoriques espérés selon l'hypothèse génétique (tableau XXXI). Cinq familles répondent aux cas théoriques 3 et 4, trois au cas 1 et trois au cas 2. Le faible effectif de l'origine CM5 ne permet pas de la classer. Cette descendance sera donc conservée avec les cinq premières familles pour la série de croisements suivante. Les autres sont éliminées.

3.2.2. Elimination des hétérozygotes

Les taux de transmission sont calculés pour l'ensemble des descendance des femelles de chaque origine (tableau XXXII). Ils sont tous significativement différents du taux théorique de 50 %, hormis celui de CM5.

Tableau XXXII : Taux de transmission de la descendance des femelles totalement actives croisées avec des mâles inactifs

Origine	Nombre de <i>C. mbila</i> infectieuses	Nombre total de <i>C. mbila</i> testées	Taux de transmission (%)
BP 25	66	69	96
ST 9	21	22	95
ST 23	37	43	92
ST 2	11	13	85
ST 44	22	27	81
CM 5	6	8	75

Tableau XXXIII : Taux de transmission de la population sélectionnée au cours des différents cycles d'élevage.

Cycle	Date de test	Nombre de <i>C. mbila</i> infectieuses	Nbre total de <i>C. mbila</i> testées	Taux de transmission (%)
3	10/8/86	91	93	98
4	10/9/86	86	89	97
5	27/10/86	94	98	98
10	27/03/87	61	65	94
.				
.				
.				
20	12/02/88	52	52	100

3.2.3. Etablissement de la population sélectionnée et contrôle de son taux de transmission

La première génération, après le rassemblement des insectes appartenant aux origines sélectionnées, n'a pas été testée pour sa capacité intrinsèque de transmission, car un nombre insuffisant d'insectes a été produit (40). Les générations suivantes ont été testées (tableau XXXIII). La transmission est totale, le taux de transmission variant de 94 à 100 %. Il est également très stable ; aucune baisse de celui-ci n'a jamais été mise en évidence, même après 20 générations, soit plus de 2 ans plus tard.

3.3. Discussion

A partir d'une série de croisements contrôlés sur 3 générations, le caractère génétique de la capacité intrinsèque de transmission des *C. mbila* originaires d'Afrique australe a été confirmé pour les populations de *C. mbila* de la Réunion. Une population génotypiquement pure pour la transmission a été constituée. Au bout de la 20ème génération, le taux de transmission est toujours égal à 100 %. Ce résultat montre la stabilité du contrôle génétique et la quasi absence d'autres facteurs physiologiques et abiotiques pouvant intervenir dans le processus infectieux. En effet, les pourcentages de transmission observés ne sont que très légèrement plus faibles que les pourcentages théoriques. Cela prouve l'existence d'une certaine inefficacité circonstancielle qui reste néanmoins très faible malgré une période d'acquisition relativement courte (48 h).

4 - DETERMINATION DU MODE DE TRANSMISSION DU MAIZE STREAK VIRUS PAR C. MBILA

La mise en évidence d'une période de latence et d'une persistance du pouvoir infectieux malgré un temps d'acquisition très court persuade STOREY (1925, 1928) que le MSV se multiplie dans l'insecte.

Cependant, BAWDEN (1964) met en doute l'existence de cette multiplication virale car il considère que la période de latence est trop courte et correspond uniquement au temps nécessaire à ce virus circulant pour atteindre les glandes salivaires, permettant ainsi l'inoculation par le canal salivaire.

D'autre part, STOREY lui-même (1938) a montré que certaines *C. mbila* perdent leur pouvoir infectieux, mais qu'après une deuxième acquisition, elles transmettent à nouveau. Cette constatation met également en doute l'hypothèse d'une multiplication.

Pour démontrer la présence ainsi que la multiplication du virus dans les cicadelles, on utilise généralement des techniques immunologiques, et en particulier la technique ELISA, (GINGERY *et al.*, 1982 ; TOWNSEND *et al.*, 1977).

Pour le MSV dans *C. mbila*, aucune étude n'a été réalisée bien que VON WECHMAR (1983) affirme que la détection est possible dans un seul insecte. Récemment, grâce à une technique d'hybridation avec du cDNA, BOULTON & MARKHAM (1986) montrent que la concentration du virus dans *C. mbila* baisse après son transfert d'un maïs infecté sur une plante immune. Ils supputent alors l'absence de multiplication du MSV chez *C. mbila*.

La mise au point d'une technique ELISA indirect double sandwich utilisant deux anticorps d'origine animale différente nous a permis d'abaisser sensiblement le seuil habituel de détection de cette technique. Le dosage précis du virus est alors possible dans une seule cicadelle.

Ainsi, l'absence de multiplication virale chez *C. mbila* peut être vérifiée. Il est nécessaire également de préciser les raisons de l'excellente efficacité de transmission et d'une persistance importante du pouvoir infectieux.

Tableau XXXIV : Effectifs de *C. mbila* infectieuses ou seropositives par la technique ELISA double sandwich à différents temps après une acquisition de 3 h ou 50 h

Jours après acquisition	Après 3 h d'acquisition						Après 50 h d'acquisition					
	<i>C. mbila</i> séropositives en ELISA (sur 20)			<i>C. mbila</i> infectieuses (sur 20)			<i>C. mbila</i> séropositives en ELISA (sur 20)			<i>C. mbila</i> infectieuses (sur 20)		
	Bloc(3) 1	Bloc 2	Total	Bloc 1	Bloc 2	Total	Bloc 1	Bloc 2	Total	Bloc 1	Bloc 2	Total
0	6	6	12				10	10	20			
1 (1)	1	-	1	3	-	3	17	-	17	12	-	12
3	0	0	0	10	5	15	6	7	13	7	8	15
10	0	1	1	8	7	15	10	7	17	9	7	16
17	1	0	1	6	6	12	6	7	13	9	9	18
26	0	3	3	8	5	13	3	6	9	9	8	17
35	0	0	0	6	4	10	0	2	2	5	6	11(2)

(1) 20 insectes testés sur une seule plaque

(2) sur un total de 14 insectes

(3) les insectes ont été regroupés en 2 blocs de par l'utilisation de 2 plaques ELISA pour chaque test

SINHA (1969) définit un virus circulant non multipliant par l'existence d'une transmission variable en fonction de la durée de l'acquisition et qui diminue avec l'âge de l'insecte. Nous avons donc suivi la modification, au cours du temps, des taux de transmission virale de deux séries d'insectes ayant subi deux durées d'acquisition alimentaire distinctes non optimales. Simultanément, nous avons mesuré la concentration virale, par dosages immunologiques dans ces insectes et dans une troisième série maintenue en continu sur plants virosés, afin de relier réussite de la transmission virale et concentrations virales dans ces mêmes insectes.

4.1. Matériels et méthodes

Les *C. mbila* proviennent de l'élevage sélectionné, où tous les insectes ont la capacité génétique de transmettre.

Prélevées au stade jeune adulte, les *C. mbila* sont disposées à raison de 20 individus dans des cagettes fixées sur des jeunes feuilles de plants d'INRA 508 très fortement infectés par l'isolat de MSV St 39. Trois périodes d'acquisition ont été choisies : 3 heures, 50 heures et en continu jusqu'au prélèvement pour le test ELISA. Les plants virosés sont disposés en enceinte climatique à la température de 25 °C.

Après acquisition, les cagettes contenant les insectes sont disposées sur des plants d'INRA 508 sains dans une cage "insect- proof", ces derniers étant changés régulièrement tous les trois jours pour éviter toute possibilité de réinfestation après multiplication virale dans la plante.

Les insectes sains témoins sont également disposés en cagettes sur des plants d'INRA 508 sains.

Le suivi des insectes a été réalisé pendant 35 jours après la fin des acquisitions de 3 et 50 heures. Le virus a été recherché dans les insectes 0, 1, 3, 10, 17, 26 et 35 jours après la fin de la période d'acquisition. Pour les six derniers prélèvements, 24 h avant le test, les *C. mbila* ayant subi une période d'acquisition de 3 ou 50 heures ont été déposées individuellement sous bonnettes sur des plantules d'INRA 508 au stade "deux feuilles" (8 jours après semis) pour déterminer leur pouvoir infectieux.

Après un dépôt de 24 h, chaque insecte, repéré individuellement, est capturé et congelé à -20°C, en même temps que les *C. mbila* saines et celles en acquisition continue. Les plants inoculés sont gardés sous bonnettes en serre "insect proof" jusqu'à l'apparition des symptômes.

Le jour suivant chaque prélèvement, les insectes sont broyés à l'aide d'un microbroyeur sphérique en verre (RADNOTI) dans 0,3 millilitre de tampon PBSTween, pour être testés par la méthode ELISA "double sandwich indirecte".

Les dosages sont effectués à l'aide d'une gamme de virus purifiés (LARSEN & DUFFUS, 1984) de 0,5, 1, 5 et 20 ng par millilitre testés dans chaque plaque. Une courbe étalon de densité optique (DO) en fonction du log des concentrations virales est tracée par plaque de dosage pour déterminer graphiquement les concentrations des extraits d'insectes sur la portion de 1 à 20 ng par millilitre proche de la linéarité.

En dehors de la partie linéaire, sur la portion de courbe de 0,5 à 1 ng par millilitre, des estimations de concentrations peuvent être obtenues, les DO restant croissantes en fonction du log des concentrations virales.

Les extraits de cicadelles dont les DO obtenues en ELISA sont comprises entre le seuil de positivité (DO moyenne + 3 écarts types) et la DO à 0,5 ng par millilitre sont issus des insectes contenant moins de 0,2 ng de virus (0,3 millilitre d'extrait x 0,5 ng par millilitre) dont la concentration ne peut être précisée.

4.2. Resultats

Le test de transmission suivi d'un dosage immunologique nous donne deux types d'informations sur les mêmes lots d'insectes, à savoir le nombre de cicadelles virulifères et le nombre

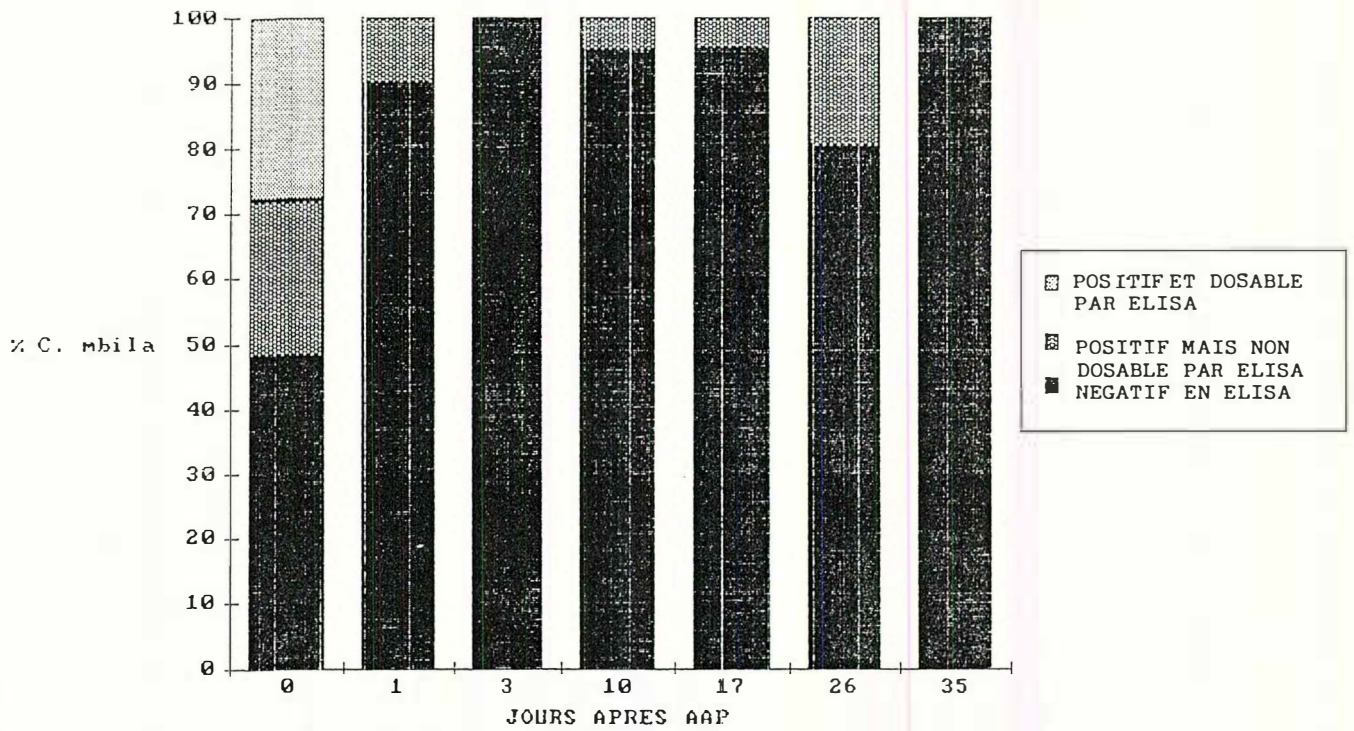


Fig. 30 : Répartition en fonction du test sérologique ELISA des *C. mbila* prélevées à différents temps après une acquisition de 3 h.

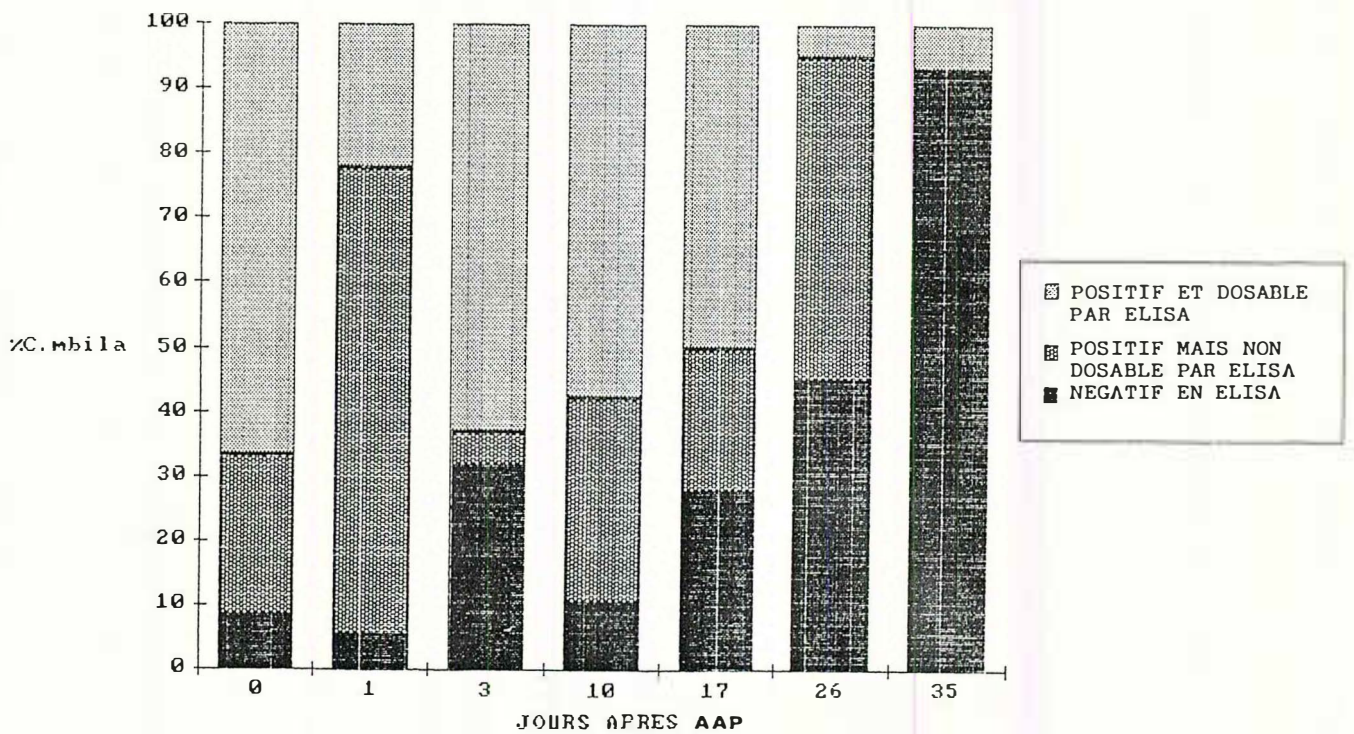


Fig. 31 : Répartition en fonction du test sérologique ELISA des *C. mbila* prélevées à différents temps après une acquisition de 50 h.

de séropositives (tableau XXXIV).

L'analyse des fréquences de positifs déterminées par le test sur maïs INRA 508 montre que les durées des périodes d'acquisition et d'inoculations n'ont pas été choisies de façon optimale pour la réussite des transmissions virales, mais elles sont suffisantes pour qu'un nombre élevé de vecteurs transmettent la Striure (tableau XXXIV). L'acquisition la plus longue (50 h) permet de mettre nettement ($P : 0,09$) mieux en évidence la potentialité de transmission des *C. mbila* d'élevage que celle de 3 h seulement, avec une réussite des inoculations allant jusqu'à 90 %.

Globalement, le premier dépôt donne le nombre le plus faible de plants virosés. Ceci est dû au fait que, pour de nombreux insectes, la période de latence n'est pas terminée et que, bien que présent (tableau XXXIV), le virus ne peut être inoculé.

Après le second dépôt, il n'y a plus d'augmentation du nombre de plants infectés au cours du temps. Mais au contraire, celui-ci baisse à partir de 17 jours après acquisition pour les plants inoculés avec des insectes ayant acquis pendant 3 h. Cette baisse d'efficacité s'accroît après 35 jours sur ce même lot.

L'utilisation du test ELISA "double sandwich indirect", assez sensible pour détecter la quantité de virus que contient une *C. mbila*, a permis la comparaison des prises alimentaires de virus avec le pouvoir infectieux.

Pour chaque plaque ELISA, l'analyse du nombre de *C. mbila* séropositives permet d'étudier le devenir des doses de virus ingérés lors de l'acquisition alimentaire.

Après trois heures d'acquisition, le virus est détecté dans plus de la moitié des *C. mbila* (fig. 30) alors qu'un jour après, il ne l'est plus que dans un insecte sur vingt. Les prélèvements suivants jusqu'à 35 jours après cette période d'acquisition ne mettent pas en évidence une augmentation du nombre d'insectes positifs.

Cette absence de croissance du taux de détection dans *C. mbila* révèle qu'aucune cicadelle ne contient plus de virus qu'elle n'en a ingéré lors de la prise alimentaire.

Le dosage immunologique ELISA réalisé sur les lots ayant subi une acquisition de 50 h montre que la grande majorité des cicadelles (jusqu'à 95 % des insectes totaux) a ingéré assez de virus lors de la période d'acquisition pour se révéler significativement différente des témoins sains. Entre 0 et 10 jours, le nombre de séropositifs reste stable mais chute après 17 jours (tableau XXXIV). Une analyse statistique groupée sur les 2 lots de cicadelles révèle que cette baisse est significative ($P < 0,05$) au 35ème jour.

Le taux de plantes inoculées est plus élevé que celui des insectes positifs en ELISA. Globalement, parmi les cicadelles virulifères, plus de 60 % sont négatives en sérologie, alors qu'à l'inverse, seulement 20 % des insectes révélés positifs par le test ELISA n'ont pu transmettre le MSV.

Ce résultat, particulièrement net pour l'acquisition courte, montre que le seuil de détection du virus est beaucoup plus bas avec un diagnostic biologique qu'avec un diagnostic sérologique.

Parmi les cicadelles positives par ELISA, la concentration virale ne peut être déterminée que chez celles qui contiennent plus de 0,2 ng de virus.

Après une alimentation d'acquisition de trois heures, le virus n'est dosable que sur les insectes prélevés juste après cette période (0,4 ng \pm 0,2). En revanche après 50 heures d'acquisition alimentaire, le virus est dosable jusqu'au 35ème jour et globalement sur un pourcentage important d'insectes séropositifs. Cependant, ce pourcentage diminue fortement passant de 75 % à 10 % entre le 1er dosage et le 26ème jour après l'acquisition (fig. 31).

Le nombre d'insectes positifs dosables est suffisamment important pour permettre le calcul d'une dose moyenne contenue par cicadelle à chaque prélèvement (fig. 32).

La dose maximale est obtenue juste après l'acquisition (0,4 ng par cicadelle un jour après acquisition alimentaire). Puis les concentrations virales diminuent progressivement en fonction du temps dans les *C. mbila*. A la fin de l'essai, elles atteignent la moitié de la concentration initiale (0,2 ng par cicadelle, 17 jours après acquisition alimentaire). Aux 26ème et 35ème jours, le calcul d'une dose moyenne n'a pas de signification car le virus n'est dosable que sur un insecte par lot.

Sur les échantillons d'effectifs égaux des 3ème et 17ème jours, la cinétique de disparition des antigènes viraux dans l'insecte peut être estimée. Considérant que les neuf cicadelles contenant le plus de virus au 3ème jour (0,4 ng en moyenne) auraient également été celles qui en contiennent le plus au 17ème jour (0,2 ng en moyenne, on obtient un taux de disparition de 50 % en 15 jours.

Une troisième série, alimentée de façon continue sur du maïs virosé par la même souche, a également été testée en ELISA. Contrairement aux deux autres séries, tous les insectes sont positifs et

ng de virus/C. mbila

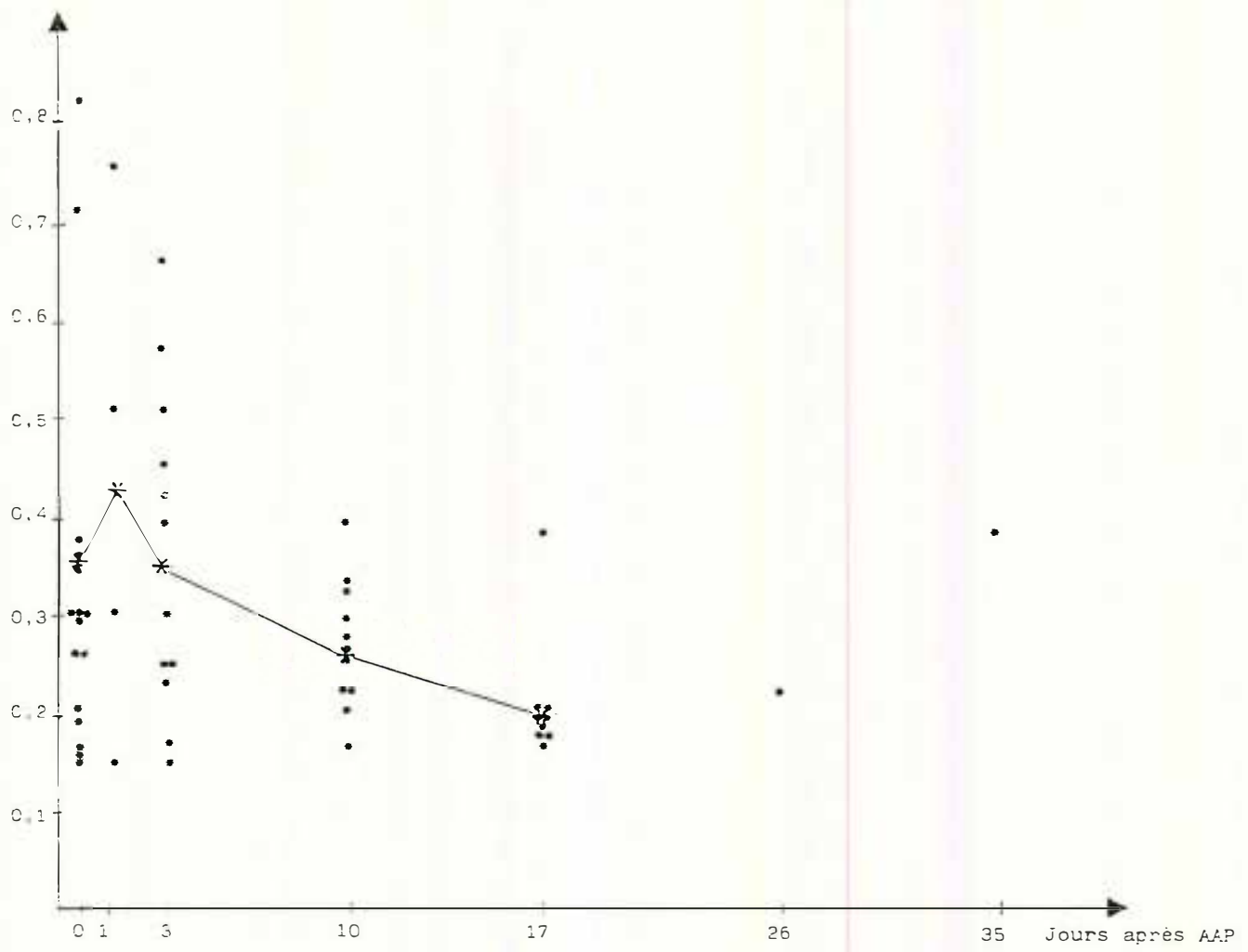


Fig. 32 : Quantité de virus dosables dans *C. mbila* prélevés à différents temps après une acquisition alimentaire de 50 h sur maïs virosé.

ng de virus/C. mbila

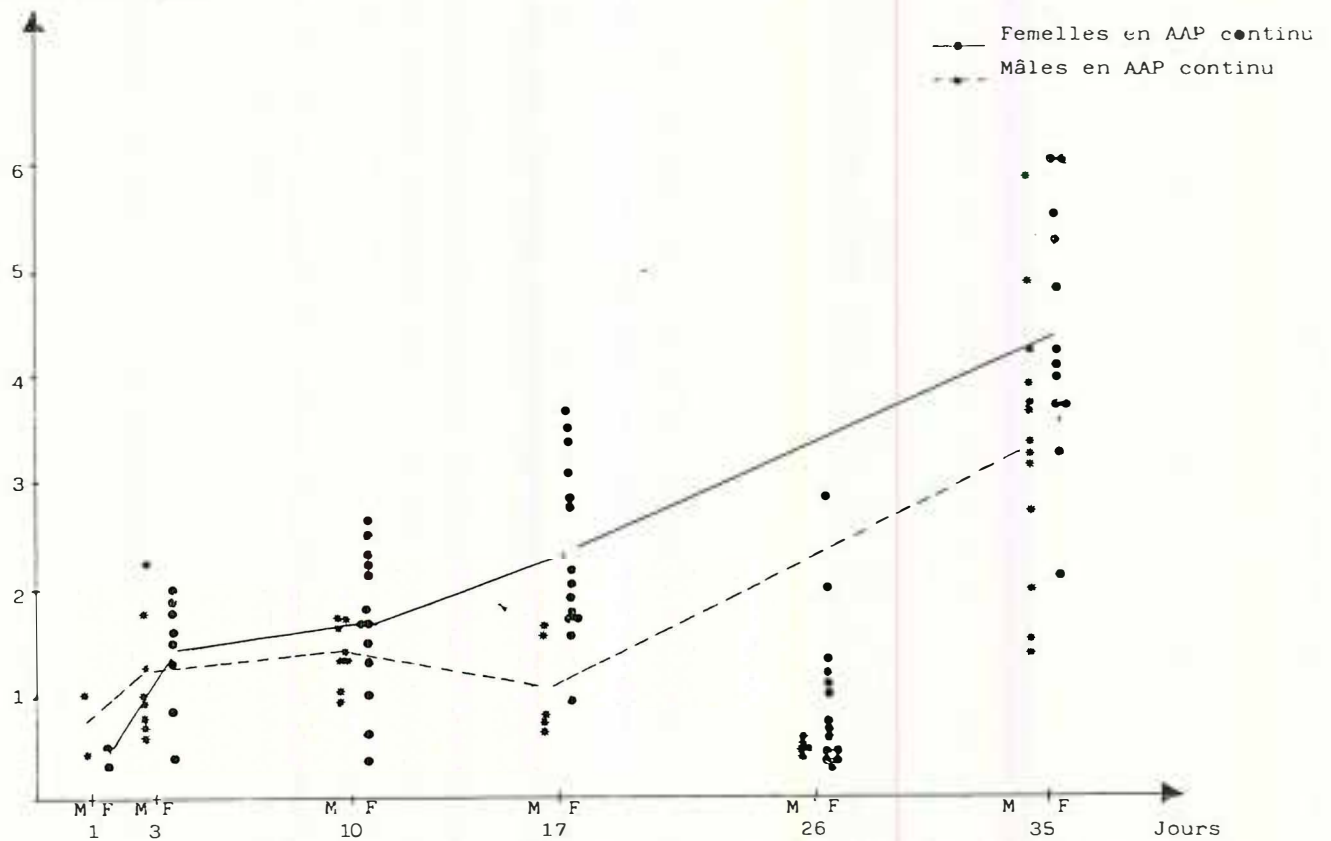


Fig. 33 : Quantité de virus dosables dans *C. mbila* prélevés à différents temps d'acquisition continue sur maïs virosé.

contiennent des quantités de virus supérieures au seuil de détection dosable, quelle que soit la date des prélèvements.

Le suivi des doses moyennes contenues par *C. mbila* en fonction du temps montre (fig. 33) qu'il y a une très forte augmentation de la concentration virale. Ainsi après 35 jours d'alimentation sur plant virosé, *C. mbila* contient en moyenne jusqu'à 3,8 ng de virus. Lors de l'acquisition en continu sur du maïs virosé, les femelles contiennent en moyenne plus de virus que les mâles (fig. 33).

4.3. Discussion

L'intérêt de cette étude a été de comparer presque simultanément le taux de transmission d'une population de *C. mbila* et l'évolution des concentrations de MSV présent dans ses vecteurs. Une meilleure compréhension du mode de transmission de ce pathogène a ainsi été obtenue.

Un test de transmission sur plante est tributaire de nombreux facteurs, le rendant généralement difficilement reproductible. L'utilisation d'une population de *C. mbila* sélectionnée pour son pouvoir infectieux, d'un isolat de MSV très virulent et d'un hybride de maïs particulièrement sensible, ont permis d'obtenir d'excellents taux de transmission d'une bonne reproductibilité.

La technique ELISA en indirect double sandwich rend possible la détection jusqu'à 200 pg de MSV par *C. mbila*. Ce seuil de sensibilité est bien plus bas que ceux réalisés également par ELISA pour les dosages d'autres agents pathogènes dans les insectes comme le MRDV (36 ng) (CACIAGLI *et al.*, 1985) ou le CSS (25 ng) (GORDON *et al.*, 1985). Cette augmentation de sensibilité donne un seuil de détection très proche de celui (95 pg) obtenu en hybridation de cDNA pour le MSV (BOULTON & MARKHAM, 1986). La méthode ELISA, de par son emploi facile et rapide, est donc très bien adaptée à ce type d'étude qui nécessite la manipulation d'un grand nombre d'insectes.

Faire la preuve d'une multiplication virale dans un vecteur est relativement facile. Démontrer le contraire est très difficile, voire impossible à établir. C'est seulement en procédant à des recoupements entre les résultats sérologiques et biologiques qu'une conclusion s'avère parfois possible.

Tout d'abord, pour les tests de contrôle biologique, des variations par rapport au taux théorique de 100 % sont relevées. Les faibles taux de transmission, un jour après l'acquisition, sont dus à ce qu'une certaine proportion d'insectes est incapable de transmettre car ils sont vraisemblablement encore en période de latence. La durée moyenne de cette période est de 16 à 20 heures à 28°C (OKOTH, 1985) mais elle augmente quand la température baisse (STOREY, 1938) ; ainsi, à 25°C, certains insectes ne peuvent encore transmettre lors du premier test biologique.

Lors des autres prélèvements, des échecs peuvent également être dus à l'incapacité temporaire des insectes à transmettre (STOREY, 1928). Le virus est alors présent dans l'insecte, mais sa répartition dans celui-ci rend sa libération inefficace durant la courte période d'inoculation.

Enfin, les temps d'acquisition, qui ont été choisis volontairement courts pour pouvoir mettre en évidence les différences de taux de transmission, expliquent la majorité des échecs constatés. De plus, il y a une différence importante du pouvoir infectieux en fonction de la durée d'acquisition ; celui-ci est plus faible pour celle de 3 h que pour celle de 50 h. En outre, une baisse générale du taux de transmission est observée au cours du temps chez les insectes ayant subi les temps d'acquisition les plus courts. Ces deux résultats répondent bien à la définition de SINHA (1969) pour les virus non propagatifs. Ils s'accordent au rejet de l'hypothèse d'une multiplication virale du MSV chez *C. mbila*.

Ces différences du taux de transmission restent tout de même faibles et seuls les dosages immunologiques comparatifs ont permis de confirmer l'absence de multiplication virale tout en donnant certaines raisons expliquant de si faibles différences d'efficacité.

L'existence d'une différence significative (test F à 5 %) entre les fréquences de positifs des lots d'insectes ayant subi une acquisition de 3 h et 50 h, tous prélèvements confondus, s'oppose à la possibilité d'une multiplication virale qui aurait dû assurer l'obtention de concentrations virales similaires après un certain temps de latence.

Les dosages quantitatifs ont rendu possible le suivi de l'évolution des doses virales initiales ingérées durant l'acquisition alimentaire. Celui-ci montre que la diminution de la concentration virale est évidente chez les insectes maintenus sur plants sains quelle que soit la durée de l'acquisition. Ces dosages confortent donc l'hypothèse d'une absence de multiplication.

Récemment, OKOTH (1985) s'interrogeait encore sur l'existence d'une multiplication virale du MSV après avoir obtenu des périodes de rétention du virus équivalentes à la durée de vie des vecteurs. Les mesures quantitatives d'antigènes viraux ont également permis d'expliquer la persistance de ce pouvoir infectieux.

Le dosage, juste après l'acquisition de 3 h, montre que les insectes contiennent déjà en moyenne 0,4 ng de virus. Bien qu'une partie soit ultérieurement excrétée par voie rectale (STOREY, 1933), les quantités virales ayant pénétré dans l'insecte seront assez importantes pour permettre la transmission du virus 35 jours après son ingestion. Ainsi, *C. mbila* est capable d'accumuler très rapidement les particules virales de MSV. L'observation du lot en acquisition continue prouve en outre que ce phénomène rapide se prolonge dans le temps. Après un séjour d'un mois sur maïs virosé, les insectes contiennent plus de 10 fois la dose virale présente après 50 h d'acquisition. Certains insectes contiennent jusqu'à 6 ng de virus après 35 jours d'acquisition continue, quantités similaires au maximum de 8 ng obtenus par dosage de cDNA (BOULTON & MARKHAM, 1986). Au contraire, la baisse des concentrations virales est très lente chez les insectes maintenus sur plants sains. La quantité de virus présente dans l'insecte après 3 h d'acquisition est suffisante pour que, même après 26 jours, sa détection reste possible sur quelques insectes. Ainsi, la cinétique de disparition établie montre que l'épuisement du stock viral dans l'insecte est rarement possible pendant la durée de vie d'une cicadelle. Ceci explique donc la persistance du pouvoir infectieux.

En général, grâce aux méthodes sérologiques, les détections d'antigènes viraux sont plus sensibles que les tests de contrôle biologique. Ainsi beaucoup d'insectes positifs en ELISA s'avèrent non virulifères par test sur plantes (CACIAGLI *et al.*, 1985 ; FALK & TSAI, 1985 ; FRANKI *et al.*, 1986). Malgré la sensibilité élevée de notre test ELISA, des résultats contraires sont obtenus pour *C. mbila*. La majorité des insectes s'avèrent négatifs en ELISA mais peuvent transmettre le MSV et non l'inverse. Donc une très faible quantité de virus dans l'insecte est suffisante pour l'inoculation. Ce seuil de concentration minimum nécessaire à la transmission peut être estimé : en considérant que la concentration moyenne dans les cicadelles un jour après une acquisition de 3 h est juste inférieure à 0,2 ng (seuil de détection), sa concentration serait, selon une dégradation de 1/2 en 15 jours, de 0,05 ng au bout de 35 jours. 0,05 ng serait donc ce seuil de concentration minimum car, à partir de cette date, le taux de transmission baisse.

GRANADOS *et al.*, (1967) ont montré pour *Agalliopsis novella*, que la concentration virale dans l'insecte est corrélée avec l'efficacité de la transmission. Pour certains virus, cette relation est particulièrement vérifiée par les mesures de la concentration dans les glandes salivaires (SINHA *et al.*, 1964 ; FUKUSHI & SHIKATA, 1963). Dans le cas de *C. mbila*, cela ne peut être observé car le seuil de détection en sérologie reste bien supérieur au seuil de concentration minimum nécessaire à la transmission. La grande facilité de libération du virus, même à basse concentration, confère donc à *C. mbila* son excellente efficacité et augmente d'autant la persistance de son pouvoir infectieux.

5 - CONCLUSION

A la Réunion, *C. mbila* est un excellent vecteur du MSV, la capacité intrinsèque de transmission des populations est élevée (plus de 50 %). Ce taux correspond à celui obtenu par GRAHAM (1979) pour une population d'Afrique du Sud.

Conformément à l'hypothèse de STOREY (1932), l'existence d'un déterminisme génétique de la transmission est confirmée.

La mise en place d'un schéma de sélection simple par croisement contrôlé a montré que, chez les *C. mbila* réunionnais, le caractère génétique est identique à celui déterminé par STOREY (1932), soit un seul gène dominant lié au chromosome sexuel.

La production massale d'insectes présentant une capacité intrinsèque de transmission totale permet d'envisager des infestations artificielles particulièrement performantes.

Les mécanismes de transmission du MSV par *C. mbila* ont été démontrés en procédant à des recoupements entre les résultats de dosages sérologiques ELISA et de transmission à la plante.

L'absence de multiplication du MSV chez l'insecte a été démontrée par la baisse générale des taux de transmission et des concentrations virales après une courte période d'acquisition alimentaire.

La réelle efficacité de ce vecteur s'explique par une accumulation très rapide et importante de virus lors de l'acquisition. Par contre, la disparition du virus dans l'insecte est très lente ; aussi la probabilité d'épuisement du stock des particules virales dans celui-ci est-elle très faible. Ceci explique l'excellente persistance du pouvoir infectieux, d'autant que le seuil des concentrations virales minimum pour la transmission paraît extrêmement bas.

D'autre part, à la vue de ces résultats, l'utilisation des techniques sérologiques pour évaluer les taux d'insectes infectieux dans les populations de *C. mbila*, ne peut être envisagée pour le MSV, contrairement à d'autres maladies virales (GORTER, 1985 ; TORRANCE et al, 1986). Les insectes migrants capturés devront être testés directement par contrôle biologique pour connaître leur rôle épidémiologique.

Ainsi, le MSV peut être considéré comme un virus circulant non multipliant. Les résultats obtenus permettent de comprendre l'efficacité de la transmission par *C. mbila* en absence de multiplication virale. Le mécanisme de cette transmission faisant uniquement appel à une pénétration active dans l'insecte, est en accord avec la possibilité d'un déterminisme génétique simple lié à un seul gène majeur (STOREY, 1932).

Tableau XXXV : Transmission du MStpV par *P. maidis* sur maïs en fonction de la durée de la période d'inoculation.

Durée d'inoculation (en heures)	3	6	12	24
Nombre de plantes avec symptômes	11	12	8	12
Nombre total de plants	24	15	9	12
% de réussite d'inoculation (à titre indicatif)	46	80	89	100

Tableau XXXVI : Pourcentages de transmission du MStpV dans INRA 508 par *P. maidis* en fonction du stade de l'insecte au moment de l'acquisition.

Durée après acquisition	Pourcentages d'insectes infectieux	Larves Stade III	Larves Stade IV	Larves Stade V	Jeunes adultes
13 J	% moyen d'insectes infectieux	2,7	1,7	1,7	6,9
	Intervalle de confiance à 95 %	1,3 - 7,6	0,8 - 6,1	0,8 - 6,1	3,5 -13,9
14 J	% moyen d'insectes infectieux	5,8	5,8	4,7	18,2
	Intervalle de confiance à 95 %	2,9-12,2	2,9-12,2	2,3-10,6	9,1-29,9
18 J	% moyen d'insectes infectieux	3,6	6,9	9,5	14,9
	Intervalle de confiance à 95 %	1,8 - 9,1	3,5-13,9	4,7-17,5	7,5-31,9

CHAPITRE II : TRANSMISSION DU MAIZE STRIPE VIRUS PAR *PEREGRINUS MAIDIS*

1- RECHERCHE D'UNE EFFICACITE CIRCONSTANCIELLE MINIMALE

Avant d'étudier la capacité intrinsèque de transmission, il est nécessaire de rechercher les conditions expérimentales les plus favorables qui limiteraient l'inefficacité circonstancielle.

Les durées des périodes d'acquisition et de latence ont été suffisamment précisées mais pas celle de la période d'inoculation. Selon GREBER (1981), l'inoculation est possible en moins d'une heure mais GINGERY *et al.*, (1979) utilisent toutefois des durées de trois à quatre jours. Nous avons donc suivi les taux de transmission de *P. maidis* en fonction de la durée d'inoculation afin de déterminer le temps minimal nécessaire pour une expression complète.

La durée importante du cycle de transmission du MStpV par *P. maidis* impose de caler précisément celui-ci en fonction des stades de développement de *P. maidis*, sinon on risque de modifier considérablement les taux de transmission.

P. maidis a donc été testé pour son pouvoir infectieux après avoir été mis en acquisition à quatre stades différents.

Enfin TSAI & ZITTER (1982) ont donné des durées de rétention assez réduites pour la transmission du MStpV par *P. maidis*. Celles-ci ont été étudiées dans nos conditions expérimentales pour savoir dans quelles limites les temps d'acquisition et d'inoculation peuvent être allongés sans risquer de perdre le pouvoir infectieux des insectes au moment de leur lâcher lors des infestations artificielles.

1.1. Matériels et méthodes

1.1.1. Effet de la durée de la période d'inoculation

On a utilisé des *P. maidis* adultes, dont le pouvoir infectieux a été probablement vérifié en inoculant avec succès des plants de maïs. Les vecteurs sont déposés sur de jeunes plants de maïs au stade "deux feuilles" sous bonnettes et selon quatre durées différentes : 3, 6, 12 et 24 heures. La succession des dépôts de chaque durée est déterminée au hasard, différemment pour chaque insecte.

Après inoculation, les insectes sont retirés et les plantes sont conservées sous bonnettes jusqu'à l'apparition des symptômes.

1.1.2. Importance du stade de développement au moment de l'acquisition

Environ 200 insectes de chacun des stades III, IV, V et jeunes adultes, dont l'âge a été déterminé sous loupe binoculaire, ont été mis pendant quatre jours en acquisition sur maïs virosé. Récupérés à l'aspirateur buccal, ils ont ensuite été déposés pendant six jours sur des plants de *Z. diploperennis* (période de latence). Vingt pots de maïs (variété INRA 508) ont été ensuite inoculés à l'aide de ces insectes introduits à raison de 6 insectes par plant sous les bonnettes. Des changements journaliers de plants de maïs sont réalisés afin que chaque série d'inoculation dure 24 h. A chaque changement, les insectes manquants sont remplacés.

Le calcul du taux d'insectes infectieux et des intervalles de confiance a été réalisé grâce à un programme utilisé dans le cadre de travaux sur la transmission d'un virus des Cucurbitacées par pucerons (MONESTIER & LABONNE, 1981).

Tableau XXXVII : Durée de rétention du pouvoir infectieux pour le MStpV par de jeunes adultes de *P. maidis* et relation avec leur durée de vie (exprimée en jours).

Origine		POPULATION A		POPULATION B	
		Durée de rétention du pouvoir infectieux	Durée de vie au stade adulte	Durée de rétention du pouvoir infectieux	Durée de vie au stade adulte
2	.Moyenne	9	10	13,11	16,22
	.Ecart-type	2,74	2,74	6,72	7,54
	.Intervalle minima-maxima	6 - 13	7 - 14	6 - 23	7 - 24
	.Nombre total d'insectes	5	5	9	9
Délai moyen entre la perte du pouvoir infectieux et la mort de l'insecte		1		3,11	
3	.Moyenne	10,65	13,17	8,47	12,65
	.Ecart-type	5	5,45	5,17	5
	.Intervalle minima-maxima	5 - 15	8 - 21	1 - 22	6 - 23
	.Nombre total d'insectes	6	6	17	17
Délai moyen entre la perte du pouvoir infectieux et la mort de l'insecte		2,65		4,18	

1.1.3. Persistence du pouvoir infectieux

Cet essai a été réalisé avec des adultes utilisés pour les études sur le déterminisme génétique de la transmission.

Les insectes ont été élevés sur des plants de maïs virosés. L'acquisition et la latence ont donc eu lieu au cours du développement larvaire. Immédiatement après la mue imaginale, les jeunes adultes sont testés sur plantule de maïs sous bonnette.

Dès l'apparition des symptômes, les insectes, ainsi reconnus virulifères sont déplacés tous les quatre jours sur des plantules de maïs pour déterminer les temps de rétention.

1.2. Resultats

1.2.1. Effet de la durée de la période d'inoculation

La comparaison entre les différents temps d'inoculation montre que dès 6 h de séjour sur maïs sensible, un excellent taux de transmission est obtenu (tableau XXXV) : plus de 80 % des insectes infectieux transmettent. Il faut attendre un jour pour obtenir l'expression totale du pouvoir infectieux. En revanche, trois heures semblent une durée trop courte pour rendre compte du pouvoir infectieux de *P. maidis* car moins de la moitié des insectes a pu transmettre le MStpV.

1.2.2. Importance du stade de développement au moment de l'acquisition

Tous stades confondus, les pourcentages d'insectes infectieux sont les plus élevés 14 et 18 j après le début de l'acquisition (tableau XXXVI). Les insectes ont probablement achevé en majorité leur période de latence après 14 jours et le pouvoir infectieux reste entier après 18 j, quel que soit le stade lors de l'acquisition. L'expérience n'a pu être prolongée après cette date du fait d'une forte mortalité des insectes.

P. maidis peut donc acquérir le MStpV aux stades III, IV, V ou jeune adulte, et le transmettre quel que soit le stade d'acquisition avec des taux voisins dans le cas des larves ; avec les jeunes adultes, on note une transmission plus efficace. Cette différence reste non significative compte tenu des intervalles de confiance.

1.2.3. Persistence du pouvoir infectieux

Pour deux générations successives de deux populations d'élevage sélectionné de *P. maidis*, les temps de rétention sont d'environ 10 jours et ils varient de 1 à 22 jours (tableau XXXVII). La durée de vie de *P. maidis* en élevage est courte et assez variable (cf. 2ème partie, chap. II). La durée de rétention n'a une signification que si elle est comparée à la durée de vie des adultes. Ainsi, les délais entre la perte du pouvoir infectieux et la mort sont d'environ trois jours.

1.3. Discussion

Les trois expériences réalisées apportent des renseignements complémentaires qui nous permettent de mieux définir les conditions à réunir pour obtenir le taux de transmission optimal des populations de *P. maidis*.

Tout d'abord, la période d'inoculation : après 3 h de séjour sur la plante source, près de la moitié des insectes est capable de transmettre. Ce résultat est en accord avec ceux de GREBER (1984) qui donne moins d'une heure comme temps minimal. Bien plus long que la minute nécessaire à *C.*

Tableau XXXVIII : Taux de transmission du MStpV par des populations de *P. maidis* de différentes origines

Origine des populations	Nombre d'insectes par plant	Nombre total de plants testés	Nombre de plants virosés	Taux de transmission (%)	Intervalle de confiance à 95 %
Ligne-Paradis (Population A)	1	271	44	16	8-22
Ligne-Paradis (Population B)	1	104	20	19	10-28
Saint-Joseph	1	78	17	22	11-33
Salazie	1	98	21	21	11-31

mbila pour la transmission du MSV (STOREY, 1939), ce temps reste néanmoins assez faible par rapport à celui nécessaire à la plupart des Delphacides pour transmettre des virus circulants multipliants.

Une journée de séjour sur la plante source permet une réussite de 100 % des inoculations ; aussi les temps préconisés par GINGERY *et al.*, (1979) ne sont-ils pas nécessaires. Les durées d'inoculation (moins de 24 h) sont compatibles avec la réalisation d'infestations artificielles. Au bout d'une journée, la perte d'insectes par prédatisation ou fuite n'est pas trop importante et n'oblige pas à un apport supplémentaire élevé par plant, surtout si l'on travaille en abri "insect proof".

Dans la deuxième expérience réalisée à une température moyenne de 25°C, la durée de latence est d'environ 14 jours quels que soient les stades auxquels les insectes ont été mis en acquisition. Elle est équivalente aux valeurs données dans la bibliographie (tableau III).

Des différences dans la valeur du pouvoir infectieux de *P. maidis* en fonction de ses stades de développement n'ont pas été constatées. Contrairement aux résultats de TSAI & ZITTER (1982), l'acquisition réalisée par de jeunes adultes est plus efficace que celle faite aux stades larvaires. Ces différences restent néanmoins faibles et il n'existe pas d'impossibilité totale pour *P. maidis* d'acquérir le MStpV comme dans le cas du MMV pour les jeunes stades I et II (AUTREY, 1980) ou pour des stades âgés de *P. saccharicida* du FDV (FRANCKI *et al.*, 1986). La persistance du pouvoir infectieux n'a pu être suivie sur une longue période en raison d'une forte mortalité des adultes. Les rétentions maximales observées ont été de 22 jours, alors que la moyenne se situe à environ 10 jours. La perte de rétention est observée en moyenne trois jours avant la mort. La comparaison avec les observations de TSAI & ZITTER (1982) est difficile car, dans leurs expériences, les insectes ont survécu plus longtemps. L'existence d'une perte de rétention bien avant la mort de l'insecte est confirmée. Elle doit donc être prise en compte mais sa cause n'est pas identifiée ; cela peut être dû à une modification du comportement alimentaire ou à un ralentissement de la multiplication virale ou plutôt, comme le montre SINHA (1963) pour *A. constricta* et BLACK (1968) pour *Endria inimica* (Say) à une perte de perméabilité aux particules virales chez les tissus âgés.

Les faibles taux de transmission, dus à la faible capacité intrinsèque des populations, rendent difficile l'acquisition précise de données sur l'importance de l'inefficacité circonstancielle. Néanmoins nos résultats permettent déjà une meilleure connaissance du cycle du MStpV dans *P. maidis*. Les causes d'inefficacité circonstancielle peuvent donc être limitées. Pour réaliser le cycle viral en infestations artificielles, les conditions expérimentales donnant le meilleur compromis sont : une acquisition alimentaire, à la fin du stade IV, d'une durée de 10 jours qui permet l'obtention de jeunes adultes (développement à 25°C) ; on fait pondre ces derniers pendant cinq jours au cours desquels ils achèvent leur période de latence tout en assurant le renouvellement de l'élevage. La persistance du pouvoir infectieux est encore de cinq jours et la durée d'inoculation d'un jour. Cela permet d'effectuer au moins deux séries d'infestations artificielles par les mêmes insectes, si nécessaire.

2 - DEFINITION DE LA CAPACITE INTRINSEQUE DE TRANSMISSION DU MStpV ET APPROCHE DE SON DETERMINISME GENETIQUE

La comparaison des taux de transmission du MStpV (tableau III) est difficile car les conditions expérimentales ne sont jamais identiques. L'importance de l'inefficacité circonstancielle peut donc être très variable.

Néanmoins, la variabilité des populations pour la transmission du MStpV semble non négligeable. GREBER (1981) obtient 24 % de *P. maidis* infectieux après 48 h d'acquisition, alors que GINGERY (1979), dans les mêmes conditions, observe 50 % de transmission. Très récemment, AMMAR *et al.*, (1987) ont comparé simultanément deux populations, l'une de Floride et l'autre d'Hawaii, qui comprennent respectivement 17 % et 88 % d'insectes infectieux après une acquisition alimentaire de sept jours. Ces résultats, bien qu'obtenus avec des effectifs un peu faibles, confortent l'hypothèse d'une variabilité géographique de *P. maidis* dans la transmission du MStpV.

Nous avons voulu, tout d'abord, tester dans des conditions normalisées plusieurs populations de différentes localités de la Réunion, pour vérifier l'existence, ou non, d'une homogénéité à l'échelle de l'île, mais surtout pour comparer leur capacité intrinsèque de transmission à celle des populations

Tableau XXXIX : Taux de transmission du MstpV chez deux populations distinctes de *P. maidis* en fonction des cycles de sélection successifs des femelles infectieuses.

Cycle de sélection des femelles infectieuses	Répétition	POPULATION A			POPULATION B		
		Nombre de <i>P. maidis</i> infectieux	Nombre total de <i>P. maidis</i> testés	Taux de transmission	Nombre de <i>P. maidis</i> infectieux	Nombre total de <i>P. maidis</i> testés	Taux de transmission
0	1	14	71	19,72	6	26	23,08
	2	13	64	20,31	2	25	8
	3	10	68	14,70	8	32	25
	4	4	42	9,52	4	21	19,05
	5	3	26	11,5			
Moyenne et écart-type		44	271	15,15 4,81	20	104	18,78 7,6
1	1	6	34	17,65	6	29	20,69
	2	8	29	27,59	11	39,28	39,28
	3	10	31	32,26	5	23,81	23,81
	4	9	35	25,71	10	41,67	41,67
	5	12	32	37,5			
Moyenne et écart-type		45	161	28,14 7,43	32	102	31,36 10,64
2	1	34	59	57,63	23	40	57,5
	2	25	48	52,08	7	17	41,18
	3	24	39	61,54	4	18	22,22
	4	23	40	57,5	7	27	25,93
	5	20	30	66,67			
Moyenne et écart-type		126	216	59,08 5,41	41	102	36,71 16,11
3	1	22	56	39,29	28	45	62,22
	2	15	62	24,19	15	39	32,46
	3	13	35	37,14	21	41	51,22
	4	9	25	36	19	32	59,37
	5	10	30	33,33			
Moyenne et écart-type		69	208	33,99 5,88	83	157	52,82 18,41
4	1	7	20	35	5	12	41,67
	2	10	20	50	19	55	34,55
	3	7	23	30,43	10	24	41,67
	4	7	18	38,89	4	19	21,05
	5	8	24	33,33			
Moyenne et écart-type		39	105	37,53 7,6	38	110	34,73 9,72

d'autres pays afin de replacer les populations réunionnaises dans un contexte géographique plus large.

A la vue des résultats obtenus par nous même avec *C. mbila* et par GALVEZ (1968) avec *S. orizicola sogatella*, il était intéressant de savoir si la transmission du MStpV était contrôlée génétiquement et quelle était l'importance du phénomène. La mise en place d'un protocole simple de sélection des femelles infectieuses nous a permis de le déterminer. Le taux de transmission transovarienne a été contrôlé pour connaître son importance et simultanément savoir si elle concerne l'ensemble des femelles d'une génération ou seulement une certaine proportion.

Sauf chez *C. mbila* (STOREY, 1932), le génotype des Auchenorhynques pour le déterminisme de la transmission virale n'a pas été étudié. Si l'effet génétique était mis en évidence chez *P. maidis* et le MStpV, la connaissance de son déterminisme devrait être recherchée.

Aussi plusieurs types de croisements contrôlés ont-ils été tentés pour tester différentes hypothèses de contrôle génétique de la transmission du MStpV par *P. maidis*.

2.1. Matériels et méthodes

2.1.1. Capacité intrinsèque de transmission de différentes populations naturelles de *P. maidis* à la Réunion

Quatre populations de différentes origines : Ligne-Paradis, Saint-Joseph et Salazie ont été testées pour leur capacité intrinsèque de transmission.

Pour pouvoir comparer ces populations ainsi que les différents cycles de la population de Ligne-Paradis après sélection des femelles infectieuses, il faut définir des conditions normalisées, simples et reproductibles, pour la réalisation du cycle de transmission. Les insectes ont été élevés jusqu'au stade III sur plantes saines ou à la base de plants présentant des premiers symptômes. Ils ont ensuite été déposés sur de jeunes plants de la variété INRA 508 présentant des symptômes de MStpV très importants et sur lesquels les vecteurs passent leurs périodes d'acquisition et d'incubation jusqu'au stade adulte. Trois jours environ après leur mue imaginale, ils ont été déposés individuellement sous bonnettes sur de jeunes plants sains de la même variété INRA 508, jusqu'à l'apparition des symptômes.

Les durées d'acquisition, de latence et d'inoculation sont donc longues, et permettent une excellente expression de la capacité intrinsèque de transmission.

2.1.2. Mise en évidence du déterminisme génétique de la transmission par sélection des femelles infectieuses

Deux groupes de *P. maidis* (A,B) issus de la population d'élevage de Ligne-Paradis ont été étudiés. Après le premier test, les plantes présentant des symptômes et abritant les pontes de la femelle active et gravide correspondante sont conservées. Elles sont regroupées dans une grande cage pour l'élevage de la descendance qui forme la population sélectionnée du cycle suivant. Les générations C1, C2, C3 et C4 sont respectivement les descendances des femelles infectieuses de la génération C0, C1, C2 et C3. A chaque cycle, les apparitions d'adultes ont lieu au cours d'une période d'environ 15 jours. Les dépôts sont donc réalisés en quatre ou cinq fois, ce qui correspond aux différentes répétitions (tableau XXXIX).

2.1.3. Importance de la transmission transovarienne

Pour contrôler l'importance de la transmission transovarienne, on a utilisé les femelles de la population d'élevage à son troisième cycle de sélection (C3). Cela permet de comparer les insectes de deux origines différentes (A et B) présentant un taux de transmission élevé et donc, a priori, facilite la mise en évidence de la transmission transovarienne. Ainsi quelques femelles infectieuses du cycle 3 des populations A et B (Ligne-Paradis) ont été transférées tous les trois jours sur des plantules de la variété

Tableau XL : Comparaison des moyennes des taux de transmission de 2 populations de *P. maidis* selon leurs générations issues de sélections successives des femelles actives

Cycle de sélection des femelles infectieuses	Population A	Population B	Population A + B
0	15,5 c	18,78 b	17,42 c
1	28,14 b	31,36 ab	28,58 b
2	59,08 a	36,71 ab	46,95 a
3	33,99 b	52,82 a	43,49 a
4	37,53 b	34,73 ab	36,66 ab
Normal	+	-	+ -
CV %	20,00	37,70 %	27,20

Tableau XLI : Importance de la transmission transovarienne chez les descendances de femelles infectieuses appartenant aux populations A et B de Ligne-Paradis

Femelles infectieuses du cycle 3	POPULATION A			POPULATION B		
	Nombre de larves infectieuses ayant transmis	Nombre total de larves testées	Taux de transmission transovarienne	Nombre de larves infectieuses ayant transmis	Nombre total de larves testées	Taux de transmission transovarienne
1	0	16	0	0	5	0
2	0	6	0	0	6	0
3	0	10	0	1	8	12
4	0	10	0	4	17	23
5	1	15	6	6	19	32
6	1	12	8	2	6	33
7	6	26	23	2	5	40
8	1	4	25	2	5	40
9	4	9	44	6	13	46
10	3	6	50	4	8	50
11	26	42	62	3	5	60
12	10	15	67	3	4	75
Sur l'ensemble des descendances	52	171	30,41	31	91	34,06

INRA 508.

Au moment de l'éclosion, les larves sont immédiatement prélevées et déposées individuellement sur de jeunes plantules de maïs sous bonnettes. Elles y sont maintenues jusqu'à l'apparition des symptômes.

2.1.4. Première approche du génotype de la capacité intrinsèque de transmission

A partir d'un test portant sur 200 adultes de *P. maidis*, 10 femelles infectieuses ont été conservées. Chaque descendance est élevée séparément sur un ou plusieurs pots de maïs sous bonnettes (selon la durée de vie des femelles).

Lorsqu'elles ont obtenu le deuxième stade, les larves sont placées pendant 14 jours sur le limbe de jeunes plants de maïs portant des symptômes importants de Stripe. Durant cette période, elles passent les périodes d'acquisition alimentaire et de latence.

Elles sont ensuite déposées individuellement sous bonnettes sur des plantules de maïs pour tester leur pouvoir infectieux. Les insectes sont alors au 5^e stade larvaire et, lors de l'apparition des symptômes (en moyenne au bout de sept jours), ils ont atteint le stade adulte. Dès confirmation de l'infection des plants par test sérologique, ils sont prélevés et croisés suivant le protocole établi pour chaque génération :

F1 : populations d'origine, c'est-à-dire 10 descendances de femelles infectieuses

F2 : croisement des mâles et femelles infectieux ayant des pourcentages d'infection dans leur descendance très différents

Croisements 1 et 2 : pourcentages élevés
Croisement 3 : pourcentages faibles

F3 : les individus de descendances d'origines différentes issus de ces 3 croisements, sont croisés entre eux. Les actifs entre eux, les non infectieux entre eux

F4 : 6 descendances sont ensuite croisées, les insectes infectieux entre eux, les insectes infectieux avec des non infectieux, en tenant compte du sexe et du croisement parental infectieux ou non infectieux.

2.1.5. Méthode générale pour la détermination du pouvoir infectieux et l'analyse des résultats

La mortalité de *P. maidis* est importante, surtout quand des manipulations nombreuses interviennent aux stades larvaires. Aussi les effectifs des descendances par femelle sont-ils en général très faibles. Pour exprimer totalement sa capacité intrinsèque de transmission, *P. maidis* doit être maintenu au moins 24 heures en inoculation. Un contrôle visuel de la présence des insectes survivants est donc réalisé 48 heures après dépôt et seuls les plants hébergeant encore des insectes sont conservés pendant un mois sous bonnettes, dans un local d'élevage ; tous les deux jours une notation visuelle des symptômes est effectuée. Ceux-ci apparaissent en moyenne sept jours après le dépôt des insectes. Le taux de transmission est mesuré par le quotient du nombre de plants présentant des symptômes sur le nombre total de plants présentant encore un insecte 48 heures après dépôt.

Tableau XLII : Taux de transmission après acquisition alimentaire de la descendance de 10 femelles infectieuses de *P. maidis*.

N° d'ordre des femelles infectieuses	Nbre total de <i>P. maidis</i>	Nombre de <i>P. maidis</i> infectieux	Taux de transmission %
3	10	1	10
5	9	1	11
7	11	2	18
6	7	2	28
8	7	3	43
10	21	10	48
1	10	5	50
4	6	3	50
2	14	9	64
9	22	15	68
TOTAL	117	51	44

Tableau XLIII : Croisement à partir des descendance infectieuses des 6 femelles d'origines différentes et taux de transmission des F1.

N° croisement	Origine de la femelle	Origine du mâle	Nombre total de <i>P. maidis</i>	Nombre de <i>P. maidis</i> infectieux	Taux de transmission
1	9 (68%)	8 (43%)	11	4	36 %
2	2 (64%)	4 (50%)	9	6	67 %
3	5 (11%)	6 (28%)	25	20	80 %

2.2. Resultats

2.2.1. Capacité intrinsèque de transmission des populations de *P. maidis* de la Réunion

Les taux de transmission des populations de *P. maidis* sont assez homogènes (tableau XXXVIII). En moyenne, environ 20 % des insectes sont infectieux. De légères différences existent tout de même selon les populations. Les pourcentages obtenus varient de 16 % pour la population A de Ligne-Paradis à 22 % pour celle de Saint-Joseph. Ces variations restent assez faibles et aucune population ne présente des taux significativement différents de ceux des autres.

2.2.2. Mise en évidence du déterminisme génétique

Les pourcentages d'insectes infectieux sont assez variables dans une même génération de *P. maidis* (tableau XXXIX). Cette imprécision est plus importante chez la population B qui présente aussi les effectifs les plus faibles. Toutefois, on observe des variations beaucoup plus importantes entre les cycles de sélection. Dans les deux essais, les populations d'origine sont beaucoup moins infectieuses que celles des cycles suivants. Cette différence est hautement significative pour la population A (tableau XL). Bien que la différence soit moins importante qu'entre C0 et C1, les taux de transmission du cycle C1 sont toujours plus faibles que ceux des générations suivantes. Toutes populations confondues, cette différence est encore significative.

Quelles que soient les populations, les cycles C2, C3 et C4 ont des taux de transmission assez proches. Celui du cycle C4 est même plus faible sur l'ensemble des deux populations.

Les taux maximums de transmission pour les populations A et B sont obtenus respectivement à la génération C2 et C3. Ce taux est presque le triple de celui des populations initiales.

2.2.3. Importance de la transmission transovarienne

La transmission transovarienne du MStpV est un phénomène important puisque sur l'ensemble des larves du stade I testées, plus de 30 % transmettent le virus sans acquisition alimentaire préalable (tableau XLI). Ces deux populations ont des taux de transmission similaires. Les faibles effectifs obtenus dans la descendance de la plupart des femelles ne facilitent pas les comparaisons. Néanmoins on observe, selon les descendance, des variations importantes du taux de transmission (de 0 à 75 %).

Les descendance peuvent être regroupées selon quatre classes de transmission : nulle (0 %), médiocre (0-25 %), moyenne (26-50 %) ou élevée (+ 50 %) qui fournissent des effectifs de larves testées et de femelles assez proches : six femelles ont des descendance à transmission nulle ou inférieure à 25 % et quatre ont des descendance avec un taux de transmission supérieur à 50 %.

2.2.4. Première définition du génotype de la capacité intrinsèque de transmission

Ce premier test (tableau XLII) a servi au choix d'insectes infectieux vierges pour réaliser les premiers croisements contrôlés. Le taux global de transmission obtenu est proche de ceux des cycles de sélection étudiés précédemment (tableau XL). Il montre en outre l'importante variabilité selon les femelles, des taux de transmission des descendance. Ceux-ci oscillent entre 10 et 68 %. Hormis l'absence de descendance à transmission nulle, ces résultats sont assez comparables à ceux obtenus lors de l'étude de la transmission ovarienne (cf. 2.2.3.).

Une forte mortalité accidentelle des larves n'a permis de réaliser que trois croisements entre insectes infectieux d'origines différentes (tableau XLIII).

Tableau XLIV : Taux de transmission des descendance F2 en fonction de l'origine parentale et de leur capacité intrinsèque de transmission.

F × M	N°F2	Origine de la femelle	Origine du mâle	Nbre de larves infectieuses	Nbre de larves testées	Taux de transmission
+ x +	10	1	3	9	14	65
	1	3	2	7	11	65
Total				16	25	64
+ x -	7	3	1	6	11	55
	9	3	3	4	9	44
	8	3	3	6	7	86
Total				16	27	59
- x -	17	1	3	0	13	0
	18	2	1	9	29	31
	15	2	3	8	25	32
	16	2	3	8	29	28
Total				25	96	26

+ = infectieux
- = non infectieux

F = femelle
M = mâle

Sur l'ensemble des larves testées, l'augmentation du taux de transmission est importante. Il passe de 44 à 68 % d'une génération à la suivante.

Ce gain, obtenu par la sélection sur les deux parents, peut s'expliquer par une meilleure concentration des allèles et donc par un contrôle génétique de la transmission.

Ces premiers résultats permettent d'aborder la recherche du mécanisme génétique mis en jeu. Si l'on était en présence d'un déterminisme lié à un seul gène, les croisements entre insectes infectieux devraient donner 100 % d'actifs pour un gène récessif, 94 % en moyenne pour un gène dominant et 87,5 % pour un gène dominant lié au chromosome sexuel femelle X.

Or, sur l'ensemble des croisements, les taux de transmission observés sont bien plus faibles. D'autre part, chaque croisement entre insectes infectieux pourrait seulement donner des descendance transmettant tous à 100 % pour un gène récessif, à 75 % ou 100 % pour un gène dominant, à 50 % ou 100 % pour un gène dominant lié au chromosome sexuel.

Aucune des F1 testées ne donne un taux de transmission proche de 100 % ; le pourcentage du croisement (tableau XLIII) est d'ailleurs très éloigné de ce pourcentage théorique.

Si l'hypothèse d'un seul gène récessif déterminant la transmission peut être aisément rejetée, d'autres croisements sont nécessaires pour réfuter les deux autres.

Les croisements faits en F2 permettent de confirmer le rejet de l'hypothèse d'un seul gène, même dominant (tableau XLIV). En effet, selon cette hypothèse, des descendance totalement non infectieuses seraient uniquement issues de croisements entre deux individus non infectieux. Il n'en est rien et nous constatons au contraire que trois descendance d'insectes non infectieux sont capables de transmettre dans une proportion de près de 30 % (tableau XLIV). Pour la même raison, l'hypothèse de deux gènes récessifs déterminant la transmission est à rejeter.

Des croisements portant sur une troisième génération ont été réalisés. Ils vont nous permettre de suivre les pourcentages de transmission des descendance en contrôlant les croisements parentaux et en connaissant les précédents. Les pourcentages observés confirment ceux qui ont été obtenus antérieurement.

En regroupant, pour les derniers croisements, les insectes infectieux selon l'importance relative des actifs dans les deux générations de croisement précédentes, on remarque, qu'en moyenne, les pourcentages de transmission sont d'autant plus élevés que cette proportion augmente (tableau XLV). Ainsi, un croisement entre deux insectes provenant eux-mêmes de deux croisements d'insectes infectieux donne le pourcentage de réussite de transmission le plus élevé : 97 %. Les différents croisements, réalisés sur des effectifs souvent faibles, donnent des résultats très variables. Les croisements d'insectes infectieux en F3 varient par exemple d'environ 40 à 100 %. Les pourcentages théoriques, calculés en se basant sur un déterminisme qui fait intervenir plusieurs gènes, peuvent correspondre plus ou moins bien à ces résultats.

En l'état actuel de notre travail, nous ne pouvons donc déterminer plus précisément le mécanisme génétique en jeu.

2.4. Discussion

Le test portant sur plusieurs populations de *P. maidis* provenant de diverses localités de l'île a montré une certaine homogénéité des taux de transmission du MStpV. La capacité intrinsèque de transmission de *P. maidis* à la Réunion présente une faible variabilité. Reportée dans le contexte géographique mondial, elle serait plus proche des populations australiennes (GREBER, 1981) que de celles d'Hawaii (AMMAR *et al.*, 1987). En effet, nous obtenons en moyenne 20 % d'insectes infectieux dans notre population et GREBER 24 %, tandis qu'AMMAR *et al.* en obtiennent jusqu'à plus de 80. Ces différences peuvent être dues à de nombreux facteurs dont le plus probable serait les variations du patrimoine génétique de *P. maidis* contrôlant la transmission virale.

L'élevage sélectif des descendance de femelles infectieuses a permis en trois cycles de tripler le taux de transmission de *P. maidis*, le portant de 20 à 60 %. Cette augmentation est hautement significative entre le premier et le deuxième cycle, et encore significative entre le deuxième et le troisième. Par contre, aux cycles suivants, plus aucune augmentation n'est mise en évidence, la dernière sélection donnant même un taux de transmission plus faible que la précédente. L'existence

Tableau XLV : Capacités de transmission des descendance F3 en fonction du type de croisement réalisé sur les 2 générations précédentes.

Type de croisement en F2		Origine parentale de la femelle		Origine parentale du mâle		Croisement F1	Nbre de larves infectieuses	Nbre total de larves testées	% taux de transmission					
femelle	mâle	femelle		mâle										
		femelle	mâle	femelle	mâle									
+	+	+	+	+	+	1	8	11	73					
						2	6	11	55					
						3	6	15	40					
						4	31	32	97					
						total	51	69	74					
	-	+	+	+	-	-	1	13	17	76				
							1	5	6	83				
							2	4	8	50				
							total	9	14	64				
							Taux moyen de transmission des croisements							73 %
+	-	+	+	+	+	1	21	25	84					
						2	6	7	86					
						total	27	32	84					
						-	-	-	-	-	1	5	24	21
											2	1	9	11
	3	5	15	33										
	total	11	48	23										
	-	+	-	-	-	-	1	0	8	0				
							2	10	22	45				
							total	10	30	33				
Taux moyen de transmission des croisements							48	110	44 %					

+ = infectieux
 - = non infectieux

d'un effet génétique est confirmé mais son expression n'est pas aussi tranchée que dans le cas de *S. orizicola* (GALVEZ, 1968) ou de *C. mbila* (STOREY, 1932).

Pour déterminer une des sources de variation, le taux de transmission transovarienne a été recherché chez les femelles du troisième cycle de sélection. Le taux global de transmission obtenu dans les descendance est d'environ 30 %. La comparaison avec le taux de transmission des descendance du même cycle, après acquisition alimentaire, peut rendre compte de l'importance de la transmission transovarienne. Celui-ci est à peine légèrement supérieur ; le pourcentage d'insectes rendus infectieux par transmission verticale est donc très élevé chez des populations maintenues sur des plantes virosées depuis plusieurs générations. Le taux de transmission transovarienne des descendance est très variable selon leur origine parentale, allant de 0 à 75 %. Celui-ci exprime la capacité intrinsèque de transmission de la descendance ainsi que le taux de transmission verticale autorisé par les parents.

Afin d'être utilisés dans les croisements contrôlés, les taux de transmission ont été étudiés séparément sur plusieurs descendance de femelles infectieuses après acquisition alimentaire. Ils sont compris entre 10 et 70 %. L'absence de taux de transmission nul et l'existence du taux maximal identique par transmission transovarienne montrent que le passage du virus d'une génération à la suivante pourrait être nul ou total. Les proportions intermédiaires sont difficilement compréhensibles. Les facteurs contrôlant de telles variations devraient être étudiés si l'on veut déterminer avec précision la part de la transmission verticale dans le processus infectieux.

La réalisation de croisements contrôlés a permis d'obtenir une confirmation de l'importance du déterminisme génétique de la transmission. Au bout de trois générations de croisements d'insectes infectieux, certaines descendance sont presque totalement infectieuses. Les taux de transmission, en moyenne, passent de 44 %, dans les descendance des femelles infectieuses initiales, à 73 % après trois générations de croisements entre insectes infectieux.

L'existence de pourcentages significativement différents de 100 % dans les croisements d'insectes infectieux et de descendance partiellement infectieuses dans les croisements d'insectes non infectieux infirme l'hypothèse d'un seul gène récessif ou dominant contrôlant la transmission. Pour cette même raison, celle de l'existence de deux gènes récessifs est rejetée.

Les pourcentages de transmission observés correspondent plus ou moins bien aux pourcentages théoriques donnés par différents mécanismes mettant en jeu deux ou trois gènes. Mais il est impossible de mieux déterminer ceux-ci par les différents croisements et tests réalisés.

L'élevage de lignées "full sib" (croisement frère soeur) pendant 5 à 10 générations, à partir de plusieurs populations, réduirait l'hétérozygotie. Ensuite, des croisements entre différentes lignées actives et inactives et les "back-cross" respectifs pourraient être tentés pour obtenir des informations supplémentaires sur le déterminisme génétique. Ce schéma de sélection a déjà été utilisé pour l'étude de la transmission des trypanosomes par les anophèles (CURTIS & GRAVES, 1983).

Mais avant de continuer ces études génétiques, il est nécessaire de rechercher l'explication biologique des facteurs affectant ou favorisant la transmission du MStpV chez *P. maidis*. Si l'on part de l'hypothèse simple d'un déterminisme monogénique pour chaque facteur affectant la transmission comme dans le cas de *C. mbila*, on peut alors supposer l'existence d'au moins deux mécanismes limitant la transmission. La mise en évidence de la multiplication pour le MStpV pourrait aller dans le sens de cette observation.

3 - MECANISMES BIOLOGIQUES DE LA TRANSMISSION VERTICALE OU HORIZONTALE EN RELATION AVEC LEUR DETERMINISME GENETIQUE

La capacité intrinsèque de transmission est l'expression de relations spécifiques entre l'agent infectieux et son insecte vecteur. L'absence d'une reconnaissance mutuelle est mise en évidence par l'existence chez les insectes inactifs de barrières à la transmission. Le but de notre travail a été de rechercher leur localisation au niveau de l'insecte et leur importance relative dans les populations. Ces mécanismes biologiques sont étudiés particulièrement pour les relier ensuite au déterminisme génétique éventuel agissant sur chacun d'eux.

Tableau XLVI : Importance des taux de transmission et d'infection des descendance de différents croisements testés à plusieurs stades de développement.

Stade	Croisement	TEST 1					TEST 2				
		Insectes positifs	Insectes testés	DO moyenne	Ecart-type	Seuil de positivité	Insectes positifs	Insectes testés	DO moyenne	Ecart-type	Seuil de positivité
Oeuf	19	3	6	0,118	0,053	0,028	6	10	0,248	0,238	0,063
	20	13	15	0,237			0	1	0,096		
	10*	1	10	0,137	2	6					
	21*										
	11*	0	7								
Larves âgées de 5 jours	1	3	3	1,527	0,321						3
	3	2	3	0,610			0,756				
	4	1	1	1,534							
	5	1	1	0,338							
	7					0,049	2	2	1,398	0,353	0,118
	9	1	1	1,930							
Larves âgées de 10 jours	10						1	8	0,336		
	2						1	7	2,301		
	4						2	2	2,200	0,046	0,058
	8						1	3	2,301		

* croisements d'insectes inactifs

Tableau XLVII : Taux de transmission transovarienne au cours du développement larvaire de *P. maidis* issus de plusieurs croisements contrôlés d'insectes infectieux.

	Dates d'inoculation en j après l'éclosion				
	0 - 5	5 - 10	10 - 15	15 - 20	20 - 25
Larves testées	54	45	34	27	13
Larves infectieuses	19	13	13	10	5
% de transmission à titre indicatif	35 %	29 %	38 %	27 %	38 %

Tout d'abord, la barrière à la pénétration par voie alimentaire peut être importante chez *P. maidis* comme pour la transmission du MSSV en Australie où la transmission passe de 10 % à 70 % après injection. Son déterminisme génétique a de plus déjà été démontré chez *C. mbila* pour le MSV.

Dans le cas du MStpV, grâce à l'existence d'une transmission verticale, le virus peut atteindre directement la cavité générale de l'insecte. La barrière intestinale est alors inopérante ; ce qui rend difficile l'évaluation de son importance dans les populations de *P. maidis*.

Une meilleure connaissance de la part d'acquisition ovarienne ou par le sperme dans les descendance doit donc être acquise pour pouvoir déterminer le génotype contrôlant la perméabilité intestinale, s'il existe une barrière à ce niveau.

Par ailleurs, dans notre premier essai, les taux de transmission transovarienne sous-évaluaient peut-être le rôle de la transmission verticale. En effet, un insecte ayant reçu du virus par ses parents ne pouvait l'exprimer que s'il avait également les capacités intrinsèques de multiplication et d'inoculation, deux autres barrières possibles.

Nous avons mis au point un test ELISA "double sandwich" assez sensible qui nous permet de détecter significativement les quantités de virus présentes dans les oeufs de *P. maidis*. Ainsi, l'importance de la transmission verticale chez cet insecte peut être mesurée. Cette connaissance étant acquise, un nouveau protocole de sélection a été mis en place pour déterminer l'importance des différentes barrières affectant la transmission du MStpV.

Pour différentes descendance de croisements contrôlés, les tests de transmission avant et après acquisition alimentaire apportent quelques éléments de réponse. Mais c'est surtout en les comparant avec les résultats des détections individuelles du MStpV dans l'insecte que certaines hypothèses peuvent être avancées. Un schéma du cycle de transmission peut être alors établi en tenant compte des différentes barrières et de leur distribution génétique dans la population.

Un nouveau protocole de sélection plus performant sera ensuite proposé pour tenter la détermination du génotype de la capacité intrinsèque de transmission du MStpV par *P. maidis*.

3.1. Matériels et méthodes

3.1.1. Mise en évidence de la transmission verticale

De jeunes adultes vierges de *P. maidis* ont été prélevés à partir des descendance F4 servant à l'étude génétique de la transmission (Cf.2).

Des croisements contrôlés sont réalisés et les couples déposés sur plants de la variété INRA 508 sous bonnettes sont régulièrement déplacés pour permettre la récolte des pontes des femelles sur plusieurs plants. Environ trois jours après la ponte, certains plants sont disséqués sous loupe binoculaire. Les oeufs sont broyés individuellement dans des microbroyeurs en verre (RADNOTTI) avec 0,3 ml de tampon.

La recherche des antigènes de MStpV est réalisée par détection immunoenzymatique ELISA en direct double sandwich.

Sur les autres plants de maïs, les jeunes larves de *P. maidis* sont prélevées dès l'éclosion pour être déposées sur des plantules de la variété INRA 508 sous bonnettes. Elles sont ensuite déplacées tous les 5 jours, jusqu'à 25 jours après éclosion.

La persistance des taux de transmission est ainsi mesurée. Au moment des changements au 5^e et 10^e jours, quelques larves de certaines descendance sont testées en ELISA pour rechercher la présence du virus.

D'autres larves de cette génération servent de population de base pour la deuxième série d'expériences. Après acquisition alimentaire, le pouvoir infectieux des insectes est contrôlé puis, à l'apparition des adultes, neuf couples sont constitués: cinq croisements de mâles et femelles infectieux et quatre croisements de mâles et femelles non infectieux.

Les pontes sont testées par la technique ELISA double sandwich direct après plus de cinq jours d'incubation pour l'ensemble des couples. Sur les pontes des couples infectieux, la détection sérologique ELISA a été réalisée en tenant compte des durées d'incubation des oeufs. Les stades de développement définis par NAPOMPETH (fig. 12) sont déterminés sous loupe binoculaire.

Tableau XLVIII : Importance de la détection ELISA dans les oeufs de stade C des descendance de croisement entre *P. maidis* infectieux ou non infectieux.

Croisement	Oeufs positifs	Oeufs testés	Taux d'in-filiale exprimé (%)	DO moyenne	Ecart-type	Seuil de positivité
Infectieux						
27	12	12	100	0,518	0,407	0,019
18	11	12	92	0,443	0,025	
19	11	12	92	0,290	0,164	
20	8	11	73	0,441	0,217	
6	4	10	40	0,682	0,271	
10	3	10	30	0,200	0,028	
30	1	12	8	0,038		
Non infectieux						
5	0	12	0			
7	0	12	0			
2	0	12	0			
8	0	12	0			

Tableau XLIX : Importance de la détection du MStpV par ELISA dans les oeufs selon leur stade de développement.

Stade des oeufs	Nombre d'oeufs positifs	Nombre d'oeufs testés	Pourcentage d'oeufs positifs	DO moyenne	Ecart-type	Intervalle
A (0 à 1 j)	6	26	23 %	0,043	0,021	0,019 - 0,068
B (3 à 4 j)	12	30	40 %	0,434	0,388	0,022 - 1,316
C (7 à 8 j)	15	30	50 %	0,624	0,451	0,113 - 1,992

Pour connaître la quantité de virus présente dans les oeufs et les premiers stades larvaires, et mesurer une éventuelle multiplication, un dosage quantitatif a été effectué sur une courbe étalon préparée avec une référence virale purifiée et dosée au CIRAD Montpellier.

Enfin, il était nécessaire de savoir si les taux hétérogènes de détection de virus dans les oeufs âgés correspondant bien à des taux variables de transmission filiale, ou bien dépendaient de la capacité intrinsèque de transmission des descendances, principalement par l'absence de multiplication ou une multiplication trop lente. Ainsi, les descendances de deux couples infectieux, dont 10 oeufs ont été préalablement testés par ELISA, ont été élevées soit sur plant sain, soit sur plant virosé. Quinze jours après, les insectes sont broyés et testés par ELISA pour comparer les deux taux de larves virulifères dans chaque lot.

3.1.2. Recherche des différentes barrières affectant la capacité intrinsèque de transmission

Une nouvelle population expérimentale de *P. maidis* est mise en place à partir du protocole de sélection suivant :

- Dépôt individuel sur plantules de maïs sous bonnettes de 1000 larves du second stade mises en acquisition alimentaire pendant 5 jours sur maïs virosé (Co),
- Croisements contrôlés de 50 jeunes adultes infectieux mâle et femelle (Co),
- Dépôt individuel sur plantule de maïs sous bonnettes de la descendance des femelles présentant une ponte suffisante (C1) avant acquisition alimentaire,
- Calcul du taux de transmission en tenant compte des larves disparues après 48 h de dépôt,
- Sélection des descendances présentant plus de 50 % de transmission transovarienne et réalisation de croisements contrôlés de ces insectes infectieux (C2).

Sur les descendances de ces derniers croisements, la séquence des analyses suivantes est appliquée :

1. Recherche du MStpV par détection immunoenzymatique ELISA individuelle sur une partie des oeufs après cinq jours d'incubation.
2. Dépôt individuel de 20 larves du deuxième stade larvaire par descendance pendant 2 jours sur plantules de la variété INRA 508 sous bonnettes pour mesurer le taux de transmission transovarienne.
3. Recherche du MStpV dans les larves non infectieuses appartenant à quelques familles à faible taux de transmission transovarienne.
4. Mise en acquisition de 20 larves du deuxième stade larvaire pendant 10 jours sur maïs virosé, puis dépôt individuel, sur plantules de maïs sous bonnettes, des larves de chaque descendance après acquisition (10 j) jusqu'à l'apparition générale des symptômes. Le taux de transmission du MStpV après acquisition alimentaire est ainsi calculé.
5. Recherche du MStpV par détection immunoenzymatique ELISA dans les insectes reconnus non infectieux. Les proportions obtenues à chaque étape donnent des pourcentages indicatifs qui ont permis le classement des familles de croisements en différentes catégories.

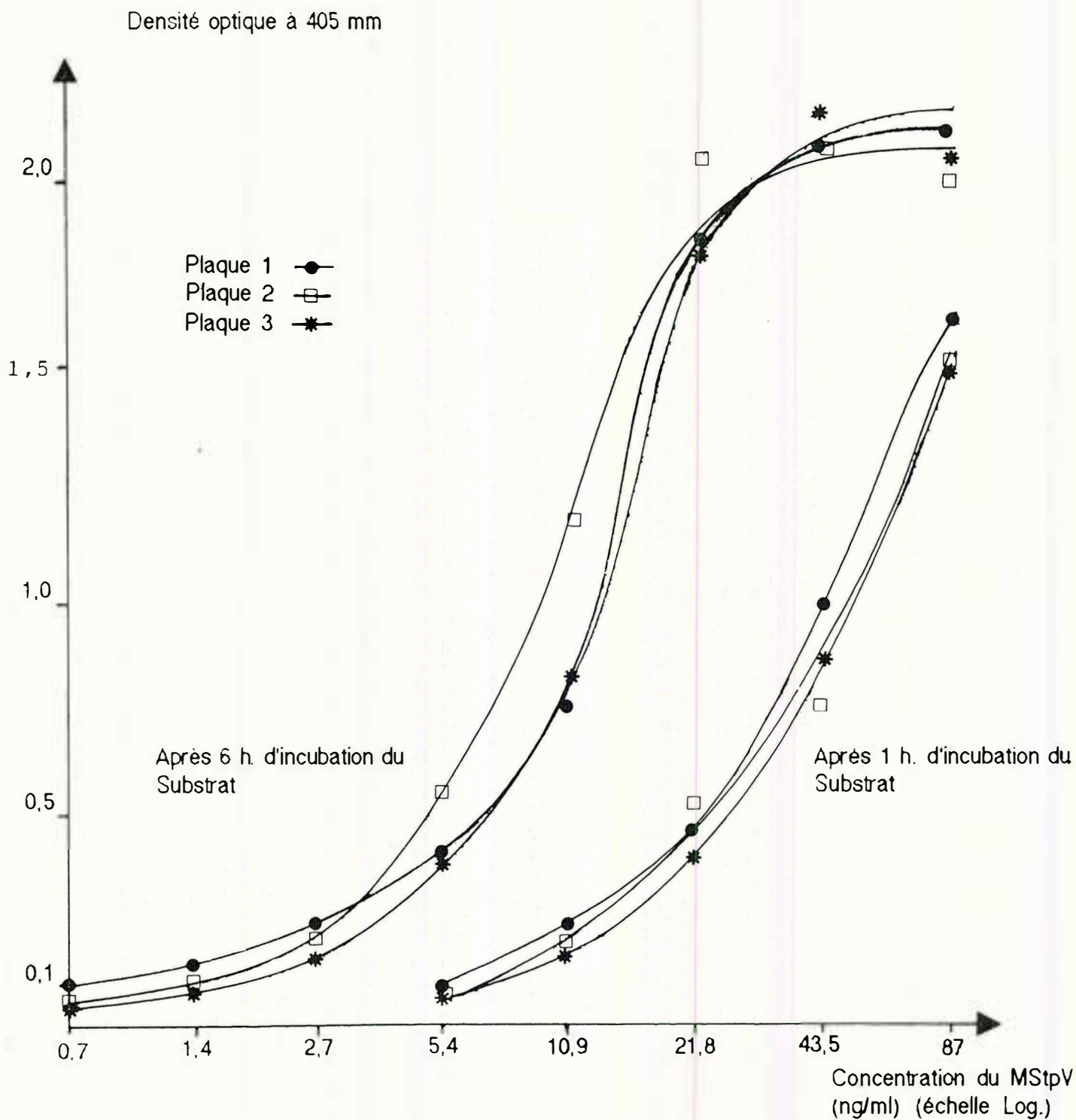


Fig. 34 : Courbe de densité optique obtenu par la technique ELISA double sandwich direct pour une gamme étalon de concentration de MStpV purifié.

3.2. Resultats

3.2.1. Mise en évidence de la transmission verticale

La technique ELISA double sandwich direct est assez sensible pour détecter du virus dans un oeuf. Un temps d'incubation prolongé du substrat est nécessaire. La lecture au bout de 5 h reste possible par l'absence de bruit de fond important. Alors que les jus de plante même dilués au 1000è donnent des DO supérieures à 2, celles des insectes et oeufs sains restent bien en dessous de 0,1.

Selon l'origine maternelle, les proportions d'oeufs contenant du MStpV sont très variables. Les descendances des femelles, non infectieuses même après acquisition alimentaire, peuvent contenir du virus dosable par ELISA (tableau XLVI) mais en proportions plus faibles que celles des femelles infectieuses. Sur celles-ci, les pontes testées présentent des taux de contamination des oeufs variant d'environ 10 % à 90 % selon les croisements.

Les descendances de 10 autres croisements ont été contrôlées pour leur pouvoir infectieux dès l'éclosion et jusqu'à 25 jours après (tableau XLVII). A 5 et 10 jours, quelques larves ont été contrôlées, toutes celles ayant transmis le MStpV sur INRA 508 s'avèrent séropositives. Le MStpV est également détecté dans quelques larves n'ayant pas transmis.

Il y a une forte augmentation des D.O. moyennes entre le stade oeuf, les larves âgées de 5 jours et celles âgées de 10 jours. Les D.O. passent en effet de 0,2 pour les oeufs à 1,2 pour les larves de 5 jours et enfin à plus de 2 pour celles de 10 jours ce qui correspond à une saturation du test ELISA. Les différences peuvent être également importantes pour des larves du même âge.

Les tests d'inoculation sur maïs mettent en évidence le nombre le plus élevé d'insectes infectieux durant la première période d'inoculation (tableau XLVII). Ceci prouve que l'ensemble des larves actives ayant reçu le MStpV par voie ovarienne sont infectieuses au plus cinq jours après l'éclosion. Le temps d'apparition des symptômes indique même que certaines larves ont vraisemblablement transmis dès les premiers jours du dépôt. Les taux de transmission à différents temps sont assez similaires. La persistance de leur pouvoir infectieux est donc conservée au moins 25 jours après l'éclosion, c'est-à-dire jusqu'au stade adulte. La mortalité des larves infectieuses ne semble pas plus élevée que celle des larves non virulifères, comme le montrent les proportions de chaque classe qui restent relativement constantes au cours du temps.

A la génération suivante, les descendances des croisements d'insectes infectieux et non infectieux ont été testées uniquement au stade oeuf (tableau XLVIII). Contrairement à l'expérience précédente, aucun des oeufs des descendances d'insectes non infectieux ne contient du MStpV. Par contre, toutes les pontes de couples infectieux contiennent au moins un oeuf où le MStpV est détecté. Les taux d'infection des oeufs sont très différents selon l'origine parentale : 1 seul oeuf infecté sur 12 pour le croisement n° 30, alors que, pour 4 autres, de 8 à 12 oeufs se révèlent positifs.

La détection sérologique réalisée sur des oeufs d'un stade et d'un âge définis met en évidence l'accroissement des valeurs de D.O. avec la durée d'incubation (tableau XLIX). Bien que, pour chaque stade, des écarts-types relativement élevés soient obtenus, les moyennes des stades A et C sont significativement différentes. D'autre part, sur les mêmes croisements, le pourcentage d'oeufs infectés augmente avec l'âge des oeufs testés. Ceci prouve que notre test est incapable de détecter la dose virale initiale donnée par les femelles, donc l'acquisition ovarienne, mais seulement la quantité virale présente après une durée d'incubation (plus de 4 jours) qui permet une multiplication virale suffisante.

L'absence de bruit de fond pour la détection dans l'insecte, et plus particulièrement dans les oeufs, augmente la sensibilité du test qui peut être exploité après six heures d'incubation du substrat. Ainsi, la détection jusqu'à 0,7 ng de virus est possible (fig. 34).

L'analyse graphique, à partir des courbes étalon, a permis le calcul des quantités de virus contenues dans les oeufs et les larves à différents stades de développement (tableau L). Comme le laissaient présumer les valeurs de D.O., les quantités contenues dans chaque échantillon sont relativement variables. Néanmoins, en moyenne, les oeufs de stade C contiennent significativement plus de virus que ceux du stade A, ce qui prouve l'existence d'une multiplication virale au cours de l'incubation.

Tableau L : Quantités de MStpV (en ng) déterminées par la technique ELISA double sandwich direct (à l'aide d'une courbe étalon de virus purifié) présentes dans les oeufs et les larves de la descendance de couples infectieux de *P. maidis* en fonction du stade de développement.

	Quantité de MStpV (en ng)					
	Répétitions (plaques ELISA)					
	1	2	3	N	Moyenne	Ecart type
Oeufs de stade A	0,31 0,45 0,45	0,66 0,81	0,27 0,27 0,21	8	0,43	0,21
Oeufs de stade C	0,93 2,76 2,1 3,3	0,6	1,63 1,47 0,48	8	1,66	1,01
Larves de stade I	1,74 3,3 4,44 2,1	1,02 1,08 2,52	0,69 1,8	9	2,08	1,19
Larves de stade II	0,66	1,08	2,64	3	1,46	1,04

Tableau LI - Comparaison des taux d'insectes séro positifs sans acquisition alimentaire et après acquisition alimentaire dans la descendance de 2 couples infectieux

Couple de la génération 1	nombre d'oeufs testés par ELISA	Taux d'infection filiale (%)	Nombre d'individus testés sans acquisition	Taux de descendance séro positive sans acquisition (%)	Nombre d'individus testés après acquisition	Taux de la descendance séro positive après acquisition %
2	10	30	10	20	12	66
4	10	40	13	30	13	70

L'importance de ce phénomène est difficile à évaluer, mais déjà dans les larves de 1er stade, on détecte 20 fois plus de virus que dans les oeufs de stade A.

Enfin, la comparaison des taux respectifs d'insectes séropositifs, sans acquisition alimentaire et après acquisition alimentaire, permet de quantifier la transmission verticale. En effet, les taux d'infection filiale calculés par le pourcentage d'oeufs de stade C séropositifs et le taux de larves virulifères sont équivalents (tableau LI). Par contre, après acquisition alimentaire, la proportion d'individus virulifères augmente fortement. Aussi, les oeufs séropositifs aux stades C et D représentent bien la partie de la descendance ayant reçu le virus par transmission verticale et non pas uniquement celle qui serait capable de le multiplier.

3.2.2. Recherche des différentes barrières affectant la capacité intrinsèque de transmission

Sur l'ensemble des 1000 insectes testés dans les populations d'élevage de *P. maidis*, 37 couples d'insectes infectieux ont été constitués. L'observation des taux de transmission transovarienne des descendances n'apporte pas d'éléments nouveaux par rapport aux expériences antérieures. La taille des effectifs testés (plus de 750 larves) permet néanmoins de confirmer les résultats précédents (tableau LII). L'importante mortalité des larves rend toujours la validité des expériences délicate en réduisant fortement les effectifs testés. Deux jours après leur dépôt, moins de 60 % des larves sont retrouvées. Malgré leurs effectifs plus faibles, seuls ces pourcentages de larves infectieuses observés après 48 h doivent être pris en compte car eux seuls justifient une présence de l'insecte suffisante pour l'inoculation. Néanmoins la comparaison des deux montre une bonne similitude des proportions à quelques exceptions près, le second taux étant toujours supérieur ou égal au premier.

En prenant les mêmes classes définies précédemment (cf. chapitre III, 2.2), 10 % des descendances ne mettent en évidence aucune transmission transovarienne. 10 % également transmettent à moins de 25 %, alors que 21 % transmettent entre 25 et 50 % et plus de 50 % des descendances ont une transmission élevée (supérieure à 50 %).

En moyenne générale, plus de 44 % des insectes, après une sélection d'insectes infectieux, transmettent après acquisition ovarienne. Un contrôle de quelques insectes non infectieux par test ELISA ne permet pas la détection du MStpV dans ceux-ci. Ce résultat confirme que la majorité des couples infectieux peuvent donner le virus à leur descendance ; les faibles taux de transmission sont peu fréquents et peuvent être également dus à la capacité intrinsèque de transmission des larves.

Pour former la génération suivante, des mâles et des femelles ont été prélevés dans les descendances présentant plus de 50 % de transmission transovarienne.

Différents tests ont été appliqués au cours de l'élevage de cette génération (tableau LIII).

L'analyse des résultats doit être faite d'abord sur la totalité des insectes testés, puis en étudiant séparément chaque croisement.

Soixante quatre pour cent des pontes contiennent du virus détecté par ELISA. Or, sur ces mêmes croisements, seulement

37 % de transmission sont obtenus. En considérant l'importance de la détection du virus dans les oeufs âgés, (tableau XLIX) si l'on admet que la multiplication virale a eu lieu, cette différence, soit 27 %, est liée à l'impossibilité de migration jusqu'au site d'inoculation chez ces insectes. Cette barrière révélée par le test de quelques insectes non infectieux qui s'avèrent séropositifs.

Le dernier test des insectes non infectieux après acquisition ovarienne et alimentaire met en évidence 30 % d'insectes contenant du MStpV détecté par ELISA. Ce taux traduit l'importance du blocage au passage de l'agent infectieux jusqu'aux sites d'inoculation exprimée sur l'ensemble de la population.

Le taux de transmission après acquisition alimentaire est de 47 %, soit supérieur de 10 % à celui que l'on observe avant acquisition alimentaire. Ces 10 % doivent correspondre à l'apport dû au passage du MStpV par voie alimentaire, non réalisés par voie ovarienne ou par le sperme, dans des insectes capables de transmettre le virus.

En raisonnant sur l'ensemble des croisements actifs, on peut ainsi estimer (fig. 35) l'importance

Tableau LII : Importance de la transmission transovarienne chez les descendances de femelles infectieuses appartenant aux populations A et B de Ligne-Paradis.

Référence de croisement	Sur l'ensemble des larves déposées en inoculation			Sur les larves présentes 24 h après le dépôt			Proportion d'insectes infectieux après acquisition alimentaire
	Insectes infectieux	Insectes testés	Taux de transmission transovarienne	Insectes infectieux	Insectes testés	Taux de transmission transovarienne	
11	7	5	47	5	5	100	
28	9	21	43	9	10	90	
18	22	30	73	20	24	83	
24	9	20	45	8	11	73	
10	9	30	30	9	13	69	
40	9	13	69	9	13	69	
4	12	19	63	11	17	65	0/2
22	14	30	47	9	14	64	0/3
21	7	13	54	7	11	64	
32	8	15	53	6	10	60	
5	4	18	22	4	7	57	
12	8	30	27	4	7	57	
35	10	19	53	9	16	56	
2	9	30	30	7	13	54	
19	9	20	45	8	15	53	0/1
1	8	40	20	5	10	50	0/2
8	5	17	29	5	10	50	0/2
15	7	16	37	3	6	50	
34'	7	20	35	5	10	50	
39	6	11	54	4	8	50	
29	17	38	45	15	37	46	
36	8	20	40	7	19	37	
16	7	18	39	1	3	33	
3	3	11	27	1	3	33	
25	3	11	27	2	6	33	
6	4	20	20	3	10	30	
34	5	20	25	4	14	29	0/9
38	2	11	18	2	8	25	
30	4	30	13	4	21	19	0/15
23	2	20	10	2	13	15	
27	2	20	10	2	13	15	0/9
26	1	30	3	1	9	11	
7	0	20	0	0	15	0	
9	0	17	0	0	12	0	0/1
13	0	10	0	0	0	0	
14	0	20	0	0	4	0	0/2
33'	0	20	0	0	18	0	
Ensemble des croisements	245	763	32	193	435	44	0/46

relative de chaque barrière dans les échecs de transmission du MStpV par des *P. maidis* issus de croisements d'insectes infectieux.

Si l'on admet que chaque mécanisme biologique a un déterminisme génétique propre, les taux de transmission obtenus par chaque croisement sont différents car les génomes déterminant chaque barrière ne sont pas distribués de façon homogène sur l'ensemble des descendances. Aussi, chaque descendance est-elle le reflet d'une combinaison spécifique.

Il y a des familles qui présentent une certaine homogénéité pour l'absence, ou au contraire, pour l'expression totale d'une barrière à la transmission.

L'infection filiale se réalise soit à des taux élevés, soit à des taux nuls. La sélection des insectes actifs sur deux générations et surtout pour la seconde, uniquement sur le taux de transmission transovarienne, a du permettre d'éliminer essentiellement les génomes entraînant des taux très faibles, voire nuls.

Plusieurs croisements (8, 5...) expriment un excellent taux d'infection filiale alors que seul le croisement 9 semble montrer un blocage très important à celle-ci. Il est confirmé par l'augmentation du pourcentage de transmission après acquisition alimentaire et l'absence d'insectes séropositifs dans les non infectieux. Ceci prouve leur potentialité de transmission s'ils avaient reçu le virus par transmission verticale.

L'acquisition par voie alimentaire permet une augmentation du taux de transmission entre les deux tests d'inoculation. Cette augmentation est importante pour le croisement 9 qui aurait donc une bonne capacité. Au contraire, un blocage important de la pénétration du MStpV est mis en évidence par les descendances des croisements 14 et 21. En effet, l'acquisition alimentaire ne permet pas d'augmenter leurs taux de transmission pourtant très faibles. De plus, les insectes non infectieux ne se révèlent pas ou très rarement séropositifs.

Enfin, les détections immunoenzymatiques ELISA sur les insectes non infectieux révèlent le nombre important d'insectes contenant du MStpV mais ne pouvant le transmettre, particulièrement chez certaines descendances. Vraisemblablement, l'existence d'une barrière à la migration du virus jusqu'au site d'inoculation est importante chez les descendances de ces croisements tels les 2, 6 et 20, ce qui explique en grande partie leurs pourcentages assez faibles de transmission (2) après les acquisitions ovarienne et alimentaire, et surtout les fortes proportions d'insectes non infectieux contenant du MStpV détecté par ELISA.

3.3. Discussion

Une meilleure connaissance des mécanismes biologiques déterminant la capacité intrinsèque de transmission du MStpV par *P. maidis* a été obtenue par ces différentes expériences.

Tout d'abord, la transmission verticale est mieux définie. GINGERY (1979) et TSAI & ZITTER (1982) donnent des pourcentages de transmission transovarienne respectivement de 50 et 33 %

Sur un élevage faiblement sélectionné, nous obtenons globalement 37 et 44 %. Ces chiffres sont difficilement comparables.

En prenant uniquement en compte le pourcentage de descendance infectieuse, ils sous-estiment déjà le taux d'infection filiale en ne pouvant comptabiliser certains insectes infectés inactifs. L'obtention par la technique ELISA en double sandwich direct d'un seuil de détection inférieur à 1 ng/ml a permis de connaître le nombre d'oeufs séropositifs dans la descendance. Ainsi le taux d'infection filiale pour différents croisements peut être déterminé, alors que par test d'inoculation sur plante il ne pouvait l'être.

Pour le taux de transmission ovarienne ou par le sperme, le test du pouvoir infectieux des descendances permet tout de même une bonne approximation de celui-ci. Il est en effet assez exceptionnel que l'ensemble de la descendance soit inactive. Ainsi, dans le cas de couples infectieux, les croisements réalisés lors de notre protocole de sélection montrent que 32 descendances sur 37 au total dans le premier test, et 13 au total dans le second, présentent au moins un insecte infectieux. Près de 90 % des couples infectieux permettent donc une transmission verticale.

D'autre part, l'ensemble de nos expériences montrent que, bien qu'en nombre plus faible, des

Tableau LIII : Caractéristiques de la transmission du MStpV par *P. maidis* contrôlés sur différents croisements d'insectes infectieux.

Origine de la femelle	Origine du mâle	Numéro du croisement	Détection par ELISA du MStpV dans les oeufs			Test d'inoculation			Détection ELISA du MStpV dans les larves non infectieuses			Test d'inoculation après acquisition alimentaire			Détection ELISA du MStpV sur les adultes non infectieux après acquisition alimentaire		
			Oeufs positifs	Oeufs testés	Taux d'infection des oeufs (%)	Larves infectieuses	Larves testées	Taux de transmission trans-ovarienne (%)	Larves virulifères	Larves testées	Taux de détection du MStpV (%)	Larves infectieuses	Larves testées	Taux de transmission après AAP	Nbre d'adultes virulifères	Nbre d'adultes testés	Taux d'insectes virulifères non infectieux (%)
12-3	1-8	2				4	18	22				7	20	35	2	3	67
11-4	18-7	3	8	12	67	6	19	32				14	20	70			
18-12	4-3	4				11	17	65				2	20	10	0	3	0
11	5	5	10	12	83	4	20	20				12	21	57			
18-16	2-17	6	5	12	42	2	20	10	2	5	40	7	17	41			
18-17	18-11	7	7	12	58	14	19	74				12	24	50			
22-5	2-17	8	10	12	83	17	20	85				16	20	80	0	1	
40-12	18-19	9	0	5	0	1	16	6				10	20	50	0	5	0
10-4	18-9	10	9	12	75	5	20	20				12	20	60			
11-5	5-16	11				11	20	55				11	19	58			
12-5	1-3	12				11	20	55				16	20	80			
18-5	18-11	14				0	20	0				0	26	0	1	3	33
21-5	29-33	15	8	12	67	9	20	45				10	19	53			
11-7	5-16	20										10	16	62	3	3	100
18-3	40-4	21				4	20	20	0	5	0	3	19	16			
Résultats sur l'ensemble des croisements			57	89	64	99	269	37	2	10	20	142	301	47	6	18	33

couples non infectieux peuvent transmettre du virus à leur descendance.

FUKUSHI (1933) avait déjà signalé ce phénomène pour le "Rice dwarf virus" (RDV) chez *Nephotettix apicalis cincticeps* mais il ne l'expliquait que par la non mise en évidence de leur pouvoir infectieux.

MARAMOROSCH (1952) a montré l'existence d'une multiplication virale dans des insectes non infectieux. Par nos résultats en ELISA, nous confirmons également l'existence de nombreux *P. maidis* non infectieux mais virulifères. Aussi dans ces insectes, une infection des ovaires ou des genitalia mâles et donc une transmission à leur descendance, est-elle plausible.

En nous basant sur les détections individuelles par ELISA dans les oeufs et sur les tests de transmission transovarienne des descendance, une excellente estimation du taux d'infection filiale a pu être réalisée.

Très peu de pourcentages moyens sont mis en évidence alors que des infections de la quasi-totalité des oeufs sont détectées. Ces résultats correspondent assez bien à l'hypothèse de TESH (1984) considérant 2 types de femelles :

- des femelles à infection stable,
- et des femelles à infection variable.

Selon TESH (1984), les caractéristiques de la transmission verticale seraient contrôlées génétiquement et donc héréditaires. De fortes augmentations de 1,8 à 70 % ont été mises en évidence chez un Auchenorrhynque *A. constricta* (SHIKATA & MARAMOROSCH, 1967). Mais ces auteurs ne séparaient pas les différents phénomènes, l'augmentation pouvant être due aussi bien aux variations du nombre de femelles infectieuses, au taux d'infection filiale ou à la capacité intrinsèque de transmission des descendance.

Parallèlement à cette caractérisation de la transmission verticale, la transmission horizontale par acquisition alimentaire a été étudiée pour définir l'importance relative de toutes les barrières à la transmission du MStpV.

Malgré l'importance de la transmission verticale, l'existence d'une barrière intestinale à la pénétration du virus peut être suspectée d'après les résultats de certains croisements où l'acquisition alimentaire ne permet pas une augmentation des taux de transmission, et de l'absence, en général, de virus détecté en ELISA dans les insectes non infectieux. La réalisation d'injection de virus est néanmoins nécessaire pour confirmer la localisation de cette barrière.

En effet, une impossibilité totale de multiplication donnerait des résultats similaires. Cette hypothèse, basée sur la capacité de multiplication, est moins vraisemblable pour plusieurs raisons.

Les dosages sérologiques en ELISA ont montré que la multiplication virale intervient durant l'incubation des oeufs *A priori*, elle débute même avant, comme le suppose NASU (1967) et comme le prouve la durée très courte de la période de latence, les larves transmettant dès l'éclosion. Seules les quantités de MStpV multipliées dans les oeufs sont détectées et non pas la dose initiale qui reste trop faible. Ainsi, les pourcentages très élevés de nombreuses descendance montrent que si une absence totale de multiplication existe, ce phénomène est peu fréquent. De plus, pour les pourcentages plus faibles, la comparaison des taux d'insectes virulifères après et avant acquisition alimentaire avec ceux des oeufs séropositifs prouvent que les taux d'infection filiale sont bien une caractéristique parentale ; de plus ils ne dépendent pas de la capacité de la descendance à multiplier le virus.

Néanmoins, les quantités de virus dans des oeufs et des larves du même âge peuvent être très variables. L'importance de la multiplication peut donc être très différente, ce qui pourrait affecter le pouvoir infectieux.

L'existence d'une incapacité de migration jusqu'aux sites d'inoculation a par contre été démontrée par la détection de MStpV dans des insectes non infectieux. L'importance de ce phénomène est en accord avec de nombreux autres cas observés chez les Delphacides (GORDON *et al.*, ; CACIAGLI *et al.*, 1986, FRANCKI *et al.*, 1986). Pour confirmer nos suppositions et réfuter l'hypothèse de MARAMOROSCH (1967) reprochant aux techniques sérologiques de détecter des antigènes viraux mais non pas du "virus infectieux", il serait nécessaire de comparer les quantités de virus présentes dans les glandes salivaires dans le reste de l'insecte. Ainsi, ce blocage pourrait être localisé et l'existence d'une barrière due à l'imperméabilité des glandes à la pénétration du virus serait alors confirmée.

Avant même d'obtenir ces informations, une nouvelle série d'études génétiques peut être

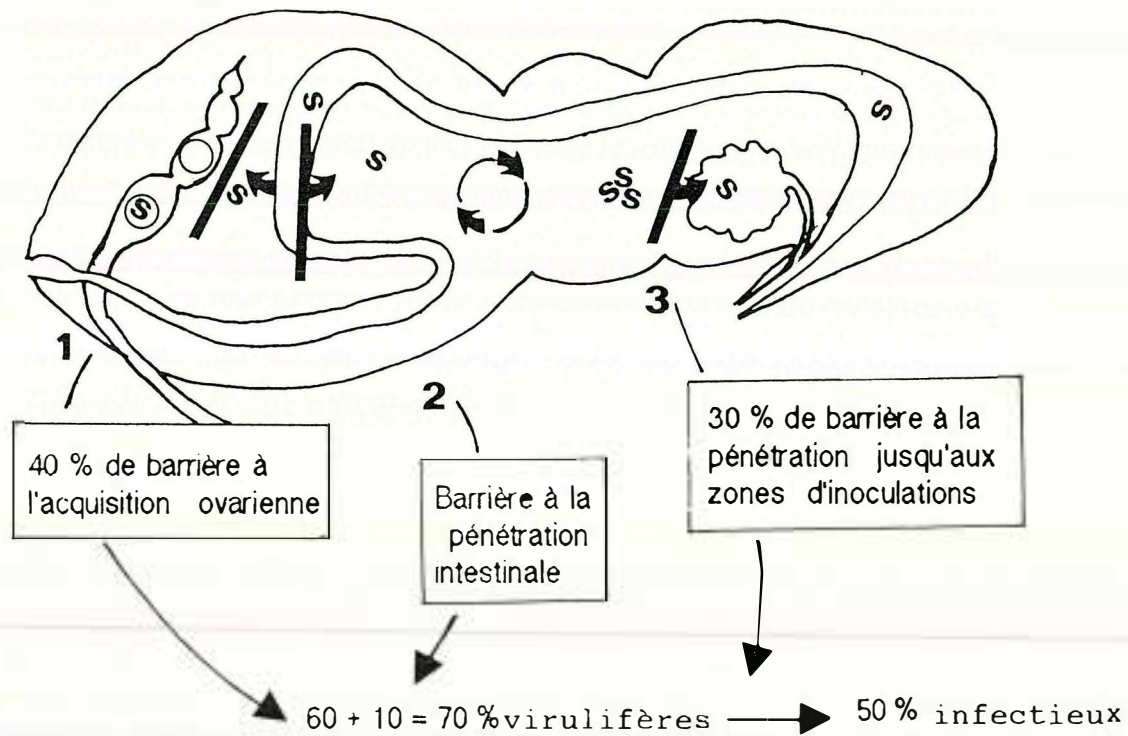


Fig. 35 : Importance relative de chaque barrière à la capacité intrinsèque de transmission de *P. maidis* pour le MStpV dans le cas d'une population sélectionné.

lancée. En effet, les principales barrières et leur importance relative pour la transmission horizontale comme pour la transmission verticale ont été identifiées.

L'expression phénotypique de la capacité intrinsèque de transmission du MStpV est ainsi mieux expliquée.

4 - RECHERCHE DU GENOTYPE DE LA CAPACITE INTRINSEQUE DE TRANSMISSION DU MSTPV(*)

Les principales barrières affectant la capacité intrinsèque de transmission ont pu être élucidées.

Tout d'abord, pour la transmission horizontale, elles agissent au niveau de l'acquisition alimentaire (barrière à la pénétration dans la cavité générale) mais aussi à la transmission à la plante (barrière à la migration jusqu'aux sites d'inoculation). Pour la transmission verticale, des variations qualitatives (femelles et mâles avec ou sans transmission ovarienne et par le sperme respectivement) comme quantitatives (taux d'infection filiale) sont à prendre en compte.

En s'appuyant sur nos premières études génétiques et en partant de l'hypothèse que chacun des mécanismes est gouverné par un déterminisme génétique simple et indépendant, nous avons élaboré un schéma de croisements contrôlés des insectes.

Des croisements frère-soeur successifs sont réalisés pour tenter la constitution des familles homozygotes pour chaque caractère génétique déterminant une barrière. Une première caractérisation du génotype de la capacité intrinsèque de transmission du MStpV par *P. maidis* pourra ainsi être établie.

4.1. Matériels et méthodes

Les populations qualifiées de "génération 1" ont constitué la base de nos derniers élevages issus des populations de Ravine des Cabris et de Salazie pour les essais de transmission. La sélection basée sur des croisements frère-soeur a été mise en place afin d'augmenter le taux d'homozygotie pour chaque caractère étudié (fig. 36).

A la génération 1, des croisements d'insectes infectieux et non infectieux sont effectués. Pour les couples infectieux, un échantillon de 10 à 12 oeufs choisis aux stades C et D est testé par la technique ELISA en double sandwich direct, afin d'étudier la transmission verticale du virus. Pour les couples non infectieux, les mâles sont récoltés et testés par ELISA. On laisse les femelles pondre pendant 15 jours, puis elles sont aussi testées par ELISA. La transmission verticale étant supposée ovarienne, on teste uniquement les oeufs des femelles séropositives. A l'issue de cette première génération, on obtient plusieurs types de couples (tableau LIV).

Aux générations suivantes, les insectes issus des couples ne transmettant pas le virus à leur descendance (classes 2, 4, 5), sont utilisés pour l'étude de l'acquisition alimentaire. Les insectes descendant des couples infectieux et virulifères servent à l'étude de la transmission verticale (classes 1,2,3,4). Dans tous les cas, les individus sont donc en acquisition, puis sous bonnette, ce qui permet d'étudier en même temps la transmission à la plante. Les croisements frère-soeur sont réalisés entre individus infectieux ou non infectieux. Ces derniers, ainsi que les pontes des femelles virulifères, sont testés par ELISA. La descendance des couples de classe 6 n'a pas été en général étudiée, à cause de la mixité des caractères parentaux.

4.2. Resultats

4.2.1. Transmission verticale

*** Rôle des parents dans la transmission verticale**

Un même mâle est croisé avec plusieurs femelles infectieuses (tableau LV) : soit un couple transmet à sa descendance alors que l'autre ne transmet pas (cas 1 et 2), soit tous les couples

* Ce travail a été réalisé grâce à l'appui de P. SAUGER et a fait l'objet de son mémoire de D.A.A. (SAUGER, 1988).

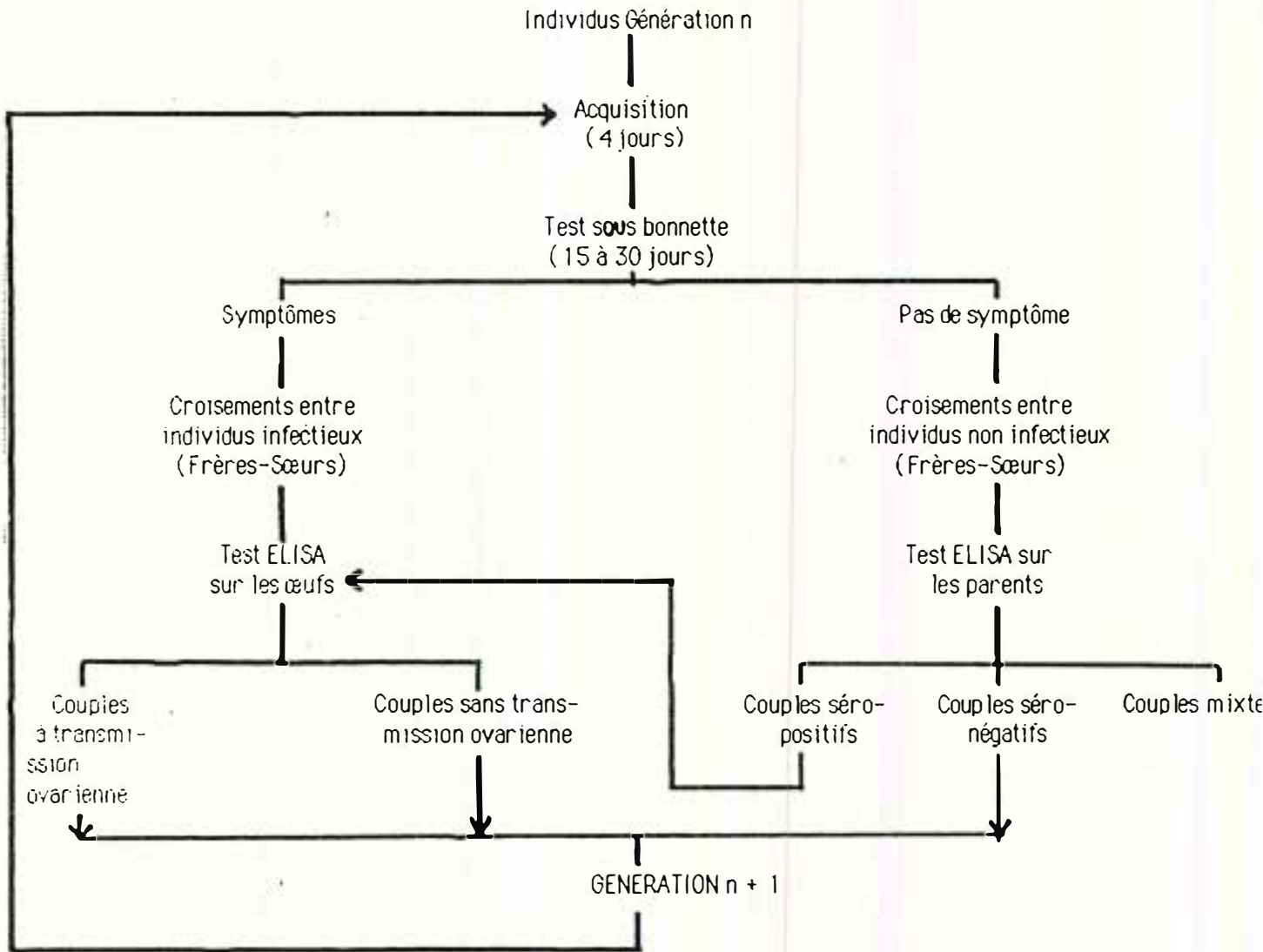


Fig. 36 : Schéma de sélection pour l'obtention de couples homozygotes permettant de définir le génotype de la transmission du MSTpV par *P. maidis*.

transmettent le virus à leur descendance mais avec des taux d'infection filiale très différents (cas 3, 4, 5). D'autre part, des couples formés de mâles non virulifères et de femelles infectieuses ont une transmission verticale (6,7). La transmission verticale serait donc une caractéristique biologique de la femelle. En effet, une femelle peut transmettre du virus à sa descendance si et seulement si elle est virulifère et ne présente pas de blocage à la transmission verticale. Le doute cependant subsiste sur une transmission du virus également possible par le sperme : les cas 1, 2, et 8 peuvent résulter d'un blocage à la transmission, mais les cas 3, 4, et 5 sont alors difficilement explicables.

Nous parlerons donc de transmission ovarienne pour qualifier les couples présentant une transmission verticale.

*** Taux de transmission ovarienne à la génération 1**

Les pontes de 18 couples infectieux ont été testées par ELISA : 83 % de ces couples transmettent le virus à leur descendance. Ce résultat n'est cependant pas représentatif de la population à l'équilibre car il ne concerne que la partie infectieuse de celle-ci.

*** Infection filiale**

*** Génération 1**

Les taux d'infection filiale varient d'un oeuf sur dix, soit 10 %, à dix oeufs sur dix, soit 100 % (tableau LVI). La moyenne est de 62 % (± 27). Les couples à transmission verticale sont répartis arbitrairement dans trois classes selon que leur taux d'infection filiale est faible (classe 1), moyen (classe 2) ou fort (classe 3).

*** Génération 2**

Les taux d'infection filiale sont en moyenne plus élevés 75 % . On n'observe pas de différence entre les couples infectieux et les couples non infectieux qui ont tous des taux d'infection filiale très variables (tableau LVII). Les taux d'infection filiale dans la descendance d'un même couple vont parfois du simple au double (couples 4, 6, 12, 14, 15). Les moyennes des taux d'infection filiale des descendances respectives des couples appartenant aux classes 1, 2, et 3 sont de 71 %, 83 % et 64 % . Dans les deux premiers cas, les taux ont globalement augmenté, dans le troisième cas, ils ont diminué. Le couple 16 ,sans transmission verticale, a donné un couple sans transmission verticale, et deux couples à transmission verticale avec des taux d'infection filiale très forts .

*** Génération 3**

Pour un même couple parent, les taux d'infection filiale sont faibles à forts (tableau LVII). La moyenne des taux d'infection filiale de la génération 3 est de 64 % (± 25) (tableau LVII). Un couple sans transmission verticale est issu du couple 3-3x4. Le couple 16-3x4 sans transmission verticale a donné un couple qui transmet le virus à 44 % de sa descendance.

4.2.2. Acquisition alimentaire

A la génération 1, nous avons obtenu 4 couples d'individus non virulifères après acquisition alimentaire. Dans leur descendance, 20 %, 33 %, 14 % et 13 % des insectes sont infectieux (tableau LVIII) La descendance du couple 16, dont la femelle ne transmet pas par voie ovarienne, présente 27 % d'individus infectieux (tableau LVIII). Les insectes non infectieux ont soit un blocage à la pénétration dans la cavité générale, soit un blocage à la migration et à la pénétration jusqu'au site d'inoculation de la plante.

4.2.3. Transmission à la plante

A la génération 2 issue des couples infectieux à transmission ovarienne, les taux de transmission à la plante varient de 50 % à 90 % (tableau LVI). Leur moyenne est de 70 % (± 14 %). Les

Tableau LIV **Caractéristiques biologiques et sérologiques des couples obtenus à la génération 1**

CLASSES	CARACTERISTIQUES DES COUPLES DE LA GENERATION 1	DETECTION SEROLOGIQUE			SYMPTOME SUR PLANT	
		Oeufs	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
1	Couples infectieux à transmission verticale	+			+	+
2	Couples infectieux sans transmission verticale	-			+	+
3	Couples virulifères non infectieux à transmission verticale	+	+	+	-	-
4	Couples virulifères non infectieux sans transmission verticale	-	+	+	-	-
5	Couples non virulifères		-	-	-	-
6	Couples mixtes	+ ou -	+ -	- +	-	-

Tableau LV- **Importance de l'infection filiale par rapport aux caractéristiques parentales**

Cas N°	Couples	Caractéristiques parentales		Taux d'infection filiale (%)
		Femelles	Mâles	
1	9	+	+	60
	26	+	+	0
2	25 - 1x2	+	+	83
	25 - 7x2	+	+	0
3	6 - 2x1	+	+	83
	6 - 3x1	+	+	42
4	7 - 3x4	+	+	60
	7 - 5x4	+	+	100
5	12 - 6x7	+	+	80
	12 - 8x7	+	+	50
	12 - 11x7	+	+	50
6	16 - 5x6	+	(-)	100
7	11 - 3x4	+	(-)	90
8	13 - 1x2	(-)	+	0

Légende : + : infectieux (+) : Séropositif
 - : non infectieux (-) : séronégatif

couples 13, 14 et 15 ont des taux d'infection filiale forts de 90 % à 100 %. La presque totalité de leur descendance est donc virulifère, mais les taux de transmission à la plante sont seulement de 75 %, 50 % et 64 %, révélant l'existence d'une barrière à la migration ou à la pénétration jusqu'aux sites d'inoculation. Trois couples de la génération 2 ont une descendance entièrement infectieuse (tableau LIX). Le couple 23-5x6 est issu d'une femelle séronégative. Les deux individus de ce couple étant infectieux. Ils ont donc la capacité à acquérir le virus par voie alimentaire et à le transmettre à la plante.

4.3. Discussion

La transmission verticale du MStpV par *P. maidis* est une caractéristique biologique de la mère. On ne peut conclure quant au rôle du père, n'ayant jamais observé de virus dans la descendance d'une femelle non virulifère croisée à un mâle séropositif, seul exemple qui démontrerait l'existence de la transmission du virus par le sperme, dans le cas d'une infection directe des oeufs. L'infection par le sperme, si elle existe, serait probablement un mécanisme accessoire d'amplification de l'infection virale chez la femelle (LEAKE, 1984).

Dans une population en équilibre et en présence du virus, 83 % des femelles infectieuses transmettent le virus à leur descendance. Ce taux est similaire à celui déjà obtenu dans des essais précédents (tableaux LII, LIII). En supposant que la transmission ovarienne est un caractère indépendant de la perméabilité intestinale, on peut généraliser ce résultat à l'ensemble de la population. La transmission ovarienne pourrait donc être contrôlée génétiquement par un mécanisme monogénique dominant indépendant. Dans cette hypothèse, 66 %, 17 %, et 17 % de couples infectieux de la génération 1 doivent donner respectivement 100 %, 75 %, et 50 % de femelles à transmission ovarienne à la génération 2. Or, ces dernières transmettent toutes à leur descendance. En fait des échantillons trop restreints de filles sont étudiées par couple parent (maximum 5). Le couple 16 correspondrait au croisement d'une femelle homozygote récessive, et d'un mâle hétérozygote. Cette combinaison expliquerait que sur les trois filles obtenues à la génération 2, une seule ne transmette pas à sa descendance.

L'étude de la transmission verticale à la génération 3 permet de distinguer les familles qui présentent des femelles sans transmission ovarienne (famille 3) de celles dont toutes les femelles transmettent le virus à leur descendance. Les familles 12 et 13 sont probablement issues d'un couple homozygote pour le caractère de transmission ovarienne. Pour les autres on ne peut conclure, les échantillons testés étant trop petits.

Aucun mécanisme génétique simple ne peut être proposé à la suite des travaux sur l'infection filiale. On n'observe pas de femelle stable pour la transmission ovarienne : en effet les femelles des couples 12, 13, 14 et 15 ont des taux d'infection filiale très forts de 90 % à 100 %, mais leurs descendance ont des taux qui ne se maintiennent pas à ces valeurs. Ces variations des taux d'infection filiale par lignée et pour l'ensemble des femelles à transmission ovarienne peuvent peut-être s'expliquer par l'action de facteurs biologiques et physiologiques. Ainsi, LEAKE (1984) observe qu'avec l'âge le taux de virus dans les ovaires des moustiques et leurs taux d'infection filiale diminuent. HARDY et al (1980) montre également que la température à laquelle les larves de moustique ont été élevées affecte leur taux de transmission filiale en tant qu'adultes.

Enfin, notons que les taux d'infection filiale sont calculés à partir d'échantillons très petits (10 à 12 oeufs), nos résultats sont donc à considérer avec précaution.

Il a fallu chercher à partir de quelques exemples significatifs une hypothèse génétique simple pour chaque caractère. En supposant que l'acquisition alimentaire est un caractère gouverné par un gène récessif, les couples 19, 20, 21 et 22 correspondent aux croisements de deux génotypes hétérozygotes, 25 % de leur descendance est alors homozygote récessive et capable d'acquérir le virus par voie alimentaire. En effet, d'une part, les pourcentages observés ne sont pas significativement différents des 25 % théoriques (tableau LX), d'autre part les taux inférieurs aux 25 % peuvent également s'expliquer par l'existence de la barrière à la migration et à la pénétration jusqu'aux sites d'inoculation. Les individus infectieux issus des couples ne transmettant pas le virus à leur descendance sont donc des génotypes homozygotes récessifs. Le couple 23-5x6 constitue donc une souche homozygote récessive pour l'acquisition alimentaire.

Les taux de transmission à la plante pour la descendance des couples de la génération 1 sont

Tableau LVI : Taux d'infection filiale des couples infectieux de la génération I et taux de transmission à la plante de leur descendance

Classes	N° des couples	Taux de transmission filiale (%)	Taux de transmission à la plante après acquisition alimentaire (%)	Nombre de descendants testés
1	1	10	-	-
	2	30	-	-
	3	30	59	17
	4	40	50	8
2	5	60	-	-
	6	60	-	-
	7	60	80	20
	8	60	73	15
	9	60	60	25
	10	60	73	30
	11	80	90	19
3	12	90	90	2
	13	90	75	8
	14	100	50	10
	15	100	64	28

Tableau LVII Taux de transmission à la plante de la descendance des couples non virulifères et du couple infectieux sans transmission verticale

Couples de la génération I	Taux de transmission à la plante après acquisition	Nombre de descendants
19	20	15
20	33	12
21	14	7
22	13	8
16	27	37

Tableau : LVII : Taux d'infection filiale pour les couples issus des croisements infectieux à transmission verticale de la génération 1

COUPLES DE LA GENERATION 1 A FAIBLE TAUX D'INFECTION FILIALE					
Couple de la génération 1	Taux d'infection filiale de la génération 1	Couple de la génération 2		Taux d'infection filiale de la génération 2 (%)	Taux d'infection filiale de la génération 3 (%)
		Femelle	Mâles		
3	30%	1 +	2 +	70	0, 44, 80
		3 +	4 +	80	
		5 +	6 +	60	
		11 -	10 +	80	
4	40	1 +	2 +	70	
		5 -	6 -	90	
		7 +	8 +	50	
COUPLES DE LA GENERATION 1 A MOYEN TAUX D'INFECTION FILIALE					
6	60	2 +	1 +	83	
		3 +	1 +	42	
7	60	1 +	2 +	100	
		3 +	4 +	60	
		5 +	4 +	100	
		6 +	7 +	100	
8	60	1 +	2 +	90	90, 100, 40, 60, 50
		5 +	2 +	80	
		6 +	2 +	70	
9	60	1 +	2 +	90	70, 60
10	60	3 +	4 +	100	80
		5 +	6 +	60	
		7 +	8 +	90	
11	80	5 +	6 +	100	
		7 +	8 +	80	
		3 +	4 - (-)	90	
COUPLES DE LA GENERATION 1 A FORT TAUX D'INFECTION FILIALE					
12	90	11 +	7 +	50	33, 10, 20 78, 27, 50 90, 90
		3 +	4 +	90	
		5 +	4 +	90	
		6 +	7 +	80	
		8 +	7 +	50	
13	90	4 +	5 +	50	75, 60 56, 60, 90, 90, 80, 70, 100, 80
		6 +	7 +	90	
14	100	1 +	2 +	70	20, 60
		3 +	2 +	90	
		6 -	7 -	20	
15	100	3 +	4 +	60	
		5 -	6 - (+)	30	

Légende: + : infectieux (+) : séropositif
- : non infectieux (-) : séronégatif

Tableau LIX. Obtention de souches de *P. maldis* dont la descendance est à 100 % infectieuse

COUPLES DE LA GÉNÉRATION 1	CARACTERISTIQUES		COUPLES DE LA GÉNÉRATION 2	CARACTERISTIQUES		NOMBRE D'INDIVIDUS TESTES GEN. 3	TAUX D'INDIVIDUS INFECTIEUX %
	FEMELLES	MALES		FEMELLES	MALES		
23	- (-)	-	5x6	+	+	56	100
8	+	+	1x2	+	+	23	96
9	+	+	1x2	+	+	32	97

Légende : + : Infectieux
 - : non Infectieux
 (-) : séronégatif

Tableau LX - Test du KHI-2 appliqué à la descendance infectieuse des couples non virulifères et du couple sans transmission ovarienne

Couples de la génération 1	Nombre de descendants total	Nombre d'individus infectieux	Taux d'individus infectieux %	KHI-2 par rapport à 25 %	Probabilité
19	15	3	20	0.200	1.00
20	12	4	33	0.111	1.00
21	7	1	14	0.429	1.00
22	8	1	13	0.667	0.32
16	37	10	27	0.081	1.00

en moyenne de l'ordre de

70 %. En supposant que ce caractère soit contrôlé par un gène dominant, les couples infectieux sont composés d'individus homozygotes dominants ou hétérozygotes. Théoriquement, leur descendance transmet alors le virus à la plante à 75 % ou à

100 %. Les couples 13, 14 et 15 correspondent donc au premier cas, les couples 23-5x6, 8-1x2 et 9-1x2 au deuxième cas. L'étude de l'acquisition alimentaire et de la transmission à la plante à la génération 4 permettra donc, pour ces couples, de discriminer les souches homozygotes pour ces 2 caractères.

Il est difficile de conclure pour les autres couples, chacun d'eux pouvant avoir une combinaison génétique particulière pour les trois mécanismes étudiés, mais aucune autre hypothèse génétique ne rend mieux compte des résultats obtenus.

Les hypothèses d'un gène dominant pour la transmission ovarienne, d'un gène dominant pour la migration jusqu'aux sites d'inoculation, et d'un gène récessif pour la pénétration dans la cavité générale, donnent un taux théorique d'insectes infectieux de 18,25 % (tableau LXI) pour la génération 1, ce qui se rapproche des pourcentages observés (tableau XXXVIII). En effet, dans le cas des populations naturelles, les insectes ont été récoltés dans des zones pratiquement sans Stripe. L'acquisition du virus a donc été essentiellement d'origine alimentaire, l'apport du virus par voie ovarienne étant négligeable. Aux générations suivantes, le taux d'individus infectieux augmente du fait de l'apport supplémentaire de virus par voie ovarienne. La capacité intrinsèque de transmission de la population a une valeur seuil théorique de 44 % . Ce seuil peut être comparé à certains résultats obtenus précédemment (tableaux LII, LIII)

5 - CONCLUSION

L'ensemble des expériences réalisées sur la transmission du MStpV par *P. maidis* a permis une connaissance approfondie de mécanismes jusqu'alors assez mal élucidés.

Tout d'abord, l'importance de l'inefficacité circonstancielle est précisée. La longueur de la durée du cycle infectieux est confirmée, principalement du fait de la période de latence. La détermination des temps limites pour chaque phase du cycle facilitera l'appréciation au champ des vitesses de développement du Stripe, d'où l'intérêt épidémiologique de ces données. En conditions contrôlées, l'inefficacité circonstancielle peut être minimisée ; elle ne s'avère pas alors un facteur limitant, ni pour les infestations artificielles, ni pour l'étude de la capacité intrinsèque de transmission.

A la Réunion, les populations de *P. maidis* présentent une capacité intrinsèque de transmission du MStpV relativement faible mais homogène et comparable à celle observée dans d'autres régions.

Cette capacité intrinsèque de transmission est héritable mais un déterminisme génétique simple n'a pu être mis en évidence.

Son caractère polygénique a nécessité une recherche des barrières à la transmission du MStpV chez ce Delphacide pour la transmission horizontale comme pour la transmission verticale.

En premier lieu, l'existence de la multiplication virale a été confirmée et quantifiée. Elle peut se réaliser très tôt au cours de l'incubation des oeufs, après acquisition ovarienne. Si l'ensemble des insectes semble capable de multiplier le virus, les dosages montrent tout de même que cette multiplication est plus ou moins efficiente. Néanmoins, celle-ci ne paraît pas être responsable de la non transmission. Par contre, deux autres barrières sont mises en évidence.

La première agit lors de l'acquisition alimentaire et correspond vraisemblablement à un blocage à la pénétration dans la cavité générale dû à une imperméabilité au virus de la paroi intestinale, comme dans le cas de *C. mbila*.

L'observation d'insectes séropositifs mais non-infectieux montre que la seconde barrière intervient avant l'inoculation du virus et, là encore, une inaptitude à la pénétration jusqu'aux glandes salivaires peut être suspectée. Ces deux blocages mis en évidence chez *P. maidis* rappellent des phénomènes observés assez généralement chez les Delphacides, voire dans d'autres groupes de vecteurs.

L'importance relative des barrières, dans la population de *P. maidis* et entre différentes descendance de couples infectieux, montre que leurs rôles respectifs dans le blocage de la transmission sont différents et que leurs déterminismes génétiques semblent indépendants.

La détection par la technique ELISA des quantités de virus présentes dans les oeufs a permis de caractériser la transmission verticale : la plupart des couples infectieux ont une transmission verticale et les taux d'infection filiale sont relativement élevés.

L'importance de la transmission verticale montre que le phénotype de la capacité intrinsèque

Tableau LXI - **Taux théorique d'individus infectieux dans une population en équilibre et en présence de virus sous l'hypothèse de mécanismes monogéniques, récessif pour l'acquisition alimentaire, dominants pour la transmission à la plante et la transmission ovarienne.**

	Par transmission ovarienne	Par acquisition alimentaire	Uniquement par acquisition alimentaire
ACQUISITION DU VIRUS	<p>Taux de transmission ovarienne 75 %</p> <p>Taux d'infection filiale 60 %</p> <p>$75 \times 60 : 100 = 45 \%$ individus ayant acquis le virus par voie ovarienne</p> <p>$100 \% - 45 \% = 55 \%$ individus n'ayant pas acquis le virus par voie ovarienne</p>	<p>Taux d'acquisition alimentaire 25 %</p> <p>$45 \times 25 : 100 = 11,25 \%$ individus ayant acquis le virus par les 2 mécanismes</p> <p>$55 \times 25 : 100 = 13,75 \%$ individus ayant acquis le virus par voie alimentaire seulement</p>	Taux d'acquisition alimentaire 25 %
TOTAL INDIVIDUS VIRULIFERES DANS LA POPULATION	$45 \% + 13,5 \% = 58,75 \%$		25%
TAUX DE TRANSMISSION A LA PLANTE	75%		75%
TOTAL INDIVIDUS INFECTIEUX DANS LA POPULATION	$58,75 \times 75 : 100 = 44 \%$		$25 \times 75 : 100 = 18.25 \%$

de transmission d'une population ne rend pas toujours compte de son génotype. En effet, des insectes inactifs, de par une barrière à la pénétration dans la cavité générale, peuvent devenir virulifères (puis infectieux) par transmission verticale.

Pour rechercher le génotype de la transmission, nous avons choisi d'étudier séparément les déterminismes de chaque barrière en émettant l'hypothèse que chacun d'eux était gouverné par un système monogénique indépendant. Un modèle génétique simple a ainsi été mis en évidence. La barrière à la pénétration dans la cavité générale serait contrôlée par un gène récessif, la migration et pénétration jusqu'au site d'inoculation et la transmission ovarienne le seraient chacun par un gène dominant. Par contre, l'infection filiale ne peut être expliquée par un déterminisme génétique simple.

Les capacités intrinsèques de transmission observées pour différentes populations naturelles s'accordent parfaitement avec ce modèle génétique. Il permet d'expliquer également le constat fait par TSAI & ZITTER (1982) que la capacité intrinsèque de transmission des populations maintenues sur du maïs virosé augmente.

Des croisements entre souches génotypiquement opposées seront nécessaires pour vérifier pour chacun des caractères cette hypothèse génétique. D'autre part, des techniques, permettant de localiser les barrières à la transmission et de pour déterminer les mécanismes physiologiques agissant sur l'infection filiale, devront être utilisées pour conforter notre modèle.

Dès à présent, il est possible de sélectionner, en un nombre limité de générations, des populations de vecteurs à capacité intrinsèque de transmission élevée qui faciliteront les inoculations artificielles dans les tests de criblage variétal pour la résistance.

Tableau LXII : Capacité intrinsèque de transmission du MMV des populations de *P. maidis* de différentes origines géographiques.

Origine géographique	Nb. insectes par plant	Nb. de plants total testés	Nb. de plants virosés	Taux de transmission %	Intervalle de confiance à 0,95 %
Ligne paradis	1	90	5	6	3 - 12
Salazie	10	20	10	7	3 - 12
Mahavel	10	24	6	3	1 - 6
Grand-Coude	10	70	10	3	2 - 5

Tableau LXIII : Taux de *P. maidis* infectieux pour le MMV selon le mode d'acquisition (alimentaire ou par micro-injection) et la durée de la période de latence.

	8 jours après micro-injection		13 jours après acquisition alimentaire		22 jours après acquisition alimentaire
	1	5	1	5	5
Nombre d'insectes par plant	1	5	1	5	5
Nombre de plants virosés	12	24	0	2	8
Nombre de plants testés	40	25	40	25	25
Pourcentage de <i>P. maidis</i> infectieux	30	47	0	2	7
Intervalle de confiance à 95 %	15-47	24-75	0-9	1-6	4-14

CHAPITRE III : TRANSMISSION DU MMV PAR *P. MAIDIS*

1 - CAPACITE INTRINSEQUE DE TRANSMISSION DANS QUELQUES POPULATIONS NATURELLES DE L'ILE

Comme pour le MStpV, les taux de transmission du MMV par les populations de *P. maidis* sont très différents selon les origines géographiques. Là encore, l'importance de l'inefficacité circonstancielle peut être très variable, car les conditions expérimentales ne sont jamais identiques. Les données bibliographiques indiquent que la capacité intrinsèque de *P. maidis* aux îles Hawaïi semble beaucoup plus élevée qu'ailleurs. Le taux de transmission y est de 35 % (CARTER, 1941 ; AMMAR *et al.*, 1987) alors qu'en moyenne il est d'environ 10 %, voire 5 % dans d'autres régions.

Nous voulons donc déterminer la capacité intrinsèque de transmission des populations de *P. maidis* issues de plusieurs localités de l'île afin de vérifier l'homogénéité des effectifs dans l'île et surtout de la comparer à celle relevées dans d'autres pays. L'obtention de taux de transmission proches de ceux des populations d'Hawaïi, ou au contraire d'Afrique et d'Amérique du Sud, aura des conséquences épidémiologiques totalement distinctes, il en sera de même pour la mise au point des infestations artificielles.

1.1. Matériels et méthodes

Quatre populations de *P. maidis* ont été capturées à :

- Saint-Pierre, sur la station de Ligne-Paradis (160 m)
- Salazie (300 m)
- Mahavel (350 m)
- Grand-Coude (1000 m)

Après leur mue imaginaire, les insectes sont mis en acquisition pendant 48 h sur des plants de maïs fortement infectés par un isolat type "MMV fine" provenant de la station de Ligne-Paradis.

Ils sont ensuite déposés sur des plants de maïs sains pendant 15 jours pour passer leur période de latence. Enfin, ils sont placés individuellement sur des plantules de maïs (variété INRA 508) sous bonnettes jusqu'à l'apparition des symptômes. Un contrôle visuel de leur présence 48 h plus tard permet l'élimination des pots ne contenant plus d'insectes. Des notations trihebdomadaires sont réalisées pour suivre l'apparition des symptômes.

1.2. Resultats

La population de Saint-Pierre, première testée, a un taux de transmission de l'ordre de 6 %. Celui-ci est faible ; aussi, pour limiter le nombre de plants à tester, les populations des 3 autres localités ont-elles été testées en déposant 10 insectes par plant (tableau LXII).

Quelle que soit l'origine des *P. maidis*, les taux de transmission sont très proches de 5 %. Ils ne sont pas significativement différents (intervalle de confiance à 95 %).

2 - RECHERCHES DES DIFFERENTES BARRIERES A LA TRANSMISSION DU MMV PAR *P. MAIDIS*

Les faibles taux de transmission du MMV par les différentes populations de *P. maidis* montrent l'importance des barrières à la capacité intrinsèque de transmission. Nous basant sur les résultats obtenus pour le MSV, et surtout pour le MStpV, nous avons abordé l'étude des mécanismes biologiques en jeu. Elle s'appuie sur une détection sérologique du virus dans les insectes par la technique ELISA double sandwich directe mais aussi par l'utilisation de la technique de micro-injection de virus dans l'insecte et par des observations au microscope électronique. Ainsi, la localisation des différentes barrières et surtout leur importance relative peuvent être précisées.

Tableau LXIV : Importance de l'infection de *P. maidis* par le MMV après acquisition alimentaire ou microinjection déterminée par la technique ELISA double sandwich direct

			Répétitions (Plaques ELISA)						Moyenne	Ecart type
			1	2	3	4	5	6		
Après le début de l'acquisition alimentaire (jours)	13	Nombre de virulifères/N	5/27	1/26	5/26	13/25	4/25	0/23	18,26	18,36
		Pourcentage de virulifères	18,5	3,8	19,2	52	16	0		
		D.O(1) \bar{m}	0,019	0,008	0,030	0,097	0,134			
		E.T. (2)	0,031	-	0,033	0,164	0,201			
	22	Nombre de virulifères/N	16/51	3/15	25/51				34	14,52
		Pourcentage de virulifères	33	20	49					
D.O \bar{m}		0,303	0,457	0,220						
E.T.		0,332	0,221	0,350						
Après microinjection (jours)	8	Nombre de virulifères/N	26/27	26/27	24/26	26/27	29/29	17/18	96	2,55
		Pourcentage de virulifères	96,3	96,3	92,31	96,3	100	94,4		
		D.O \bar{m}	0,464	0,507	0,652	0,679	0,525	0,533		
		E.T.	0,263	0,244	0,235	0,235	0,231	0,251		
	17	Nombre de virulifères/N	3/3	2/2	2/3				88	20
		\bar{m} D.O E.T.	0,989 0,376	0,123	0,919					

(1) D.O = D.O. échantillon - DO du seuil de positivité

Seuil de positivité = $\bar{m} + 3$ E.T. des DO des témoins sains

D.O = Densité optique à 405 nm

(2) E.T. = écart type

2.1. Matériels et méthodes

Les *P. maidis* ont été prélevés dans l'élevage de la population de Ravine des Cabris :

. un premier lot de 500 larves en fin de stade IV ont séjourné 6 jours pour acquisition alimentaire sur des plants d'INRA 508 fortement virosés par la mosaïque de type "fine" ; puis de nouveau 6 jours sur des plants d'INRA 508 sains pour la période de latence.

. A l'apparition des premiers adultes dans l'élevage, soit trois jours plus tard, un deuxième lot de 500 jeunes adultes ont subi une micro-injection de suspension virale issue d'un échantillon de feuilles du plant d'INRA 508 fortement virosé et ayant servi à l'acquisition alimentaire. Ces adultes sont ensuite déposés sur des plants d'INRA 508 sains pour y effectuer leur période de latence.

Pour connaître le pouvoir infectieux de ces deux groupes de *P. maidis*, un premier test d'inoculation sur plants d'INRA 508 sous bonnettes a été effectué simultanément pour les deux lots, soit 13 jours après le début de la période d'acquisition alimentaire et 10 jours après la micro-injection.

Pour chaque lot, 40 plants reçoivent 1 insecte alors que 25 autres plants sont inoculés avec un groupe de cinq insectes.

Un second test est effectué 9 jours plus tard, mais seulement pour le lot de *P. maidis* déposés en acquisition alimentaire, soit 22 jours après le dépôt sur plants virosés.

La recherche des antigènes viraux chez tous ces insectes a été effectuée après deux jours d'inoculation par la technique ELISA directe en double sandwich. Chaque insecte est repéré par rapport à sa plante d'origine et testé individuellement. Les plants d'INRA 508 sont conservés sous bonnettes et la notation des symptômes est réalisée une fois par semaine. La présence du virus dans les plants virosés est confirmée par la technique ELISA indirecte simple sandwich, 18 jours après l'inoculation.

Les périodes d'acquisition alimentaire, de latence, comme celle de la conservation des plants jusqu'à l'apparition des symptômes, se sont déroulées en chambre climatique à 25°C. Quelques individus ayant subi une micro-injection ou une acquisition alimentaire ont été prélevés et préparés pour être observés en microscopie électronique à Montpellier.

2.2. Resultats

Dans un lot d'insectes piqués nous obtenons un pourcentage d'insectes infectieux quatre fois plus élevé que chez ceux qui ont acquis le virus par voie alimentaire dans des conditions identiques d'inoculation. En effet, plus de 30 à 50 % des plants présentent des symptômes alors qu'il y en a au plus 7 % dans l'autre cas (tableau LXIII).

La comparaison du taux d'insectes virulifères obtenu par la technique ELISA double sandwich direct montre une différence hautement significative entre les deux lots. Plus de 96 %, soit la quasi-totalité des insectes, contiennent du virus 8 jours après la micro-injection, tandis que moins de 15 % des *P. maidis* sont porteurs 13 jours après le début de l'acquisition alimentaire (tableau LXIV). Ce taux d'insectes virulifères augmente néanmoins avec la prolongation de la période de latence ; ainsi chez plus de 30 % des insectes, le MMV est détecté après 22 jours. En l'absence de gamme étalon de virus purifié, il est difficile de se livrer à une quelconque interprétation quantitative. Néanmoins, on observe des valeurs moyennes de densité optique beaucoup plus faibles chez les insectes 13 jours après l'acquisition alimentaire, que celles obtenues sur ces mêmes lots, mais après une latence prolongée, et surtout sur les insectes piqués.

La répartition, par classe de densité optique croissante, des insectes qui se sont révélés virulifères par ELISA est très différente selon les traitements (fig. 37). Les valeurs de D.O. pour le lot d'insectes piqués montre une répartition globalement gaussienne bien que relativement irrégulière. Par contre, pour les insectes ayant réalisé une acquisition alimentaire, une séparation beaucoup plus importante des effectifs est observée. Plus des 2/3 des insectes sont peu éloignés du seuil de positivité (classe 0-0,05 et 0,05-0,1) trois jours après acquisition ; on en observe encore environ la moitié après 22 jours, alors que, dans le reliquat, certains peuvent obtenir des valeurs très élevées de D.O. (supérieures à 1,250 par rapport au seuil de positivité). Cette distinction est intéressante car tous les plants infectés par le MMV ont supporté des lots d'insectes dans lesquels au moins un individu a obtenu par ELISA une différence de D.O. avec le seuil de positivité supérieure à 0,300.

Des observations en microscopie électronique ont permis de mettre en évidence des

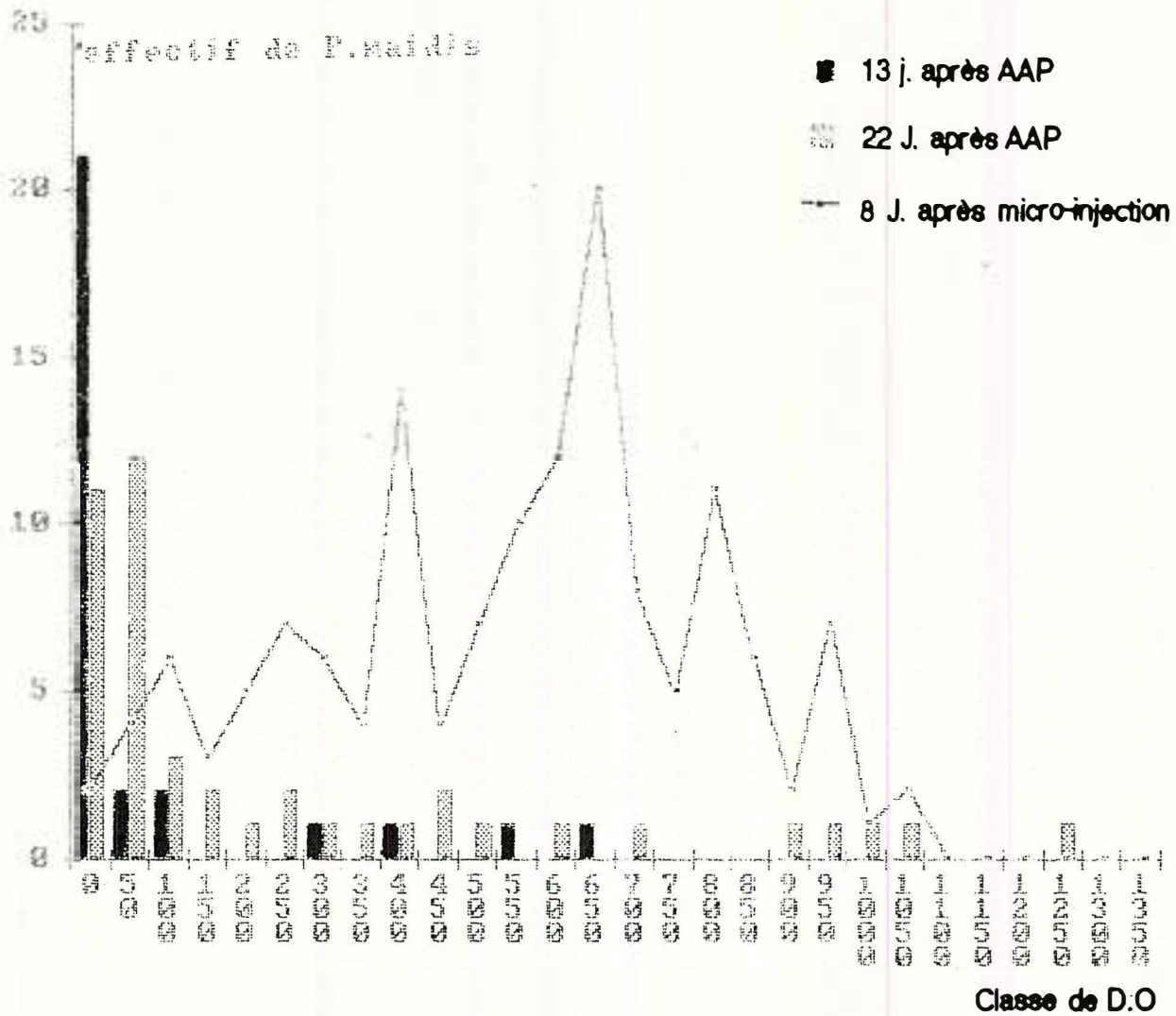


Fig. 37 : Répartition des effectifs de *P. mairis* selon leur D.O. obtenu par la technique ELISA double sandwich direct pour différentes durées de latence après acquisition alimentaire ou après micro-injection de MMV.

D.O = D.O ech - D.O du seuil de positivité.

Seuil de positivité = $\bar{x} + 3\sigma$ de 10 *P. mairis* sains per plaque.

phénomènes de multiplication de particules virales chez des insectes appartenant aux deux lots (planche VI). La présence de particules virales dans ces insectes est très faible et est localisée dans certains tissus. Elles sont observées dans trois insectes sur dix pour les insectes après acquisition alimentaire et dans cinq sur six pour les insectes piqués.

2.3. Discussion

L'augmentation des taux d'insectes virulifères et infectieux chez les lots de *P. maidis* piqués comparativement à ceux qui ont été simplement déposés en acquisition alimentaire, révèle l'importance de la barrière à la pénétration du MMV chez *P. maidis*. En effet, par micro-injection, le virus est directement placé dans la cavité générale alors qu'au cours de l'acquisition alimentaire, il doit traverser la paroi intestinale.

La quasi-totalité des insectes sont virulifères huit jours après la micro-injection. Les valeurs de D.O. obtenues sont proches de celles de la suspension virale injectée. Ceci montre l'importance de la multiplication dans l'insecte, vu le rapport (au moins supérieur à 1000) des volumes analysés (0,02 ml) et injectés (0,2 µl au maximum). Par contre seulement 30 % des insectes sont virulifères après acquisition alimentaire. Cette différence, soit près de 60 %, si elle devrait être déterminée génétiquement comme dans le cas de *C. mbila*, pourrait être le fait d'un gène récessif permettant le mécanisme de la pénétration active du virus à travers la paroi intestinale. La comparaison des taux d'insectes virulifères et d'insectes d'infectieux permet de mettre en évidence l'existence d'un deuxième blocage à la transmission. Celui-ci correspond à la barrière à la migration et à la pénétration jusqu'aux sites d'inoculation.

Nos premiers résultats montrent que son importance est variable selon le lot considéré ; ainsi, environ 40 % des insectes virulifères après injection, et seulement 20 % des virulifères après acquisition alimentaire, transmettent à la plante (tableau LXV). Néanmoins, en tenant compte qu'a priori seuls les insectes avec (valeurs de D.O. supérieures à 0,1) des concentrations virales suffisamment élevées, sont susceptibles de transmettre alors dans les deux cas, un blocage d'environ 60 % est observé. Le déterminisme génétique pour cette 2^e barrière à la capacité intrinsèque de transmission devra également être étudiée. La présence, dans moins de la moitié des insectes, après acquisition alimentaire, d'une multiplication du MMV faible et limitée à certains tissus est également confirmée par les observations en microscopie électronique.

Ce blocage de la multiplication, très rare dans le cas des insectes piqués, pourrait être dû à plusieurs causes d'inefficacité circonstancielle. L'action combinée d'autres procaryotes et de la température peuvent ainsi réduire la multiplication du MMV. En effet, un virus de 24 nm de diamètre a été observé en concentration élevée dans l'intestin et pourrait affecter le passage du MMV par les villosités de la paroi intestinale. Pour comprendre la différence entre insectes piqués et en acquisition alimentaire, une pénétration très faible de particules expliquerait le retard de multiplication et la nécessité d'une durée de la période de latence élevée, comme le montre la différence entre les lots testés 13 jours et 22 jours après le dépôt sur plants virosés.

Une migration difficile jusqu'aux tissus plus favorables à la multiplication virale est une hypothèse qui peut également être avancée

3 - CONCLUSION

La capacité intrinsèque de transmission du MMV des populations de *P. maidis* de La Réunion est faible, de l'ordre de 5 %. Elle est très homogène au sein de l'île et comparable à celle observée à Maurice (AUTREY, 1980), en Afrique de l'Est (KULKARNI, 1973) ou en Amérique du Sud (HEROLD, 1965). Ce très faible taux d'insectes infectieux explique en grande partie la faible incidence de la Mosaïque à La Réunion, malgré des densités de population de *P. maidis* relativement élevées.

Nos observations en microscopie électronique et les détections sérologiques dans les insectes par la technique ELISA confirment l'importance de la multiplication qui ne semble pas être la barrière la plus grande pour la transmission.

En effet, deux barrières conséquentes ont été identifiées: l'une empêchant la pénétration du virus dans la cavité générale de l'insecte vraisemblablement au niveau de la paroi intestinale, l'autre avant l'inoculation, peut-être en gênant l'entrée de l'agent infectieux dans les glandes salivaires.

La comparaison de nos résultats avec ceux obtenus sur le biotype de Floride montre que le

Tableau LXV : Comparaison des taux d'insectes virulifères et infectieux après acquisition alimentaire ou micro-injection de MMV dans les populations de *P. maidis* dans différentes origines géographiques

Origine des populations	<i>P. maidis</i>	Après acquisition alimentaire	Après micro-injection	B ₁ (%)
Hawaï et Floride (FALK & TSAI, 1985)	Virulifères (%)	50	100	50
	Infectieux (%)	40	85	
	B ₂ (%)	20	25	
Venezuela (LASTRA & ACOSTA, 1975)	Virulifères (%)			
	Infectieux (%)	13	46	
Réunion	Virulifères (%)	35	96	60
	Infectieux (%)	7	39	
	B ₂ (%)	80	60	

B₁ = Barrière à la pénétration dans la cavité générale de l'insecte

B₂ = Barrière à la migration et à la pénétration jusqu'aux sites d'inoculation

Tableau LXVI : Importance des barrières à la transmission en fonction du génotype présumé de la capacité intrinsèque de transmission du MMV des populations de *P. maidis* selon leur origine géographique.

	Barrières à la transmission		
	Pénétration dans la cavité générale	Migration et pénétration jusqu'aux sites d'inoculation	Capacité intrinsèque de transmission
Floride et Hawaï	0,50	0,75	0,375
Réunion, Afrique et Amérique du Sud	0,50	0,25	0,125

niveau de blocage pour chaque barrière peut être différent (tableau LXV). Aussi les différences de capacité intrinsèque de transmission entre les 2 biotypes peuvent-elles être imputées à l'efficacité de la barrière à la migration jusqu'aux zones d'inoculation.

D'autre part, un déterminisme génétique récessif ou dominant pourrait expliquer la différence entre les 2 biotypes (tableau LXVI). Les taux d'insectes infectieux encore plus faibles observés dans le 2^e cas sont également dus à une mauvaise multiplication du virus. Plusieurs causes d'inefficacité circonstancielle peuvent en être responsables comme la température (AMMAR *et al.*, 1987) ou d'autres procaryotes interférant avec le MMV au niveau cellulaire (HEROLD & MUNZ, 1967 ; AMMAR *et al.*, 1987). Ces différentes raisons pourraient encore réduire fortement les taux de transmission de certaines populations comme celles de La Réunion (près de 50 %) ou du Vénézuéla (HEROLD & MUNZ, 1967).

VI CONCLUSION

L'étude des trois complexes infectieux a été abordé successivement dans l'optique d'approfondir les connaissances sur la transmission essentiellement pour obtenir un outil permettant le criblage variétal.

La capacité intrinsèque de transmission est l'expression de la spécificité des relations entre le vecteur et son agent infectieux. Pour déterminer sa valeur de manière reproductible les facteurs d'inefficacité circonstancielle ont dû être recherchés.

Intervenant au cours du processus infectieux, ceux-ci sont beaucoup plus importants pour *P. maidis* que pour *C. mbila*. En effet, le cycle de transmission du MSV très court (24 h) comparativement à celui du MStpV (15 j) et surtout celui du MMV (plus de 20 j) explique en grande partie les différences. La nécessité d'une période d'inoculation relativement courte (24 h) et la persistance du pouvoir infectieux jusqu'à quelques jours avant la mort permet tout de même pour *P. maidis* d'établir des conditions expérimentales rendant possible l'expression presque totale de la capacité intrinsèque de transmission des populations.

Les révélations d'une capacité intrinsèque de transmission très faible pour MStpV et surtout le MMV dans les populations de *P. maidis* permettent difficilement l'élaboration de criblages variétaux sous infestations artificielles.

Les différences d'efficacité de transmission selon les complexes infectieux nous ont amené à rechercher les différentes barrières à la transmission.

Le classement des modes de transmission prend en compte la multiplication. Son absence semble établie dans le cas du MSV pour *C. mbila* bien que cette confirmation soit impossible dans l'absolu. L'efficacité de ce vecteur demeure dans sa capacité à accumuler rapidement le virus et par contre à le transmettre à de faibles concentrations.

Le MStpV et le MMV sont eux transmis selon le mode circulant multipliant. La multiplication peut être réalisée dès l'incubation des oeufs par le MStpV et ne paraît pas perturber le développement de l'insecte.

Tous les individus des populations de *P. maidis* semblent apte à multiplier le MMV comme le MStpV, aussi la multiplication n'apparaît pas être une barrière à la transmission au sein de l'espèce. Par contre, elle peut être le facteur de la spécificité au niveau de l'espèce de la transmission de ces deux virus pour lesquels *P. maidis* est le seul vecteur connu.

L'existence d'insectes actifs et inactifs dans les populations met en évidence des différences intraspécifiques. Les barrières à la transmission sont responsables de cette spécificité encore plus restreinte.

Notre étude a permis de révéler leur existence et leur part relative dans la population mais leur localisation et leur mode d'action restent à préciser.

Le blocage de la pénétration du virus au niveau de la paroi intestinale déterminé par STOREY (1932) pour *C. mbila* a été confirmé pour *P. maidis* pour le MStpV et surtout pour le MMV. La complexité de la paroi de l'intestin moyen chez ce Delphacide (AMMAR, 1985) montre quel peut être le site d'une relation complexe de reconnaissance de l'agent infectieux par son vecteur. Le nombre élevé d'insectes virulifères mais non infectieux prouve l'existence fréquente d'une 2^e barrière au virus dans l'insecte. Celle-ci est suspectée au niveau de la paroi des glandes salivaires.

L'existence d'une transmission verticale du MStpV a permis de caractériser un 3^e blocage à la transmission. Par analogie avec les travaux réalisés sur les moustiques (LEAKE, 1984), l'existence de barrières physiques provoquées par des membranes du germinarium des ovarioles ou de

l'épithélium folliculaire pourraient être autant de causes de non transmission ovarienne.

Ainsi, dans différents organes de l'insecte, certaines membranes cellulaires agiraient soit comme des barrières soit de lieu d'échanges par stimulation de phénomènes physiologiques actifs faisant vraisemblablement intervenir les protéines membranaires.

L'existence d'un déterminisme génétique de ces mécanismes a été recherchée. La génétique des Auchenorrhynches est mal connue, néanmoins toutes les espèces étudiées sont diploïdes (certaines présentant quelques femelles parthénogénétiques triploïdes) et la plupart ont 30 chromosomes (DEN BIENMAN, 1988).

Après avoir confirmé le génotype de la transmission par *C. mbila* pour le MSV, l'originalité de notre démarche a été de rechercher séparément un déterminisme génétique simple pour chaque barrière. Le génotype de la transmission du MStpV paraît ainsi déterminé par un gène récessif et deux gènes dominants. Celui du MMV serait différent.

Si ces résultats étaient confirmés, plusieurs perspectives peuvent être envisagées.

Dans l'immédiat, la sélection de populations de vecteurs à capacité de transmission élevée sera possible et permettra la mise en place d'un important programme de transfert de la résistance aux viroses chez le maïs. A beaucoup plus long terme, la reconnaissance d'insectes génotypiquement actifs permet d'envisager la mise au point de méthodes de lutte uniquement dirigées contre les vecteurs.

Au vu de l'importance du contrôle génétique de la transmission, et de fortes variations géographiques des taux d'insectes infectieux, la variabilité des génotypes de *P. maidis* pour la transmission est présumée.

Dans l'affirmative, les explications de ces différences favoriseraient la compréhension de la co-évolution des complexes infectieux.

Cette détermination des génotypes de la transmission améliorera également la connaissance de l'épidémiologie des maladies transmises par vecteurs.

QUATRIEME PARTIE :

EPIDEMIOLOGIE DES VIROSES

ET ETUDE DE LA RESISTANCE VARIETALE

L'étude des phénomènes épidémiologiques est un domaine très vaste. Pour chaque virose, elle devrait faire l'objet d'un travail approfondi. Aussi, cette étude a-t-elle été volontairement limitée à l'observation des processus épidémiologiques afin d'acquérir les connaissances nécessaires à la caractérisation de la résistance variétale.

Dans le contexte local, particulièrement favorable aux maladies virales, nous nous sommes attaché à déterminer l'importance relative de chaque virose et leurs variations saisonnières. Au cours des trois années d'observation, on a comparé le comportement d'une variété sensible avec celui du composite local résistant afin de connaître l'expression de la résistance aux trois maladies en conditions naturelles. L'acquisition simultanée de données sur la biologie des vecteurs, sur la dynamique de leurs populations et sur les caractéristiques de la transmission des trois virus a facilité la compréhension de l'épidémiologie de ces maladies.

Pour la conception des infestations artificielles et une approche des déterminismes génétiques respectifs de la résistance aux viroses, des données complémentaires pour chaque complexe ont du néanmoins être recherchées.

La variabilité du MSV a été étudiée tant du point de vue sérologique qu'en ce qui concerne le pouvoir pathogène afin d'en déterminer les conséquences épidémiologiques et stratégiques pour la création des variétés résistantes. En plus de la résistance au MStpV et au MMV, le comportement du vecteur *P. maidis* a été étudié plus spécifiquement car des niveaux d'acceptation distincts selon les variétés de maïs ont été découverts.

Si, globalement, les travaux sur la résistance aux 3 viroses ont été abordés dans la même optique, ils ont été menés de façon plus ou moins approfondie selon le niveau des connaissances déjà acquises et l'importance relative de chaque virus.

Tout d'abord pour la Striure, l'importance des travaux déjà réalisés mais aussi leurs résultats divergents ont nécessité l'étude comparative des différentes variétés résistantes. Puis après avoir confirmé la qualité de notre dispositif de criblage comme celle de notre matériel variétal, une politique de création variétale a été choisie.

Pour le Stripe, le travail est beaucoup plus exploratoire. En effet, la résistance à cette maladie n'a jamais été mise en évidence.

A la suite des premières observations faites à la Réunion (ETIENNE & RAT, 1973) l'hypothèse de son existence dans le matériel local doit être vérifiée. Son déterminisme génétique doit ensuite être recherché.

Enfin, pour le MMV, l'absence d'infestations artificielles opérationnelles a limité toute étude de la résistance. Néanmoins, les données en conditions naturelles associées aux résultats de BREWBAKER & AQUILIZAN (1965) permettent d'envisager les expérimentations futures et surtout d'intégrer cette résistance au MMV dans le schéma général de transfert pour une résistance multiple aux viroses à sries.

CHAPITRE I : EPIDEMIOLOGIE COMPAREE DES VIROSES A LA REUNION

La difficulté relative de reconnaître la symptomatologie de chaque virose du maïs, liée à l'absence de méthode simple d'identification, rend souvent leur évaluation respective délicate. Les infections multiples ont été observées depuis 1973 à la Réunion (ETIENNE & RAT, 1973) mais c'est seulement en 1986 que les trois principales viroses sur maïs ont pu être différenciées sur la base de déterminations sérologiques (DELPUECH, 1986). Mais cet auteur n'a pas pu néanmoins déterminer la part relative de chaque maladie : son étude a, en effet, été réalisée sur une période trop courte et l'incidence des viroses au cours de celle-ci a été trop faible (DELPUECH, 1985).

La culture exclusive, par les agriculteurs, d'écotypes locaux présentant des degrés divers de résistance aux viroses ne permet pas d'évaluer l'importance de la maladie par des enquêtes en milieu paysan. Aussi des semis réguliers de matériel sensible en station ont-ils été réalisés. Le travail en station a été préféré car il facilite la mise en place d'un protocole d'étude plus complexe qui permet l'étude comparative de l'épidémiologie et de la dynamique des populations de vecteurs.

L'absence de matériel sensible à une seule virose nous oblige, d'autre part, à relativiser nos résultats. Il faut tenir compte des masquages par la symptomatologie dominante lors des surinfections, ce qui conduit à une sous-estimation de l'incidence des autres viroses. Néanmoins, l'importance relative de chacune d'elle peut être recherchée. Les semis hebdomadaires permettent également de suivre avec précision les variations saisonnières. Enfin, le travail sur trois ans rend possible l'ébauche de comparaisons annuelles en fonction des facteurs climatiques.

1 - MATERIELS ET METHODES

Le dispositif expérimental a déjà été décrit (1^é partie, chap. IV, 1.2). L'évaluation de l'importance des maladies virales est essentiellement faite sur les parcelles de la variété INRA 508. Une notation symptomatologique des différentes viroses est réalisée 25 et 50 jours après semis. La première notation permet de déterminer les attaques précoces. Elle sert en outre à recenser les plants attaqués qui dépérissent et sur lesquels la détermination virale serait impossible à 50 jours.

La dernière notation est faite au 50^e jour car à cette date les infections importantes peuvent s'exprimer. En effet, les apparitions de symptômes plus tardifs n'affectent plus le rendement final de la culture. En outre, les symptômes s'expriment sur les feuilles en croissance où la plante a alors quasiment terminé son développement végétatif.

Dans le cas de surinfection, la symptomatologie dominante est prise en compte pour pouvoir exprimer les résultats en pourcentage. Dans les cas de symptômes douteux, une vérification par test sérologique est effectuée.

Les semis hebdomadaires ont été réalisés de juillet 1985 à juin 1988. Les résultats sont présentés en pourcentage relatif de chaque maladie. Les pourcentages calculés permettent de visualiser le taux global d'infection virale selon la période. Ces données sont présentées en courbes d'incidence. Vu leur fréquence élevée, nous les avons présentés en courbes plutôt qu'en histogrammes, bien qu'il s'agisse de mesures ponctuelles.

Les dates d'infection ne pouvant être déterminées précisément, les dates de semis, plutôt que celles des notations, ont été portées en abscisse car elles permettent de préciser les périodes de semis à risques et de faciliter, à l'avenir, un choix raisonné des dates de plantation selon les variétés.

2 - RESULTATS

Les observations épidémiologiques réalisées à Ligne-Paradis comme à Petite-France montrent que les trois viroses sont présentes sur les deux sites. Leur importance et leurs variations annuelles sont par contre très différentes.

Dans les Hauts, à Petite-France, les taux d'infection, toutes maladies confondues, sont beaucoup plus faibles qu'en zone côtière à Ligne-Paradis. Les taux de plants virosés dans les parcelles d'INRA 508 ne sont supérieurs à 10 % que sur la moitié des semis mensuels en 1985 et 1986 (fig. 39). Ils atteignent au maximum 35 % dans les parcelles semées de mars 1986 alors que les semis de janvier et novembre 1986 n'ont produit aucun plant virosé.

A Ligne-Paradis, les taux d'infection virale sont beaucoup plus élevés, le taux d'infection moyen, toutes viroses confondues, varie de 56 % en 1985-1986 à 76 % en 1986-1987. Les notations hebdomadaires sur trois saisons complètes de culture permettent une appréciation beaucoup plus précise de l'épidémiologie des viroses à stries (fig. 38).

Quelle que soit la date de semis, les plants virosés sont dénombrés dans les parcelles d'INRA 508. Leur pourcentage reste en dessous de 20 % dans un seul cas chaque année, sur des parcelles semées en septembre 1985, septembre 1986 et juillet 1987.

Des parcelles présentant plus de 80 % de plants virosés après 50 jours sont observées par contre très fréquemment.

Les taux de plants virosés peuvent varier considérablement dans parcelles semées à deux dates successives. Mais ces variations sont plus faibles que celles observées dans des parcelles dont les dates de semis sont plus espacées dans le temps. Ainsi des pourcentages de plants virosés supérieurs à 80 % sont obtenus sans interruption sur la totalité des parcelles semées de fin novembre 1985 à fin février 1986, et de fin octobre 1986 à fin avril 1987.

Les saisons de forte pression virale ont été plus longues en 1986-1987 et 1987-1988 qu'en 1985-1986. Des taux d'infection plus élevés (76 % en moyenne) sont également observés au cours de ces deux premières saisons, surtout en 1987-1988. En effet, l'ensemble des plants des parcelles d'INRA 508 sont virosés sur l'une des parcelles semées en 1986-1987 et sur douze parcelles semées en 1987-1988. Cette intensité plus forte en 1987-1988 est également confirmée par les observations sur le composite résistant IRAT 297, le taux moyen de plants virosés passant d'environ 20 % en 1985-1986 et 1986-1987 à 37 % en 1987-1988. Les taux maximums de plants présentant des symptômes viraux sont de plus de 90 % en 1987-1988, de 80 % en 1986-1987, et seulement de 60 % en 1985-1986. D'autre part, on observe sur le semis du composite IRAT 297 plus de 20 % de plants virosés pendant trois mois en 1985-1986 (du 13/12 au 14/03), quatre mois en 1986-1987 (12/12-17/04) et six mois en 1987-1988 (du 13/11 au 13/05). Ces variations d'intensité des infections virales sont dues à la combinaison des trois maladies pour lesquelles les taux respectifs de plants atteints sont très différents et variables selon les dates de semis et les sites d'essais (fig. 40).

2.1. La Striure

Sur les trois années d'observations, on recense 45 % de plants atteints en moyenne dans les semis d'INRA 508. La Striure est donc la maladie la plus importante à Ligne-Paradis. Sur certains semis, la totalité des plants sont infectés par le MSV. Les taux d'infection très élevés sont observés chaque année sur toute une série de semis mettant en évidence une période à hauts risques de Striure. Au cours de cette période, le taux d'infection est relativement stable et se situe entre 90 et 100 % de plants virosés. L'épidémie de Striure est maximale aux mêmes dates lors des trois saisons de culture. Néanmoins sa durée est variable :

- de décembre à février en 1985-1986
- d'octobre à mars en 1986-1987
- de novembre à mai en 1987-1988

Lors de la 2ème et de la 3ème année de culture, l'épidémie apparaît plus précocement et se termine plus tardivement. Sa durée, qui ne dépasse pas trois mois en 1985-1986, dure plus de six mois. L'année 1987-1988 se caractérise également par une intensité plus élevée (tableau LXVII). Les variations de taux d'infection sont très marquées en début comme en fin de période. Le pourcentage de plants virosés passe de 20 % à 80 % entre deux parcelles semées à une semaine d'intervalle (les 16 et 23 octobre 1987), de même il baisse très rapidement de 80 % à 20 % par exemple entre les 14 et 28 février 1986.

L'existence d'une très forte épidémie se remarque d'autant plus, que durant le reste de la saison de culture, l'incidence de la Striure peut être assez faible. Sur certaines parcelles, elle est même absente : aucun plant ne présente de symptômes sur celles semées le 1/08/86 ou le 17/07/87.

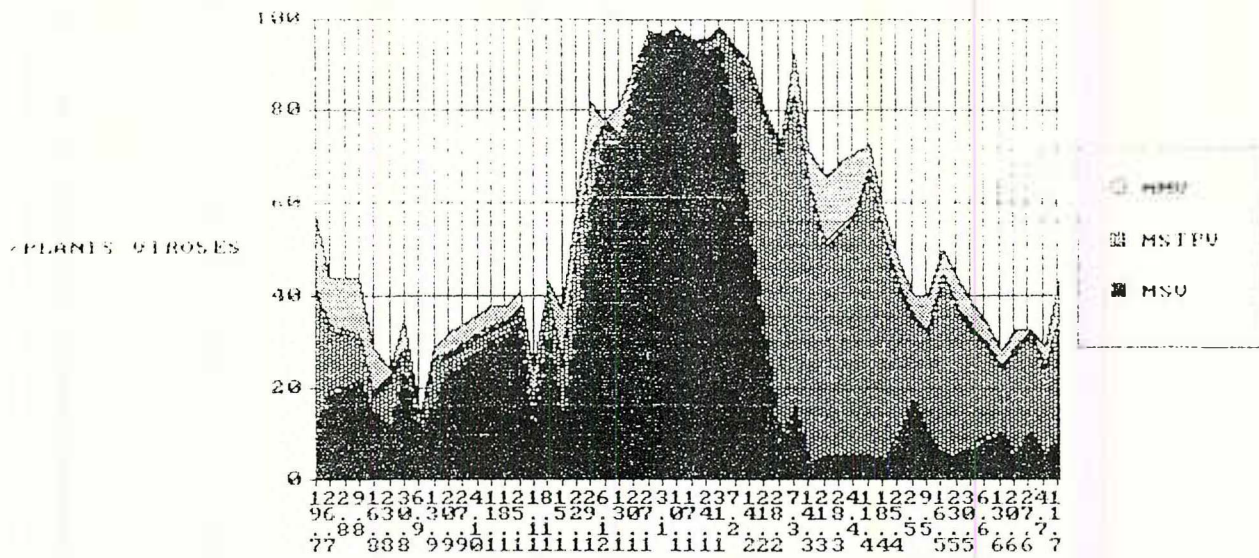


Fig. 38 a : Semis de juillet 1985 à juillet 1986.

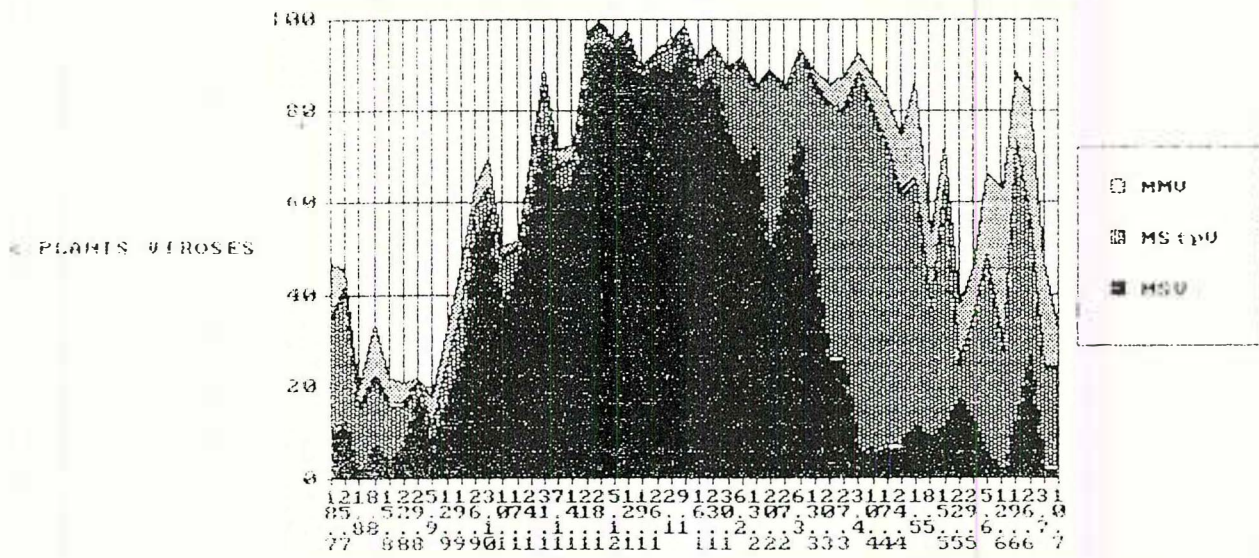


Fig. 38 b : Semis de juillet 1986 à juillet 1987.

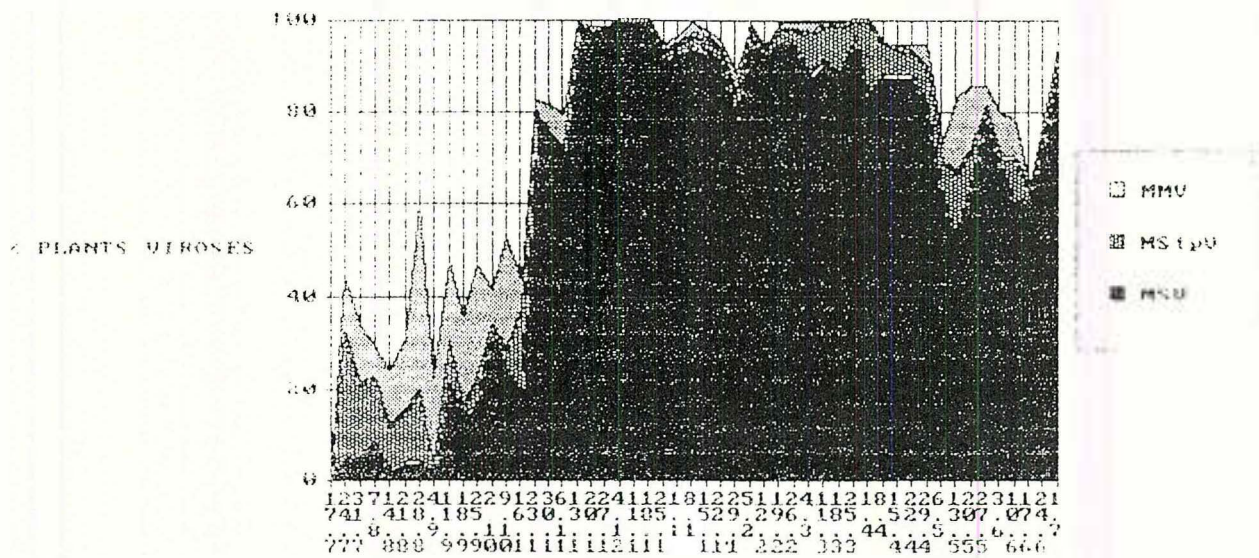


Fig. 38 c : Semis de juillet 1987 à juillet 1988.

Fig. 38 : Importance relative de la Striure (MSV), du Stripe (MStpV) et de la Mosaïque (MMV) sur des semis hebdomadaires d'INRA 508 de juillet 1985 à juillet 1988 en zone littorale (Ligne Paradis).

Les observations effectuées sur le composite IRAT 297 confirment celles réalisées sur INRA 508 (fig. 39). Le taux d'infestation du MSV est au maximum de 60 % en 1985-1986, 70 % en 1986-1987 et 90 % en 1987-1988. L'effet de la résistance, en limitant les taux d'infection, permet de préciser la période d'incidence maximale de la Striure. Ainsi, en 1985-1986 comme en 1986-1987, l'épidémie est la plus forte sur les parcelles semées au mois de janvier alors qu'en 1987-1988, un taux très élevé d'infection est aussi observé sur les parcelles semées au mois de janvier, mais le maximum est noté sur celles semées en mars.

Par contre, en zone d'altitude à Petite-France, la présence de plants infectés par le MSV est très rare. Sur l'ensemble des parcelles semées mensuellement pendant plus d'un an, seuls quatre plants ont présenté des symptômes de Striure dans celles semées en novembre 1985 et en mai 1986 (fig. 39).

2.2. Le Stripe

Après la Striure, le Stripe est, par sa fréquence et le niveau de ses taux d'infection sur les parcelles d'INRA 508 (16 % en moyenne sur les trois années de culture), la seconde maladie par ordre d'importance en zone côtière à Ligne Paradis (tableau LXVII). Jusqu'à près de 80 % des plants d'INRA 508 présentent des symptômes de Stripe 50 jours après des semis de fin avril en 1987 et plus de 60 % dans des parcelles semées fin février 1986.

Les taux de plants virosés par le Stripe peuvent être assez variables selon les dates de semis. Néanmoins sur les parcelles d'INRA 508, on peut distinguer trois périodes d'intensité d'infection différentes en 1985-1986 comme en 1986-1987.

Les parcelles semées de la mi-février à début mai présentent les taux d'infection les plus élevés. Ceux-ci sont constamment supérieurs à 50 % des plants infectés 50 jours après semis.

Dans les parcelles semées à partir du mois de mai et jusqu'à début août, les taux d'infections baissent. Ils varient alors de 40 % à 20 % de plants virosés par le MStpV. Les infections par le MStpV sont mises en évidence en permanence dans les parcelles d'INRA 508, la plus faible incidence du MStpV étant observée dans les parcelles semées à la mi-août et jusqu'au mois de novembre. Ensuite, le niveau très élevé des épidémies de Striure rend difficile l'interprétation des résultats pour le MStpV sur la variété INRA 508.

En effet, à la fin des épidémies de Striure, lorsque le nombre de plants atteints par le MSV baisse très rapidement entre deux parcelles successivement semées, le nombre total de plants virosés reste, lui, relativement constant. Ainsi, la proportion décroissante du taux de Striure fait place à l'accroissement de celui du Stripe. Ce phénomène est observé lors des trois saisons de culture et montre l'existence d'un masquage très important de symptômes de Stripe par ceux de la Striure. La présence de plants atteints de Stripe, même lorsque plus de 90 % des plants présentent des symptômes de Striure, révèle l'existence d'un potentiel d'infection très élevé du MStpV durant l'été austral. L'absence d'épidémie de Stripe notée sur les parcelles d'INRA 508 en 1988 s'explique aussi par l'allongement de la durée de l'épidémie de Striure. Aussi l'observation des parcelles d'INRA 508 met-elle bien en évidence les taux très élevés d'infection par le MStpV, mais le chevauchement avec l'épidémie de Striure rend impossible la détermination du maximum d'infection. Les notations symptomatologiques du MStpV sur IRAT 297 apportent à ce niveau des informations complémentaires. Les parcelles semées de mi-février à mi-mars en 1986, comme en 1987, présentent les taux d'infection les plus élevés. Ils mettent en évidence le léger décalage entre les maximums des deux épidémies virales.

Les infections par le MStpV sur les parcelles d'IRAT 297 sont observées essentiellement de début novembre à fin mai en 1986, ou fin juin en 1987 (fig. 39). Les infections dans quatre parcelles de la variété IRAT 297 dès le mois de novembre prouve bien un masquage des infections de MStpV par celles du MSV du mois de novembre au mois de février sur la variété INRA 508.

A Petite-France, le Stripe est la maladie virale la plus importante sur INRA 508. Sur huit des dix semis mensuels, la proportion de plants atteints par le Stripe est la plus élevée (fig. 39). Près de 30 % des plants d'INRA 508 sont infectés par le MStpV dans les parcelles semées en mai 1986.

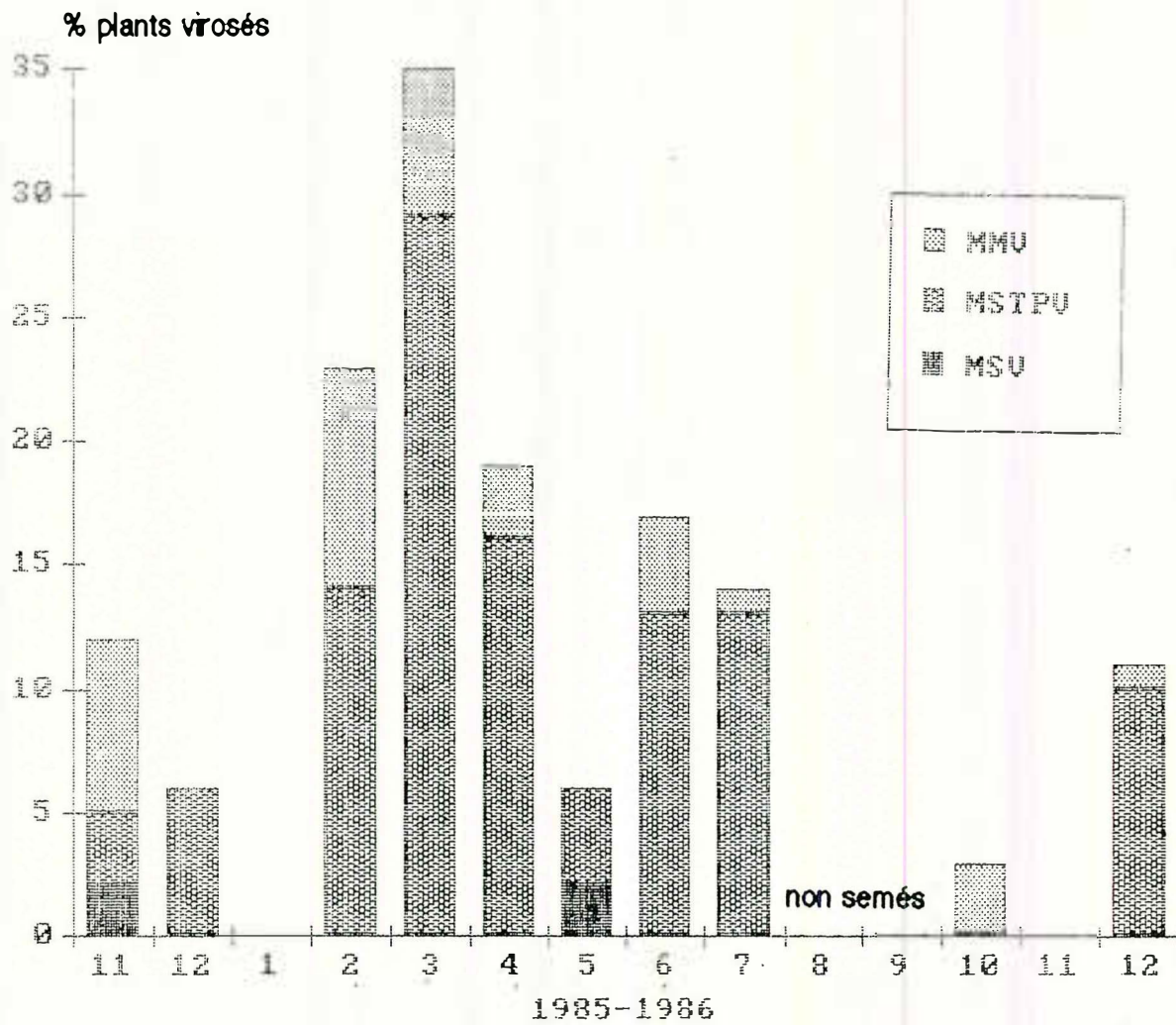


Fig. 39 : Importance relative de la Striure (MSV), du Stripe (MStpV) et de la Mosaïque (MMV) sur des semis mensuels d'INRA 508 de novembre 1985 à décembre 1986 en zone d'altitude (Petite-France).

2.3. La Mosaïque

A Ligne-Paradis, quelles que soient les années de culture, les taux de plants présentant des symptômes de Mosaïque sont bien plus faibles que ceux des plants infectés par les deux autres maladies virales. Ils se situent entre 6 et 7 % en moyenne dans les parcelles d'INRA 508 (tableau LXVII). Ces taux de plants infectés par le MMV sont relativement variables selon les dates de semis. Ils peuvent varier de 0 à 42 %, mais sans incidence de la saison. Néanmoins, les taux d'infection plus élevés s'observent dans les parcelles semées de la mi-mars à la mi-octobre. Les plus grands pourcentages de plants présentant des symptômes de Mosaïque ont été relevés dans les parcelles semées en août 1985, en mars 1986 et de juin à octobre 1987.

Par contre, dans les parcelles semées d'IRAT 297, les taux d'infection supérieurs à 10 % ne sont observés que dans les parcelles semées en mai 1987.

A Petite-France, la Mosaïque est observée sur 7 des 12 parcelles semées mensuellement. Aucun plant infecté n'est recensé sur les parcelles semées en janvier, mai et novembre. Le taux maximal d'infection est d'environ 10 % sur la parcelle d'INRA 508 semée en février 1985.

3 - DISCUSSION

Les semis mensuels, voire hebdomadaires, d'un hybride tempéré sensible aux viroses d'origine tropicale du maïs mettent en évidence toute l'importance de trois d'entre elles à la Réunion. La culture d'une variété sensible ne peut être envisagée dans cette île, tout particulièrement à basse altitude.

En effet, la précocité et l'importance des attaques virales à basse altitude provoquent des pertes sur la variété sensible INRA 508 allant jusqu'à 100 % des plants morts avant floraison.

En moyenne, sur les trois années de cultures à Ligne-Paradis, les parcelles d'INRA 508 ont eu des taux d'infestation voisins de 70 %.

La présence des viroses est constante et très courante dans les champs de toutes les régions de l'île. L'importance de ces épidémies virales est rarement mise aussi bien en évidence en milieu paysan, sauf lors d'essais de culture de maïs doux ou pour la production de semences hybrides faisant intervenir une lignée parentale d'origine tempérée. Ceci s'explique par le semis exclusif, par les agriculteurs réunionnais, d'écotypes locaux. Ces derniers présentent tous, à des degrés divers, des résistances aux viroses à stries. Ainsi, IRAT 297, qui regroupe les meilleurs d'entre eux, n'a eu dans le même site d'essai au cours de ces trois années que 25 % en moyenne de plants infectés. De plus, comme la plupart des plants n'expriment que des symptômes discrets, une observation moins rigoureuse de ceux-ci entraîne une sous-estimation de l'importance des infestations. La culture permanente de maïs sensible sur le même site et la taille réduite des parcelles d'essai ont sans doute favorisé dans une certaine mesure les contaminations. Toutefois, le comportement du composite IRAT 297 par rapport à des écotypes observés dans l'île, et l'apparition d'importantes fluctuations saisonnières, montre la validité relative du dispositif et sa bonne correspondance avec les conditions naturelles générales de l'île.

DELPUECH (1985), en semant des parcelles d'INRA 508 dix fois plus grandes, mais beaucoup moins fréquemment, à Ligne-Paradis, avait également obtenu plus de 60 % de plants atteints en mai 1984.

Ces taux d'infection élevés ne sont tout de même pas constants et des variations importantes ont été mises en évidence chaque année selon les dates et les sites. Ainsi, de 20 % à 100 % des plants peuvent être atteints à basse altitude et seulement de 0 % à 35 % en moyenne altitude à Petite-France. Les risques d'épidémies virales sont donc beaucoup plus faibles en altitude.

Un seul cycle annuel est possible dans les Hauts de la Réunion et le choix des dates de semis est très limité par la longueur des cycles des variétés vulgarisées et le régime pluviométrique. Notre essai montre que les infections virales sont les plus fortes dans les parcelles semées de février à juillet. Pour pouvoir réaliser un cycle de culture dans de bonnes conditions, les semis sont généralement groupés au début de la saison des pluies, à partir de novembre. Ceci permet d'éviter les risques les plus élevés d'infections virales, toute culture semée trop tardivement risquant d'être fortement pénalisée.

Tableau LXVII : Pourcentages de plants de maïs virosés par le MSV, le MStpV et le MMV sur les semis des variétés INRA 508 et IRAT 297 de juillet 1985 à juillet 1988

Variété	INRA 508			IRAT 297		
	MSV	MStpV	MMV	MSV	MStpV	MMV
Année						
1985-1986 :						
. Moyenne	30,29	19,86	6,04	12,33	3,29	1,96
. Médiane	17	14	5	8	1	1
. Ecart-type	30,94	19,41	4,39	15,44	4,92	2,12
. Intervalle mini-maxi	3-97	0-68	0-17	0-59	0-18	0-10
1986-1987 :						
. Moyenne	40,27	22,29	7,17	12,06	4,79	3,44
. Médiane	26	14	5	9	3	2
. Ecart-type	33,88	21,17	7,65	13,04	5,35	3,52
. Intervalle mini-maxi	0-95	2-83	0-35	0-73	0-25	0-16
1987-1988 :						
. Moyenne	64,37	5,96	6,88	31,37	1,69	2,29
. Médiane	79	4	3	30	1	2
. Ecart-type	35,31	5,80	8,49	28,70	1,71	2,35
. Intervalle mini-maxi	0-100	0-28	0-42	0-93	0-7	0-10

A basse altitude, les variations sont encore plus importantes, mais le niveau d'infection élevé tout au long de l'année ne permet pas d'envisager une méthode culturale de lutte par non coïncidence temporelle des stades sensibles du maïs avec les épidémies virales. Si les épidémies virales sont les plus importantes durant l'été austral, elles sont encore considérables pendant les périodes plus fraîches. A la lumière des résultats sur trois années à Ligne-Paradis, les parcelles semées de juillet à septembre sont globalement les plus saines, le taux de plants atteints ne dépassant généralement pas 40 %.

Cette période de durée réduite correspond à l'hiver austral. L'absence de précipitations, les températures relativement fraîches surtout en altitude ne rendent les semis possibles qu'en zone côtière, et même uniquement dans le périmètre irrigué de la région sous le vent.

L'intérêt de telles modifications culturales est donc très relatif car les risques restent encore importants ; cela s'adresse à des zones limitées où la monoculture de la canne à sucre est pratiquée.

Au moment de la mise en place de cet essai, la non disponibilité de matériel résistant à chacune des maladies virales ne nous a pas permis d'analyser séparément l'épidémiologie de celles-ci. Néanmoins, leur importance relative a pu être évaluée. Les variations saisonnières globales sont moyennement importantes mais elles représentent la somme des variations respectives de chaque virose qui sont, elles, beaucoup plus élevées. Des séquences pathologiques sont aussi observées et l'identification des facteurs qui les initient peut être réalisée.

Avec plus de 40 % de plants atteints sur l'ensemble des parcelles d'INRA 508, la Striure est la maladie dominante à basse altitude. Elle sévit jusqu'à infester tous les plants des parcelles 50 jours après leur semis, voire parfois 25 jours après leur semis. Ceci provoque la mort des plants avant floraison. Ces épidémies correspondent donc à celles observées en 1983-1984 en Afrique où les dégâts furent considérables. Le caractère épidémique de la Striure s'avère en outre très fréquent à la Réunion. Les trois épidémies annuelles successives le démontrent ; elles sont également très longues et des parcelles semées de façon échelonnée sur six mois peuvent être totalement infectées.

L'ampleur des épidémies en conditions naturelles montre que les conditions d'établissement de cette maladie sont très favorables à la Réunion tant au niveau des populations de vecteurs que des sources d'inoculum ou des souches virales elles-mêmes. Ceci confirme l'intérêt de développer un programme de création de variétés résistantes pour les besoins de l'île et de baser le programme de transfert de cette résistance dans le matériel sensible africain cultivé à la Réunion.

Les taux très élevés d'infection du maïs par la Striure, tant à la Réunion qu'en Afrique, justifient que la résistance à cette virose soit l'objectif prioritaire d'un programme de sélection visant à l'obtention d'une multirésistance du maïs aux viroses à stries. Un niveau très élevé de résistance à cette virose sera donc recherché.

Au cours de l'année, les fluctuations au niveau épidémique de la maladie sont principalement liées au comportement de *C. mbila*, vecteur principal du MSV à la Réunion.

La comparaison des taux de plants infectés par la Striure et les courbes d'intensité des populations de *C. mbila* montrent une excellente similitude entre leurs variations saisonnières respectives.

Ainsi, des taux d'infection des parcelles d'INRA 508 supérieurs à 50 % de plants atteints par le MSV, 50 jours après semis, coïncident avec les périodes durant lesquelles les intensités de populations sont supérieures à une *C. mbila* adulte capturée pour 3 plants de maïs, 25 jours après semis. ROSE (1971) a montré qu'au Zimbabwe ce seuil provoque un changement du mode de développement de l'épidémie : au-dessous de celui-ci, l'épidémie suit une progression arithmétique alors qu'au dessus elle est exponentielle. Ce changement explique les variations très brusques des taux d'infection par le maïs streak virus à une ou deux semaines d'intervalle.

Ces observations se vérifient trois années de suite à Ligne-Paradis. En 1985-1986, la présence de fortes populations de *C. mbila* n'a duré qu'environ trois mois. L'épidémie de Striure est également forte sur une période équivalente. Par contre, lors des années 1986-1987 et 1987-1988, les densités élevées de *C. mbila* sont observées pendant une période beaucoup plus longue, comme les épidémies de Striure sur les semis d'INRA 508.

Une corrélation étroite, pour chaque date, entre le nombre de *C. mbila* capturées 25 jours après semis et le taux de plants atteints de Striure 50 jours après semis, n'est pas toujours observée. Outre le fait que le piégeage ne donne qu'une idée relative du niveau des populations à un instant donné, cela

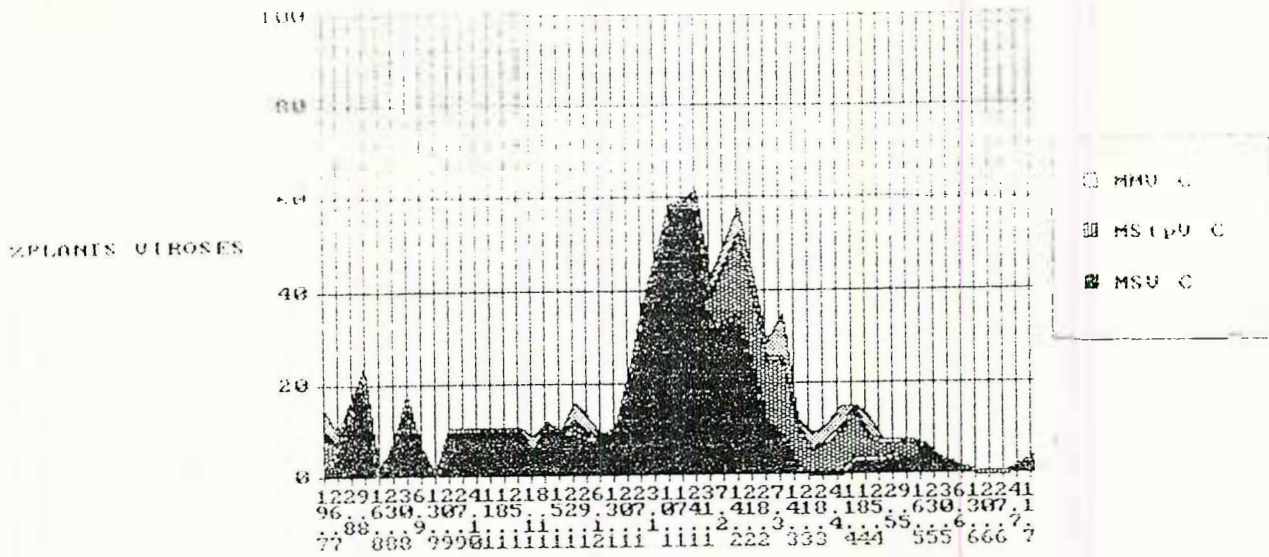


Fig. 40 a : Semis de juillet 1985 à juillet 1986.

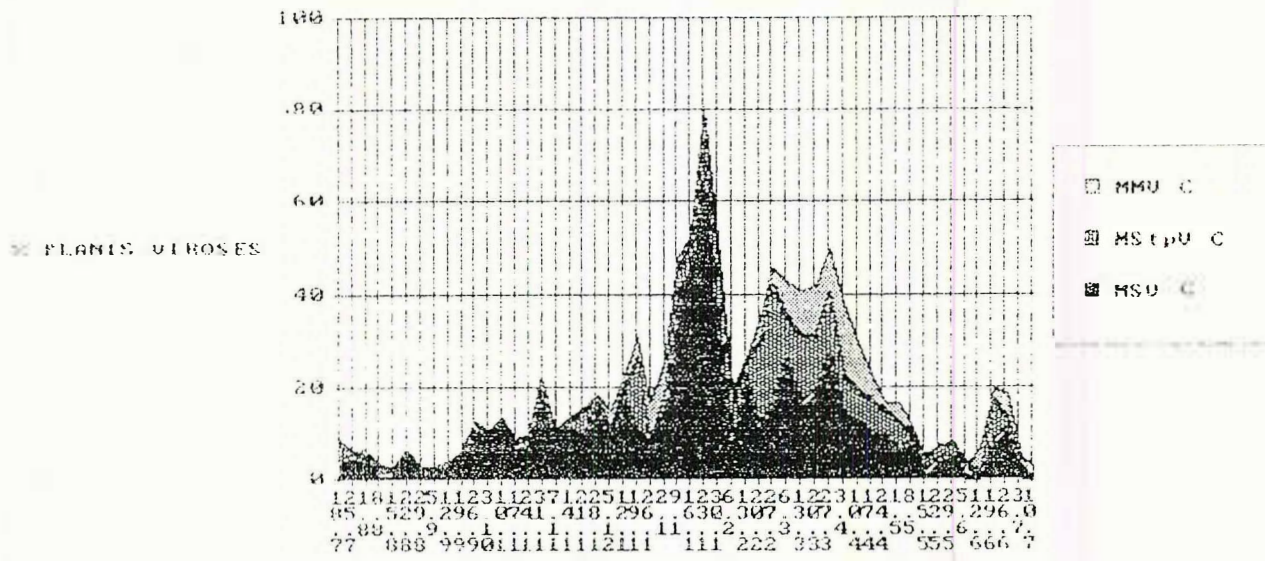


Fig. 40 b : Semis de juillet 1986 à juillet 1987.

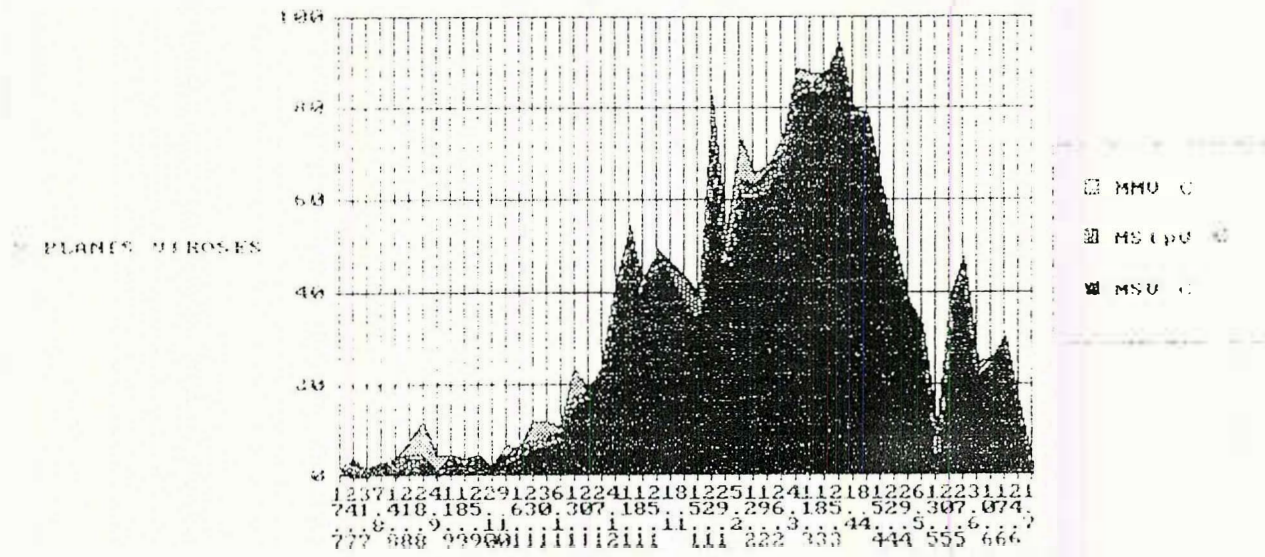


Fig. 40 c : Semis de juillet 1987 à juillet 1988.

Fig. 40 : Importance relative de la Striure (MSV), du Stripe (MStpV) et de la Mosaïque (MMV) sur des semis mensuels d'IRAT 297 de juillet 1985 à juillet 1986 en zone littorale (Ligne Paradis).

s'explique aussi par l'intervention d'autres facteurs et particulièrement par le niveau de pression virale dont le taux d'insectes infectieux est un peu le reflet.

Au début des vols migratoires de *C. mbila* en septembre, les niveaux de maladie sont inférieurs à 50 % et les densités de population supérieures à 0,3 *C. mbila* par plant, alors qu'en fin d'épidémie de Striure, vers le mois de mars, les niveaux de populations ont déjà chuté alors que les taux de plants atteints se maintiennent au-dessus de 80 %. Ce décalage s'explique par l'importance des sources d'inoculum. ROSE (1973) montre qu'une faible proportion d'immigrants sont virulifères. Aussi, malgré leur nombre, les *C. mbila* ne peuvent-elles rapidement déclencher une très forte épidémie de Striure. En revanche, en fin d'épidémie, l'existence de champs présentant de fortes proportions de plants de maïs atteints par la Striure assure une excellente source d'acquisition pour les insectes qui, même en densité relativement faible, assurent une forte infection des jeunes plants de maïs.

Notre dispositif maintenant la culture rapprochée de matériel sensible, accentue donc l'intensité des épidémies au cours de cette période.

Si le taux d'insectes actifs est relativement stable (cf. **3^e partie**) dans les populations naturelles de *C. mbila*, le taux d'insectes infectieux peut être extrêmement variable. Aucune *C. mbila* capturée dans des pâturages de zones humides et testée avant acquisition n'a transmis la Striure. Ce qui confirme la rareté des sources d'inoculum dans ces zones. En revanche, le test des insectes capturés dans les parcelles de maïs pendant l'épidémie révèle qu'une forte proportion de ceux-ci sont infectieux. Ainsi, sur 100 *C. mbila* capturées à Ligne-Paradis, fin janvier 1988, dans les parcelles d'INRA 508 et d'IRAT 297, on obtient respectivement 36 % et 6 % d'insectes infectieux, sans mise en acquisition.

Cette différence montre l'importance des infections secondaires dans les parcelles où une partie de la population de *C. mbila* se sédentarise. ROSE (1973) a d'ailleurs bien mis en évidence la répartition agrégative des plants virosés en présence de fortes densités de *C. mbila*. L'observation des taux de plants virosés sur le composite résistant IRAT 297 permet de mieux situer les dates de semis pour lesquelles la culture est la plus exposée aux risques d'épidémies. Les parcelles d'IRAT 297 où l'on a recensé plus de 50 % de plants virosés sont d'ailleurs celles qui ont été semées 25 jours avant que ne pullule *C. mbila* (avec en moyenne plus de deux cicadelles par plant), essentiellement en janvier 1985 et de janvier à mars 1988.

Cette maladie si grave en zone côtière est par contre quasi inexistante dans les Hauts de la Réunion. Quelques plants seulement ont présenté des symptômes de Striure à Petite-France après plus d'un an de suivi. Ce résultat est en accord avec les observations des essais internationaux menés depuis quatre ans dans cette zone par l'IRAT (com. pers. MARCHAND & GUINET).

Les densités de vecteurs sont beaucoup plus faibles sur ce site ; néanmoins elles n'expliquent pas à elles seules l'absence de Striure ; en effet, environ une *C. mbila* pour deux plants est capturée sur le semis d'INRA 508 ou d'IRAT 297 d'avril à juin 1986. Ce niveau de population est largement suffisant pour provoquer une infection élevée, la capacité intrinsèque de transmission des populations de *C. mbila* étant également d'environ 50 %. La flore de ce biotope est totalement différente de celle de Ligne-Paradis : les Poacées hôtes de la Striure sont beaucoup plus rares, voire absentes, pour la plupart des espèces. D'importantes populations de *C. mbila* sont recensées par exemple sur le Kykuyu, principale espèce pastorale cultivée, qui est résistant à la Striure.

L'effet combiné de la rareté des plantes réservoirs, du faible niveau d'infestation par *C. mbila* et surtout de la courte durée de la période de pullulation de ce vecteur rend impossible l'établissement d'épidémies. La Striure n'est donc pas dommageable dans cette zone écologique de l'île, contrairement à certaines zones tropicales d'altitude d'Afrique centrale (ZEIGLER, 1985) ou Australe (STOREY, 1925).

Après la Striure, le Stripe est donc la maladie la plus fréquente à Ligne-Paradis. Elle atteint en moyenne 16 % des plants des parcelles d'INRA 508 sur les trois années de culture. Certains semis sont totalement détruits par cette virose. En effet, on note des taux d'infection proches de 80 % et ces plants, atteints généralement précocement, ne fleurissent pas, voire meurent rapidement.

De tels taux d'infection n'ont jamais été observés ailleurs, mais de très fortes épidémies ont été signalées dans plusieurs pays de la zone tropicale. Ainsi FALK & TSAI (1985) observent plus de 30 % de plants infectés en Floride durant l'été et GREBER (1981) jusqu'à 50 % dans les champs de maïs doux en Australie. Nos résultats paraissent donc comparables à certaines situations en zone tropicale ; ils

sont également en accord avec les observations préliminaires de DELPUECH (1985) qui mentionne jusqu'à 40 % de plants atteints dans la même station de Ligne-Paradis sur une parcelle semée en mai 1984.

Les taux d'infection par le Stripe présentent des variations importantes selon les dates de semis. Celles-ci sont moins élevées que dans le cas de la Striure car les taux maximums sont plus faibles et les taux minimums plus élevés, quelles que soient les dates de semis.

L'évaluation de l'importance de cette maladie s'avère difficile car les symptômes de Stripe lors des surinfections par la Striure sont souvent masqués. Si le MSV et le MStpV sont inoculés à la plante simultanément, aucun des symptômes de Striure ou de Stripe ne se développe préférentiellement. En revanche, l'infection précoce par l'un ou l'autre des virus entraîne alors uniquement l'expression des symptômes de la maladie correspondante (KULKARNI, 1973).

Les résultats obtenus à Ligne-Paradis sur les deux variétés et lors des trois années de culture montrent que les symptômes de Striure sont dominants lorsque des surinfections sont soupçonnées.

En effet, de par l'existence d'une résistance à la Striure vraisemblablement non liée à celle du Stripe chez IRAT 297, des taux d'infection élevés sont mis en évidence alors qu'aux mêmes dates de semis sur INRA 508 seuls des symptômes de Striure sont observés. De même, en 1985-1986 et en 1986-1987, les taux d'infection les plus élevés sont mis en évidence en début mars. En revanche, en 1987-1988, 10 % à peine de plants montrent des symptômes de Stripe alors que plus de 80 % présentent ceux de la Striure. L'inoculation du MSV précède donc celle du MStpV. Les *C. mbila* infectieuses arrivent peut-être plus tôt que les *P. maidis* sur les parcelles de maïs. Mais c'est surtout la durée beaucoup plus courte du cycle de transmission du MSV chez *C. mbila* (2 jours) que celle du MStpV chez *P. maidis* (15 jours), associé à la plus grande mobilité du vecteur, qui permet des infections secondaires beaucoup plus rapides de la parcelle, même avec des populations plus faibles. Ainsi, en éliminant les surinfections, la culture de variétés résistantes à la Striure pourrait donner toute la mesure de l'importance du Stripe durant l'été austral à basse altitude.

En altitude, le Stripe est la maladie virale la plus importante : des niveaux élevés d'infection sont observés, même dans des parcelles au début de la saison des pluies qui est la seule période de semis dans cette région.

Le Stripe présent toute l'année à basse altitude comme en altitude, avec des taux d'infection pouvant être très élevés, nécessite la création de variétés résistantes pour la Réunion. Bien que signalée dans de nombreuses régions tropicales, cette maladie ne semble poser des problèmes graves que localement. Néanmoins, comme LASTRA & CARBALLO (1983) qui évoquent sa prédominance récente au Vénézuéla, sa gravité pourrait être reconnue plus largement. L'obtention très récente des méthodes de diagnostic, en facilitant son évaluation, risque d'ailleurs d'entraîner rapidement le constat d'une augmentation des dégâts dus à cette maladie, à un niveau plus proche de la réalité.

Aussi, en l'absence de sources de résistance connues, la résistance d'IRAT 297 doit être caractérisée et incluse dans les programmes de la création variétale pour la Réunion, mais également pour les autres zones à risques.

La détermination de ces régions ne pourra se faire que grâce à une bonne connaissance épidémiologique de cette maladie. Dans les parcelles semées à Ligne-Paradis, la comparaison de la dynamique des populations de *P. maidis* avec les taux d'infection par le MStpV apportent quelques données épidémiologiques. Comme pour le MSV, une bonne correspondance est observée entre les niveaux de populations des vecteurs 25 jours après semis, et les pourcentages de plants atteints 50 jours après semis.

La présence du Stripe est observée sur les parcelles d'IRAT 297 en 1985-1986 et surtout en 1986-1987 lorsque les densités de populations sont supérieures à un insecte par plant, 25 jours après semis, c'est-à-dire pour les semis de novembre à juin. Sur cette même variété, les taux d'infection maximums correspondent tout à fait aux densités de populations les plus élevées sur les semis de fin février à début mars en 1986, comme en 1987. Elles atteignent alors quatre à cinq insectes par plant et l'on observe jusqu'à plus de 20 % de plants virosés par le MStpV chez le composite IRAT 297.

Sur la variété INRA 508, le masquage des infections de MStpV par la Striure provoque un léger décalage entre le taux d'infection et les niveaux de populations les plus élevés. Néanmoins, la période épidémique la plus forte (plus de 50 % de plants atteints par le MStpV) correspond à des infestations importantes, supérieures à un *P. maidis* adulte par plant, 25 jours après semis. Elle est observée dans les parcelles semées de début février à mi-avril en 1986, et de la mi-mars à la fin mai en 1987. Le retard en 1987, comme l'absence d'épidémie en 1988, est dû principalement au prolongement de

l'épidémie de Stripe. Par contre, le prolongement de l'épidémie de Stripe en avril 1987 pourrait être la conséquence du maintien d'une forte densité de vecteurs.

Comparativement aux épidémies de Stripe, celles de Stripe nécessitent des populations d'insectes vecteurs beaucoup plus élevées. Cela peut s'expliquer par le comportement de *P. maidis* qui est beaucoup plus sédentaire que celui de *C. mbila*, par un cycle viral beaucoup plus long mais surtout par une capacité intrinsèque de transmission de *P. maidis* pour le MStpV (20 %) beaucoup plus faible que celle de *C. mbila* pour le MSV (60 %) à la Réunion.

L'accroissement des taux d'infection par le MStpV est donc très tributaire de l'augmentation des populations de vecteurs pour provoquer une infection totale des parcelles d'INRA 508.

L'importance des sources d'inoculum est beaucoup plus difficile à évaluer pour le Stripe. Lors des épidémies de Stripe, on observe des différences, entre leur début et leur fin, dans le nombre de vecteurs nécessaire pour obtenir le même taux d'infection, ceci étant dû au pourcentage d'insectes infectieux. Pour le Stripe, de telles différences ne sont pas mises en évidence, sauf si les parcelles semées de juin à août sont beaucoup plus infectées que celles de septembre à novembre, alors que les populations de *P. maidis* sont relativement identiques.

En conditions naturelles, *P. maidis* a été observé uniquement sur *Rottboellia exaltata* et sur maïs, donc sur des plantes sensibles au Stripe. Par le niveau élevé d'acquisition ovarienne du virus, de nombreux insectes peuvent être virulifères sans s'alimenter sur des plants infectés. L'importance de ce phénomène implique des variations des taux d'insectes infectieux relativement stables tant dans le temps que dans l'espace.

Le Stripe provoque des infections relativement élevées d'avril à juin à Ligne-Paradis sur des parcelles de la variété INRA 508 ; c'est également la maladie virale dominante en altitude comme à Petite-France particulièrement sur les semis de février à avril. Ces infections sont provoquées par l'existence de populations de *P. maidis* intrinsèquement infectieuses et relativement nombreuses, vu leur optimum thermique plus bas que pour *C. mbila*. Ces différentes observations montrent que les risques d'épidémies de Stripe sont à craindre dans les zones où peuvent s'établir des populations élevées de *P. maidis*.

Par sa gamme étroite de plantes hôtes, des niveaux élevés de populations de *Peregrinus* ne peuvent être obtenus que dans les régions à fortes concentrations maïsicoles où le maïs est cultivé soit en continu soit en rotation avec le sorgho. Néanmoins, des épidémies graves, même avec des niveaux de populations faibles, peuvent être notées dans des régions, comme la Floride où des biotypes de *P. maidis* à capacité intrinsèque de transmission élevée ont été mis en évidence.

En dernier lieu, la Mosaïque est la maladie virale la moins fréquente à basse altitude à Ligne-Paradis. Sur les trois années de culture, moins de 7 % des plants d'INRA 508 et moins de 3 % des plants d'IRAT 297 sont atteints par le MMV. Des symptômes de Mosaïque sont observés en permanence, sans période épidémique marquée ; néanmoins, quelques parcelles supportent des attaques relativement élevées, avec 30 à 40 % de plants virosés.

En altitude, à Petite-France, la Mosaïque est également presque omniprésente, quelle que soit la date de semis, avec une incidence toujours très faible et inférieure à 5 %.

Contrairement à ce que l'on observe pour les deux autres maladies virales, l'importance du MMV sur maïs à la Réunion est très faible et comparable à ce que l'on observe dans de nombreuses régions d'Afrique (FAUQUET & THOUVENEL, 1980) ou d'Amérique (HEROLD, 1972).

La situation à la Réunion se distingue donc de celle que l'on observe à Hawaii et dans certaines régions du Mexique, du Vénézuéla ou même de Maurice où des taux d'infection supérieurs à 60 % sont observés. *A priori*, le MMV, par sa faible incidence, sera étudié en dernier lieu dans le programme de création variétale. Néanmoins, les conditions spécifiques expliquant ces différences doivent être analysées pour mieux appréhender les risques encourus à la Réunion, comme dans l'ensemble de la zone tropicale. Tout d'abord, les différences avec la situation observée à l'archipel d'Hawaii semblent essentiellement dues à la capacité intrinsèque de transmission des *P. maidis*. En effet, pour le biotype d'Hawaii elle est de 35 % (CARTER, 1941 ; AMMAR *et al.*, 1987) alors que celle des populations de la Réunion est d'environ 5 %. Ainsi, avec des niveaux de populations et de plantes réservoirs équivalents, les taux d'infection peuvent être beaucoup plus élevés.

A l'île Maurice, située dans la même région géographique à moins de 200 km de la Réunion, si les infections de MMV sont légèrement supérieures, la capacité intrinsèque de transmission des

populations de *P. maidis* (AUTREY, 1980) est similaire à celle de la Réunion. Les plantes sources sont par contre plus nombreuses : *Sorghum verticilliflorum* est généralement très virosé par le MMV et supporte de fortes populations de *P. maidis* alors que l'écotype de la Réunion n'a jamais montré de symptômes ou hébergé de jeunes colonies de *P. maidis*. Cette plante forme notamment de véritables peuplements dans l'est de l'île Maurice et peut être un réservoir d'inoculum important. Néanmoins, d'autres causes peuvent être avancées.

AUTREY (1983) met en évidence des taux d'infection élevés de Mosaïque alors que l'importance relative du MSV est faible. Même infecté en second lieu par le MSV, le maïs présentera des symptômes de Striure qui masquent ceux de la Mosaïque (KULKARNI, 1973 ; AUTREY, 1980). De ce fait, si, à l'île Maurice, les infections maximales sont observées en fin de saison chaude, celles-ci ne peuvent s'exprimer totalement à la Réunion durant cette même période vu l'importance des épidémies de Striure, voire de Stripe qui, également, peuvent réduire l'expression des symptômes de la Mosaïque (KULKARNI, 1973 ; AMMAR *et al.*, 1987). Toutefois, on retrouve à Ligne-Paradis sur les trois années de culture des variations assez proches des premières observations réalisées à Maurice (AUTREY, 1983). Ces variations restent relativement faibles car toutes les conditions favorables aux épidémies de Mosaïque ne sont jamais réunies. En effet, à la fin de l'été austral, les populations de vecteurs sont à leur niveau maximal. Les taux d'infection par le MMV pourraient être assez élevés, comme le montre le pourcentage (16 %) de plants atteints sur une parcelle d'IRAT 297 en fin mars 1987. Mais la température élevée peut provoquer un blocage de l'expression des symptômes ou de la transmission par *P. maidis* (AMMAR *et al.*, 1987) et les surinfections par le MSV et le MStpV sont trop élevées.

Par contre, durant l'hiver austral, la température relativement basse et l'absence de taux d'infection élevés par les deux autres viroses favorisent l'apparition de la Mosaïque. Mais les populations de *P. maidis* sont alors faibles et de fortes épidémies ne peuvent donc pas se développer.

Les taux d'infection par le MMV les plus forts obtenus sur les parcelles semées de début juin à fin octobre 1987 s'expliquent par un meilleur compromis entre les deux situations. Ils sont la conséquence de températures hivernales suffisamment élevées pour le maintien de populations importantes de vecteurs.

Ainsi, l'analyse de l'épidémiologie du MMV démontre que notre dispositif expérimental sous estime l'incidence de cette virose, vu les surinfections avec les deux autres viroses. Des infections plus importantes peuvent apparaître dès lors que des variétés résistantes au MSV et au MStpV seront vulgarisées. Un effort de recherche pour la résistance à ce virus doit aussi être engagé, bien qu'il soit moins urgent. D'autre part, l'apparition de biotype de type "Hawaïien" n'est pas à exclure et aggraverait l'incidence de cette maladie en zone tropicale.

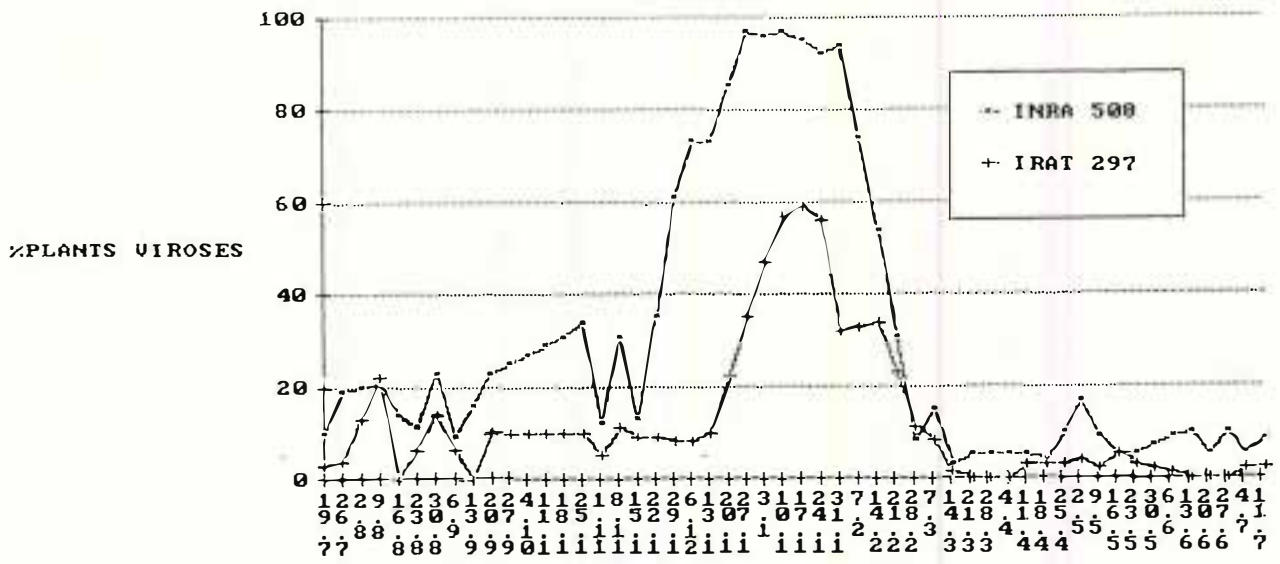


Fig. 41 a : Semis de juillet 1985 à juillet 1986

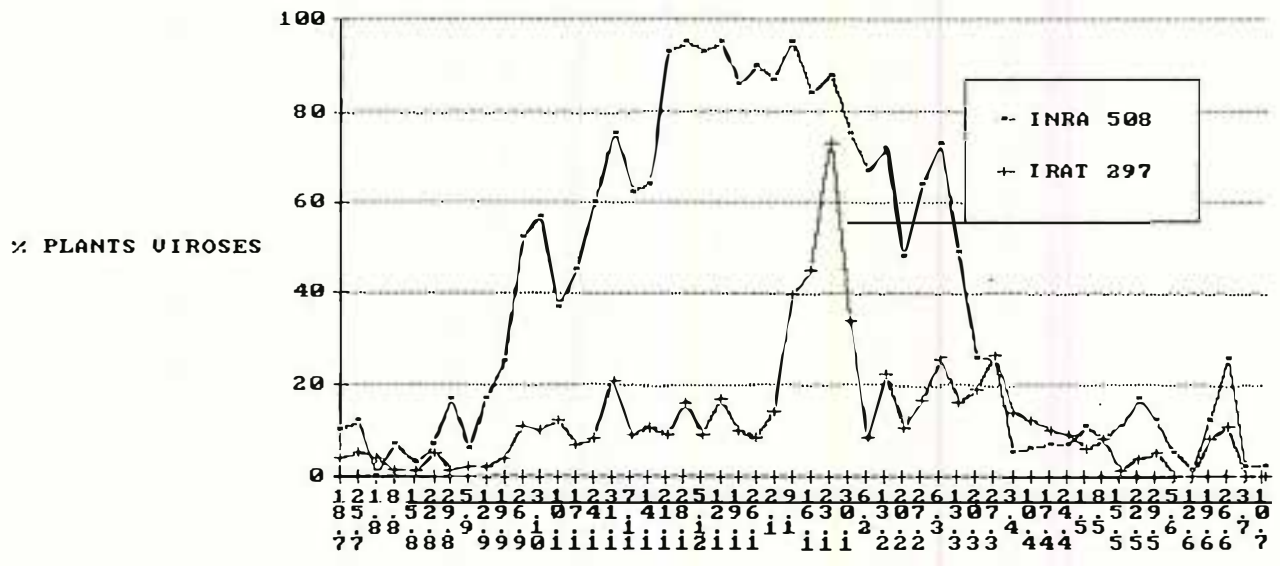


Fig. 41 b : Semis de juillet 1986 à juillet 1987

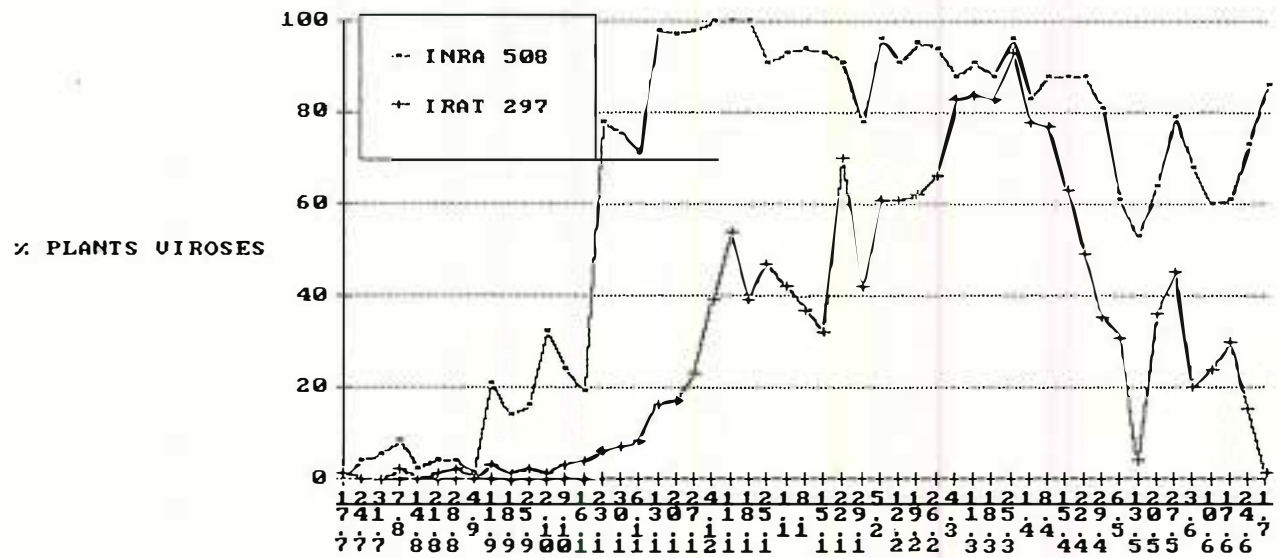


Fig. 41 c : Semis de juillet 1987 à juillet 1988

Fig. 41 : Comparaison des pourcentages de plants d'INRA 508 et d'IRAT 297 présentant des symptômes de Striure sur des semis hebdomadaires de juillet 1985 à juillet 1988 en zone littorale (Ligne Paradis).

CHAPITRE II : RESISTANCE A LA STRIURE

1 - EVALUATION DE LA RESISTANCE AU MAIZE STREAK VIRUS CHEZ IRAT 297 EN CONDITIONS NATURELLES A LIGNE-PARADIS

La variété Révolution est reconnue à travers le monde comme la meilleure source de résistance à la Striure (LECONTE, 1974 ; BOCK, 1976 ; SOTO *et al.*, 1982 ; DAMSTEEGT, 1983). Sa base génétique semble assez large vu les divergences exprimées à propos du déterminisme chromosomique de la résistance. Pour améliorer celle-ci à l'ensemble des viroses à stries présentes dans les Mascareignes, une nouvelle prospection d'écotypes a permis la création du composite IRAT 297. Le choix des écotypes ainsi que les sélections au niveau des brassages ont été effectués sans distinguer les différentes maladies virales.

Il est donc nécessaire de connaître le niveau de résistance à la Striure, exprimé par le composite, en conditions naturelles ; cette première évaluation permettra ensuite de juger de son aptitude comme donneur de résistance dans le programme de transfert, et de proposer les différentes étapes indispensables avant cette utilisation.

1.1. Matériels et méthodes

L'étude de la résistance d'un composite au MSV s'appuie sur un dispositif de semis hebdomadaires de parcelles d'INRA 508 et d'IRAT 297 réalisés sur trois années de culture, (juillet 1985 à juillet 1988).

La résistance au champ d'IRAT 297 est évaluée par comparaison avec celle de l'hybride sensible.

La notation symptomatologique ne tenant pas compte de l'intensité des symptômes, toute résistance limitant le développement des symptômes, mais ne l'empêchant pas, ne sera pas prise en compte.

1.2. Résultats

En moyenne, sur les trois années de semis hebdomadaires à Ligne-Paradis, les taux d'infection dans les parcelles d'IRAT 297 sont beaucoup plus faibles que dans celles d'INRA 508. On observe deux fois moins de plants virosés chez IRAT 297 en 1987-1988, et jusqu'à quatre fois moins en 1986-1987 (tableau LXVII).

Sur les parcelles semées durant la période d'épidémie de MSV, les différences s'accroissent entre le composite IRAT 297 et l'hybride INRA 508 (fig. 41) : l'hybride présente, en effet, 60 % de plants virosés de plus dans les parcelles semées en décembre 1985 et 80 % dans celles semées en décembre 1986 et novembre 1987. Grâce à l'analyse globale regroupant les analyses de variance faites séparément sur chaque bande de semis, on peut mettre en évidence les pourcentages de plants virosés qui montrent une différence hautement significative ($P < 0,007$) entre les deux variétés, avec 70 % d'infection sur INRA 508 et seulement 20 % sur IRAT 297. Les courbes d'incidence virale en fonction des dates de semis montrent que le phénomène épidémique s'exprime plus tardivement sur IRAT 297 alors que les niveaux d'infestation par *C. mbila* sont comparables (fig. 23).

Bien que moins élevés sur d'INRA 508 et mis en évidence seulement sur quelques parcelles, des taux d'infection importants sont observés sur IRAT 297. Ainsi, plus de 60 % des plants d'IRAT 297 présentent des symptômes dans les parcelles semées en janvier 1986, 70 % dans celles semées en janvier 1987 et plus de 90 % dans celles semées en mars 1988.

D'autre part, en 1985-1986 comme en 1986-1987, on observe sur les parcelles semées en saison fraîche (août) et dans celles semées en fin de saison chaude (février à avril) plus de plants avec des symptômes de Striure chez le composite que chez l'hybride.

Tableau LXVIII : Poacées naturellement infectées par le MSV
à l'île de la Réunion

SOUS-FAMILLES		
CHLORIDOIDEAE	PANICOIDEAE	ANDROPOGONOIDEAE
* Eragrostidaeae . <i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn. . <i>Eleusine sp.</i> * Chlorideae . <i>Chloris gayana</i> Kunth	* Paniceae . <i>Brachiaria plantagina</i> . <i>Brachiaria ramosa</i> . <i>Cenchrus echinatus</i> L. . <i>Digitaria biformis</i> . <i>Digitaria sp.</i> . <i>Setaria barbata</i> (Lamk) Kunth	* Andropogoneae . <i>Rottboellia exaltata</i> L.F. . <i>Saccharum officinarum</i> L. (hybride) * Maydeae . <i>Coix lacryma jobi</i> . <i>Zea mays</i> L.

Tableau LXIX : Gamme d'hôtes de six isolats réunionnais de MSV
obtenue par transmission biologique

Origine des isolats	ISOLATS															
	Maïs INRA 508		Canne à sucre R 574		<i>Brachiaria plantagina</i>		<i>Brachiaria ramosa</i>		<i>Cenchrus echinatus</i>		<i>Coix lacryma jobi</i> (Réunion)		<i>Coix lacryma jobi</i> (Maurice)		<i>Digitaria biformis</i>	
	PV	PT	PV	PT	PV	PT	PV	PT	PV	PT	PV	PT	PV	PT	PV	PT
Maïs INRA 508 (St 39)	9	10	0	6	8	8	0	8	8	9	0	7	2	2	1	2
Canne à sucre R 574	0	11	1	20					7	8	0	3			0	8
<i>Brachiaria plantagina</i>	4	4	0	4	8	8			8	8					4	8
<i>Brachiaria ramosa</i>	6	6	0	2			0	20			0	2			2	4
<i>Cenchrus echinatus</i>	3	9	0	8	4	4	0	8	5	8	0	2	3	4*	1	1
<i>Digitaria biformis</i>	4	17	0	13	8	8	0	8	5	8		4		4	5	9

PV = Plants Virosés

PT = Plants totaux

* = Symptômes atténués

1.3. Discussion

La comparaison des taux de plants virosés dans les semis simultanés d'INRA 508 et d'IRAT 297 permet de mesurer le niveau de résistance de ce dernier. Ces résultats rendent compte seulement d'une part de l'expression de la résistance au champ du composite.

En effet, la simple notation qualitative (absence ou présence) de symptômes à une date fixe limite la pertinence de ces observations.

Cependant, sur ce seul critère, les deux variétés sont séparées significativement. Les taux d'infection sont très largement supérieurs au cours des trois années de culture dans les parcelles d'INRA 508.

Les courbes d'incidence respectives mettent en évidence un retard très important et un niveau plus faible des infections chez le donneur de résistance. Ceci prouve l'existence d'un niveau de résistance partielle élevé chez celui-ci.

Les parcelles d'INRA 508 sont totalement infectées sur une assez longue période durant la saison chaude alors que, quels que soient les dates de semis d'IRAT 297, au moins 10 % de plants restent totalement indemnes 50 jours après semis. Cette absence de symptômes apparents prouve également l'existence de résistance complète au sein du composite. La fréquence de ce caractère est néanmoins relativement faible par rapport à celle de ceux qui déterminent l'apparition de symptômes atténués.

Des types de résistance très divers sont contenus dans le composite. Pour augmenter la durabilité de la résistance à la Striure, il est souhaitable de pouvoir les conserver lors des phases de transfert. Néanmoins, la présence d'un niveau de maladie très important en 1988 provoque des taux d'infection très élevés chez IRAT 297. Il faut donc également augmenter son niveau global de résistance et essayer de le maintenir au cours des transferts de résistance sur les variétés sensibles. L'obtention sur certaines parcelles d'IRAT 297 de taux d'infection supérieurs à ceux observés sur INRA 508 correspond à des périodes de fortes épidémies de Stripe ou de Mosaïque. Cette inversion de tendance peut s'expliquer par une totale indépendance des déterminismes génétiques des résistances à ces différents virus.

2 - VARIABILITE DU "MAIZE STREAK VIRUS"

Une grande variabilité des isolats de MSV a été mise en évidence par les études soit sur des gammes d'hôtes soit en sérologie.

Dans les gammes d'hôtes, la détermination d'hôtes différentiels a permis une première distinction de groupes de virulence (STOREY & MAC LEAN, 1930 ; RICAUD & FELIX, 1978) et l'existence de symptômes d'intensité différente sur le même hôte a montré également l'existence de variations d'agressivité (MAC LEAN, 1947).

Des différences sérologiques importantes confirment cette variabilité du pouvoir pathogène mais aucune étude comparative n'a été réalisée.

Pour pouvoir mettre en place des méthodes de criblage pour la résistance, il est primordial de déterminer la variabilité de l'agent infectieux à la Réunion, d'autant que les premières observations en conditions naturelles mettent en évidence des phénomènes de résistance partielle et complète chez le donneur IRAT 297. Ceci réalisé, un choix de souches à utiliser pour les inoculations artificielles sera effectué.

D'autre part, l'objectif du programme étant la création variétale pour l'ensemble des zones tropicales et plus particulièrement pour celles d'Afrique, il est très souhaitable de s'assurer *a priori* de la validité de notre travail de sélection en comparant les isolats viraux présents dans toute la zone. Leur étude sur gammes d'hôtes n'étant pas envisageable, une première comparaison sérologique avec des anticorps monoclonaux a été tentée et des relations avec les résultats biologiques ont été recherchées.

Tableau LXX : Transmission par la variété INRA 508 de sept isolats de MSV provenant de diverses poacées

Origine des isolats	Nombre de maïs avec symptômes	Nombre d'essais de transmission	Taux de transmission (%)	Temps moyen d'apparition des symptômes (jours)	Gravité des symptômes (échelle de 1 à 5)
Maïs (INRA 508)	16	22	73	5	5
<i>Brachiaria ramosa</i>	8	12	67	9	5
<i>Brachiaria plantagina</i>	13	25	52	6	5
<i>Eleusine sp.</i>	12	34	35	10	5
<i>Cenchrus echinatus</i>	7	22	32	6	2
<i>Digitaria bifornis</i>	10	49	20	18	3
<i>Digitaria sp.</i>	1	18	5	22	3
Canne à sucre (R 574)	0	25	0		1

Tableau LXXI : Effet de différents isolats de MSV sur maïs sensible (INRA 508) et résistant (IRAT 297)

Origine des isolats	INRA 508				IRAT 297			
	Note plant moyenne (de 1 à 5)		Hauteur moyenne des plants (cm)		Note plant moyenne (de 1 à 5)		Hauteur moyenne des plants (cm)	
	15 j	60 j			15 j	60 j		
Témoin non inoculé	1 a	1 a*	214	cd	1 a	1 a	203	cd
<i>Cenchrus echinatus</i>	1 a	1 a	223	d	1 a	1 a	200	cd
<i>Chloris gayana</i>	2,25bc	2,25bc	189	cd	1,08 a	1,17 a	180	cd
<i>Brachiaria plantagina</i>	3,17d	3,67d	136	ab	1,42 a	1,83ab	191	cd
Maïs cloné faible	4,17e	4,25d	120	a	1,75 ab	2,25c	192	cd
Maïs cloné fort	4,75e	4,17d	120	a	2,42 bc	2,75c	169	bc
Maïs St 39	4,42e	4,33d	111	a	2,92 cd	2,75c	171	bc

* Test de Newman-Keuls à 5 %

2.1. Matériels et méthodes

2.1.1. Etude de la gamme d'hôtes

La gamme d'hôtes du MSV étant très étendue (tableau VI), nous nous sommes limité à faire l'inventaire de l'ensemble des espèces végétales infectées naturellement à la Réunion. Vu leur intérêt particulier, certaines d'entre elles ont été conservées pour constituer notre gamme d'hôtes de référence. Il s'agit de :

- *Zea mays* (hybride INRA 508)
- canne à sucre (variété R 574)
- *Brachiaria plantagina* et *B. ramosa*
- *Cenchrus echinatus*
- *Coix lacryma jobi* (écotypes mauricien et réunionnais)
- *Digitaria biformis*

La détermination des Poacées virosées récoltées a été confirmée par MERLIER, botaniste de l'ORSTOM.

Les plantes saines sont issues de semis des graines produites par les plants virosés. La variété de canne à sucre R 574 est une récente création du CERF ; les plantes testées sont de jeunes boutures de touffes saines.

Les *Cicadulina mbila* utilisées dans ce test sont issues du premier élevage sélectionné ; leur capacité intrinsèque de transmission est d'environ 80 %.

Après la mue imaginale, les jeunes adultes de *C. mbila* subissent une acquisition alimentaire de 48 h sur les différentes Poacées sources. Puis 10 insectes sont déposés par pot sous bonnettes jusqu'à l'apparition des symptômes, soit en moyenne après 10 jours.

2.1.2. Etude du pouvoir infectieux de différents isolats sur l'hybride sensible de maïs INRA 508

L'étude de la sensibilité du maïs est réalisée également sur des semis en pots sous bonnettes. Un seul insecte est déposé pendant seulement 24 h sur chaque plant, dix jours après semis. La notation symptomatologique est réalisée journalièrement ; la gravité des symptômes est évaluée selon une échelle visuelle allant de 1 (aucun symptôme) à 5 (totalement virosé).

2.1.3. Comparaison de l'effet pathogène de quelques isolats de MSV sur maïs sensible (INRA 508) et résistant (IRAT 297) à la Striure

Pour cet essai, quelques isolats ont été sélectionnés :

- l'isolat maïs St 39, souche de référence, et deux autres isolats issus de celui-ci par clonage en temps limite (acquisition alimentaire par *C. mbila* de deux à trois minutes) appelés "maïs cloné fort" et "maïs cloné faible", selon la différence d'intensité des symptômes qu'ils provoquent sur le maïs.

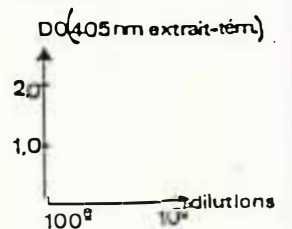
- trois isolats issus des Poacées suivantes : *Brachiaria plantagina*, *Chloris gayana* et *Cenchrus echinatus* provoquant respectivement des symptômes forts, moyens et faibles sur INRA 508.

Les semis sont réalisés dans une unité "insect-proof" à raison de 12 plants par isolat et par variété selon un dispositif factoriel. De jeunes *C. mbila* adultes sont mises en acquisition alimentaire pendant 48 h sur les plants d'origine de chaque isolat. Les plants sont inoculés au stade "3 feuilles", environ 10 jours après semis. Trois insectes sont déposés dans une cagette placée pendant 3 h sur la feuille déroulée.

La notation symptomatologique est réalisée 15, 21, 35 et 60 jours après inoculation ; l'échelle visuelle, allant de 1 à 5, est également utilisée.

Hôte d'origine	Hôte testé	Localité	ANTICORPS MONOCLONAUX					Antisérum souris
			114 x 1	114 x 2	94 x 2	180 x 3	180 x 4	
Maïs	INRA 508	Albert						
Maïs	INRA 508	Aurère L.						
Maïs	INRA 508	Aurère T.						
Maïs	INRA 508	Colimaçons						
Maïs	INRA 508	G. Coude						
Maïs	INRA 508	Hell-bourg						
Maïs	INRA 508	Malheur						
Maïs	INRA 508	Salazie						
Maïs	INRA 508							
Brachiaria ramosa	Digitaria sp							
Cenchrus échinatus	Digitaria sp							
Chloris gayana	INRA 508							
Digitaria sp 2	INRA 508							
Rottboellia exaltata	INRA 508							

Fig. 42 : Profils de réactions d'isolats de MSV réunionnais testés en ELISA double sandwich indirect avec des anticorps monoclonaux



La culture sur substrat artificiel en unité "insect proof" et surtout les effectifs trop faibles de plants ne permettent pas de faire une étude comparative des rendements. Néanmoins, la hauteur des plants a été mesurée à la floraison mâle.

2.1.4. Caractérisation sérologique de plusieurs isolats de MSV de la Réunion et comparaison avec quelques isolats de la zone tropicale à l'aide d'anticorps monoclonaux

Cinq anticorps monoclonaux ont été produits à partir de l'isolat de MSV St 39 cloné fort à l'IMBC par PETERSCHMITT (1988). Ils ont été utilisés pour classer de nombreux isolats de MSV. En particulier, les études des isolats provenant de pays de l'océan Indien et d'Afrique de l'est ont été réalisées en collaboration avec M. PETERSCHMITT. Les résultats de ces études sont présentés ici et leur interprétation s'appuiera sur les autres données acquises par PETERSCHMITT (1988).

La détection est réalisée avec la technique ELISA double sandwich indirecte. Les échantillons de feuilles virosées sont broyés au 10^è dans 4,5 ml de tampon PBS Tween à l'ultrathurax. Une dilution au 100^è est aussi préparée pour déterminer le seuil de saturation.

Pour les isolats provenant d'Afrique et des îles de l'océan Indien, nous avons fourni un questionnaire précisant quelques données épidémiologiques et un "kit" pour envoi des échantillons. Celui-ci permettait la conservation des antigènes viraux grâce à une adaptation de la technique de BOSS : les feuilles virosées sont finement découpées et placées sur papier filtre dans une boîte hermétique remplie au 2/3 du chlorure de calcium. Les échantillons, ainsi desséchés, sont redilués au moment du broyage dans le tampon PBS Tween.

Les anticorps monoclonaux sont fixés en second anticorps (tableau XI) aux dilutions suivantes :

- 114 x 1, 114 x 2 et 94 x 2 au 100 000^{ème}
- 180 x 3 et 180 x 4 au 10 000^{ème}

Le sérum polyclonal de souris (ASI3) est également utilisé à une dilution au 50 000^{ème}.

Ces tests sérologiques ELISA utilisant plusieurs anticorps monoclonaux, avec deux dilutions des échantillons, permettent pour chaque isolat la définition d'un profil sérologique.

Tous les tests n'ont pu être réalisés simultanément mais, pour chacun d'eux, un témoin virosé (souche de référence St 39) a été utilisé pour rendre les comparaisons possibles.

2.2. Résultats

2.2.1. Etude de la gamme d'hôtes

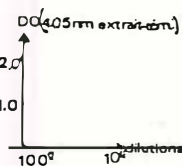
Au cours des trois années d'études, 13 espèces végétales présentant des symptômes de Striure ont été recensées sur l'ensemble de l'île (tableau LXVIII). Leur infection par le MSV a été confirmée par détection sérologique en ELISA. Ces plantes hôtes appartiennent toutes à la famille des Poacées et près de la moitié à la tribu des Paniceae. *B. plantagina*, *C. echinatus*, *D. biformis* sont couramment virosées. La canne à sucre (R 574), *B. ramosa*, *E. indica*, *R. exaltata*, *C. gayana*, *C. lacryma-jobi* et *S. barbata* ne le sont qu'exceptionnellement.

Six isolats récoltés sur différentes espèces végétales ont été inoculés sur une gamme de huit plantes hôtes (tableau LXIX). L'isolat présent sur canne à sucre se distingue des autres par sa virulence. En effet, il infecte uniquement la variété R 574 et *C. echinatus* alors que les cinq autres isolats infectent toutes les espèces végétales, hormis R 574 et *B. ramosa*.

Dans ce groupe, l'isolat originaire de *C. echinatus* se distingue par sa faible agressivité : les taux de réussite des inoculations sont assez faibles sur INRA 508 et sur *C. echinatus*, mais, surtout, l'isolat provoque l'apparition de symptômes atténués sur INRA 508, *B. plantagina* et *C. lacryma-jobi*. Cet essai met également en évidence des différences de sensibilité chez les espèces végétales. R 574, *B. ramosa* et *C. lacryma jobi* (écotype de la Réunion) s'avèrent très résistants à la Striure. En revanche, *C. echinatus*, qui est infecté par tous les isolats et avec des taux de réussite des inoculum très élevés, est une Poacée très sensible. D'autre part, le test comparatif des deux écotypes de *C. lacryma jobi* met

Hôte d'origine	Localité	ANTICORPS MONOCLONAUX					ASI3
		114 x 1	114 x 2	94 x 2	180 x 3	180 x 4	
Canne R574	Réunion						
Canne M 112-34	Maurice						
Digitaria sp	Réunion						
Cenchrus echinatus	Réunion						
Maïs SP fort (1)	Réunion						

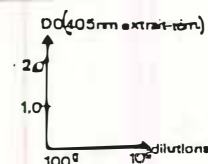
Fig. 43 : Profils de réactions d'isolats MSV de diverses origines testés par la technique ELISA double sandwich indirect avec des anticorps monoclonaux.



(1) : Uniquement dilution 10e.

Hôte d'origine	Localité	ANTICORPS MONOCLONAUX					ASI 3
		114 x 1	114 x 2	94 x 2	180 x 3	180 x 4	
Maïs	Réunion ST39						
Setaria barbata	Réunion						
Eleusine indica	Réunion						
Maïs	Madagascar Tuléar (1)						
Maïs	Madagascar Tuléar (2)						

Fig. 44 : Profils de réactions d'isolats MSV de maïs et de poacées sauvages testés en ELISA double sandwich indirect avec des anticorps monoclonaux après 1h30 d'incubation du substrat.



en évidence une différence de sensibilité entre eux. Les plantes originaires de semences de l'île Maurice présentent des symptômes de Striure quels que soient les isolats alors que ceux provenant de semences de la Réunion sont au contraire indemnes.

2.2.2. Etude du pouvoir infectieux de différents isolats sur l'hybride sensible INRA 508

L'inoculation avec une seule *C. mbila* permet une meilleure différenciation des isolats (tableau LXX). Elle confirme tout d'abord l'échec de la transmission de l'isolat originaire de R 574 sur INRA 508.

Les isolats provenant de maïs, *B. plantagina*, *B. ramosa* sont transmis à INRA 508 avec des taux assez proches de la capacité intrinsèque du biotype de *C. mbila*, et les notes de gravité de symptômes sont élevées. A l'opposé, ceux originaires de *C. echinatus* et *Digitaria spp.* donnent des taux de transmission et des notes faibles. Seul l'isolat issu de *Eleusine sp.* présente des caractères intermédiaires.

Les temps d'apparition des symptômes sont également très variables. Ceux provoqués par l'isolat maïs St 39 apparaissent cinq jours après inoculation, alors qu'en moyenne 18 jours sont nécessaires pour déterminer l'infection par l'isolat originaire de *D. biformis*.

2.2.3. Comparaison du pouvoir pathogène de quelques isolats sur l'hybride sensible INRA 508 et le composite résistant IRAT 297

La notation de l'importance des symptômes 15 jours comme 60 jours après inoculation met en évidence d'importantes variations selon les isolats. Les notes moyennes vont de 1 à près de 5 pour INRA 508 et seulement de 1 à 3 pour IRAT 297. Néanmoins, le classement des isolats selon la gravité des symptômes qu'ils provoquent est identique sur la variété résistante et sur l'hybride sensible (tableau LXXI).

Aucun symptôme n'a été observé sur aucun des plants des deux variétés inoculées avec l'isolat originaire de *C. echinatus*. Ce résultat peut s'expliquer par ceux des deux essais précédents qui montrent le faible taux de réussite des inoculations sur maïs et l'apparition de symptômes très faibles. Les notes obtenues sur les plants d'INRA 508 inoculés avec l'isolat provenant de *C. gayana* sont faibles mais significativement différentes du témoin, contrairement à ce que l'on observe sur IRAT 297. L'isolat *B. plantagina* provoque des symptômes beaucoup plus importants sur INRA 508, mais plus faibles que ceux obtenus avec les isolats originaires du maïs.

L'isolat maïs de référence St 39 provoque les symptômes les plus graves. Sur IRAT 297, l'isolat "cloné faible" obtient une note symptomatologique significativement moins élevée que celle de l'isolat St 39 d'origine, alors que sur INRA 508, aucune différence significative n'est mise en évidence entre les trois isolats.

Il y a une très bonne correspondance entre l'effet sur la croissance des plants et la notation symptomatologique. Sur INRA 508, la perte de croissance est presque de 50 % par rapport au témoin pour les plants inoculés avec l'isolat St 39. Cette perte est encore importante avec l'isolat provenant de *B. plantagina* alors qu'avec l'isolat issu de *C. gayana* elle n'est plus significative.

La réduction de taille sur les plants d'IRAT 297 est par contre faible quels que soient les isolats, et non significative par rapport au témoin. Elle n'atteint pas 20 % même avec l'isolat St 39.

2.2.4. Caractérisation sérologique de plusieurs isolats de MSV de la Réunion et comparaison avec ceux d'autres pays de la zone tropicale à l'aide d'anticorps monoclonaux

- Isolats de la Réunion (fig. 42, 43, 44, 45).

De nombreux isolats de la Réunion ont été testés. Si différents isolats récoltés sur maïs ont été

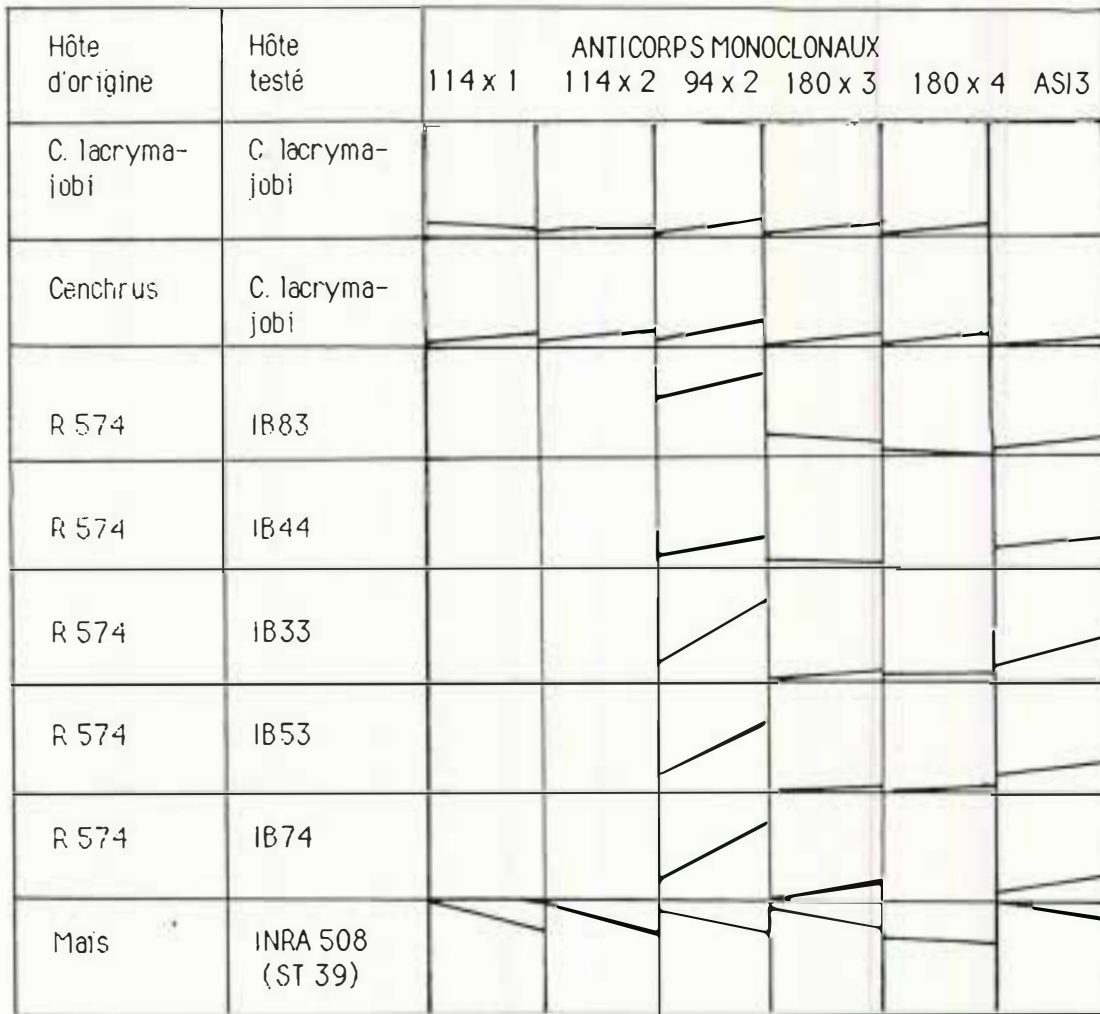


Fig. 45 : Profils de réactions d'isolats de MSV de la Réunion provenant de la canne à sucre (R 574), de maïs et de Coix lacryma-jobi, testés en ELISA double sandwich indirect avec des anticorps monoclonaux après 5 h. d'incubation du substrat.

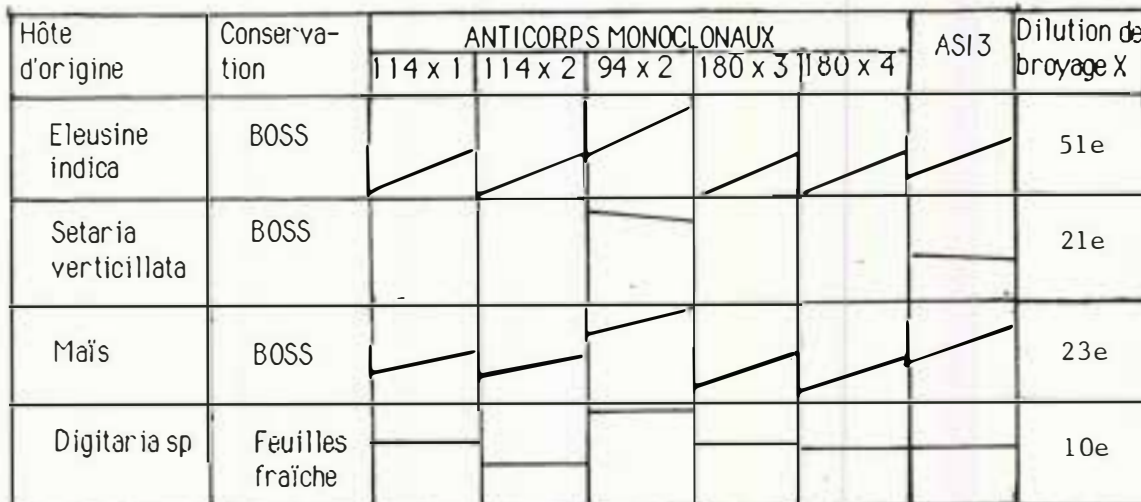
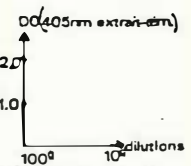
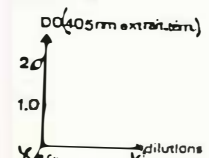


Fig. 46 : Profils de réaction de 3 isolats de MSV du Zimbabwe et d'un isolat MSV (sur Digitaria) de la Réunion, testés en ELISA double sandwich indirect avec des anticorps monoclonaux après 20 mn d'incubation du substrat.



testés simultanément (fig. 42), le test des isolats provenant de Poacées n'a pu être réalisé que de manière échelonnée en fonction de la découverte de plants virosés (fig. 43, 44, 45).

Les huit isolats, provenant de plants de maïs prélevés dans des champs de différentes régions, présentent des profils de réaction sensiblement identiques. La concentration en antigènes est dans l'ensemble élevée car les valeurs de densité optique obtenues sont proches de celles de la saturation même à la dilution la plus forte. La hauteur voisine des plateaux confirme la validité de la comparaison faite à des concentrations virales proches.

Les tests des isolats prélevés sur les autres Poacées sauvages ont été plus délicats car réalisés sur des tests différents ; mais la présence de St 39 permet la comparaison.

Hormis les isolats infectant la canne à sucre, toutes les autres Poacées hébergent des isolats présentant des profils de réactions très proches de ceux observés pour les isolats maïs. Toutefois, l'isolat provenant de *S. barbata* donne un profil légèrement différent. Sa réaction est plus faible avec les anticorps 114 qu'avec les 180 alors que celle de l'isolat St 39 est exactement l'inverse.

Par contre, tous les isolats sont loin d'être concentrés pour être à saturation en antigènes lors du test sérologique : ainsi les isolats *C. lacryma-jobi* et *C. echinatus* sur *C. lacryma jobi* (fig. 45) ne donnent que des réactions très faibles après 5 h d'inoculation alors que l'isolat de référence St 39 est déjà à saturation.

L'isolat provenant de la variété de canne à sucre est donc le seul à donner un profil très différent de celui des autres isolats de la Réunion. Il se caractérise par une réaction presque exclusive avec l'anticorps 94 x 2, ses réactions avec les autres anticorps monoclonaux étant comparativement presque négligeables, sauf pour 180 x 3. Aucune réaction n'est même observée avec les 114.

Cet isolat a été prélevé à la station expérimentale du CERF sur une seule touffe. Une parcelle de R 574, située dans la même zone à la station CIRAD de la Bretagne a présenté plusieurs touffes infectées. La culture in vitro de bourgeons issus de chacune d'elles puis le test des vitroplants montrent qu'elles sont toutes infectées par le même sérotype (fig. 45). Quelle que soit la souche de canne testée, le taux d'antigènes viraux dans les extraits de vitroplants ou de feuilles de canne prélevées au champ n'est pas suffisant, même au 10ème, pour atteindre la saturation du test.

L'analyse d'isolats de MSV provenant de plusieurs pays d'Afrique de l'est et de l'océan Indien a été réalisée (fig. 43, 44, 46, 47, 48).

Sur l'ensemble des isolats testés quel que soit le pays, le profil de réaction le plus commun correspond au type le plus répandu à la Réunion, soit celui de la souche de référence St 39.

Le sérotype de l'isolat provenant de la canne à sucre R 574 a également été identifié au Zimbabwe sur *S. verticillata*.

Un nouveau profil de réaction est observé également sur canne à sucre, mais à l'île Maurice sur la variété M 112-34. Cet isolat provoque une forte réaction avec les anticorps 180 x 3 et 180 x 4, une légère réaction avec 94 x 2 et une réaction beaucoup plus faible avec 114 x 1 et 114 x 2. Ce profil est observé actuellement uniquement avec cette origine virale.

2.3. Discussion

La récolte de plants virosés montre que la gamme d'hôtes du MSV à la Réunion est assez large car déjà plus de 10 hôtes appartenant tous aux Poacées ont été identifiés. Les différentes expériences réalisées ont permis de classer les isolats de MSV de la Réunion selon leur pouvoir pathogène et leurs propriétés sérologiques.

Tout d'abord, l'étude de la gamme d'hôtes a permis la distinction de deux groupes de virulence, dont l'un uniquement constitué de l'isolat provenant de la canne à sucre R 574 et l'autre de tous les autres isolats récoltés.

L'échec de la transmission de l'isolat canne à sucre sur le maïs est conforme aux résultats des études réalisées à Maurice (RICAUD & FELIX, 1978) et confirme l'existence d'une variabilité géographique entre les isolats de canne à sucre de l'océan Indien et ceux étudiés en Afrique australe (STOREY & MAC LEAN, 1930) qui peuvent infecter le maïs.

La très faible réussite des inoculations artificielles par *C. mbila* sur R 574 s'explique peut-être plus par une forte résistance de cette espèce plutôt que par une mauvaise transmission par *C. mbila*.

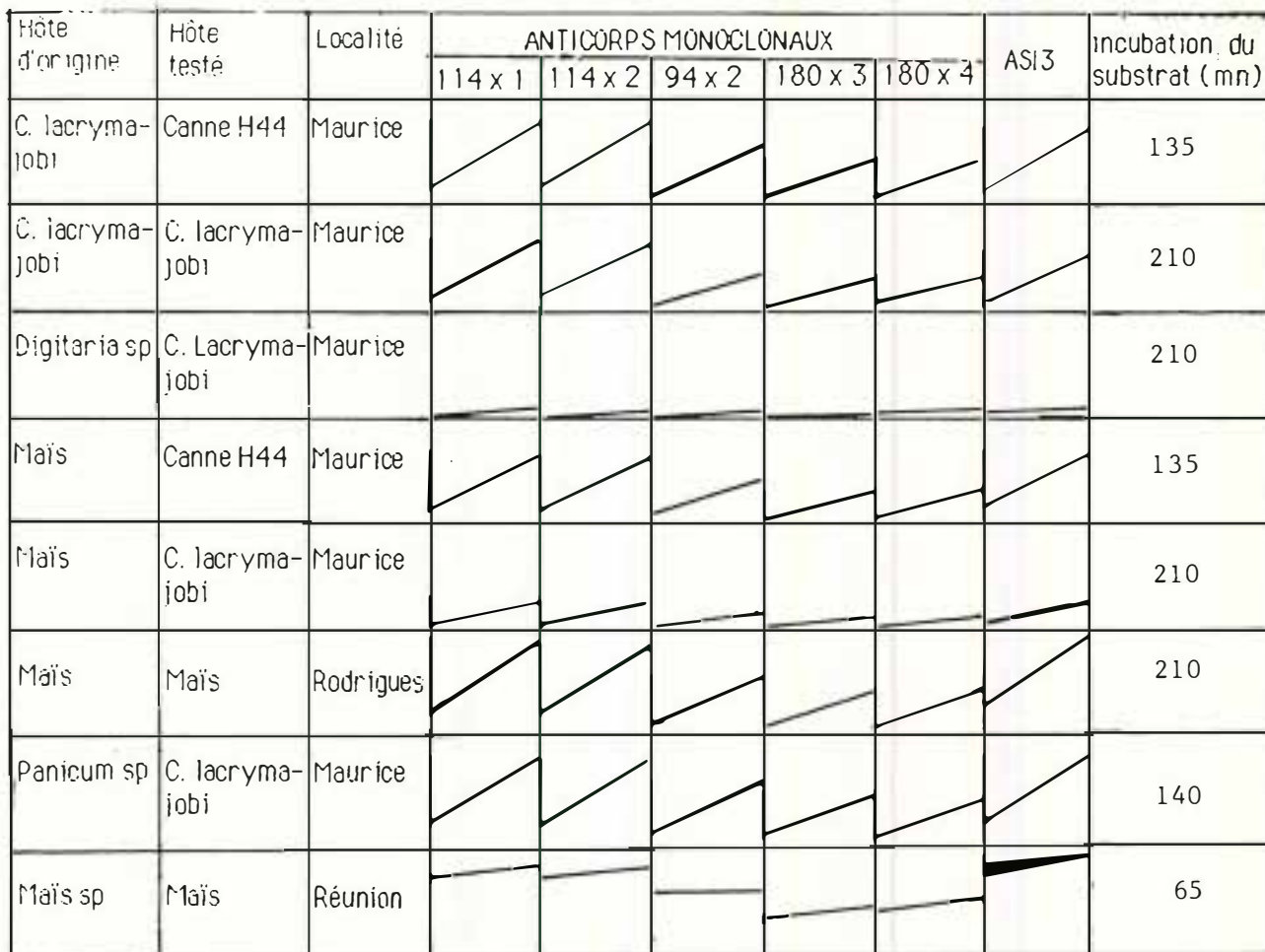


Fig. 47 : Profils de réactions d'isolats de MSV provenant de Maurice, de Rodrigues et de la Réunion conservés en BOSS et testés en ELISA double sandwich indirect avec des anticorps monoclonaux après 5 h. d'incubation du substrat.

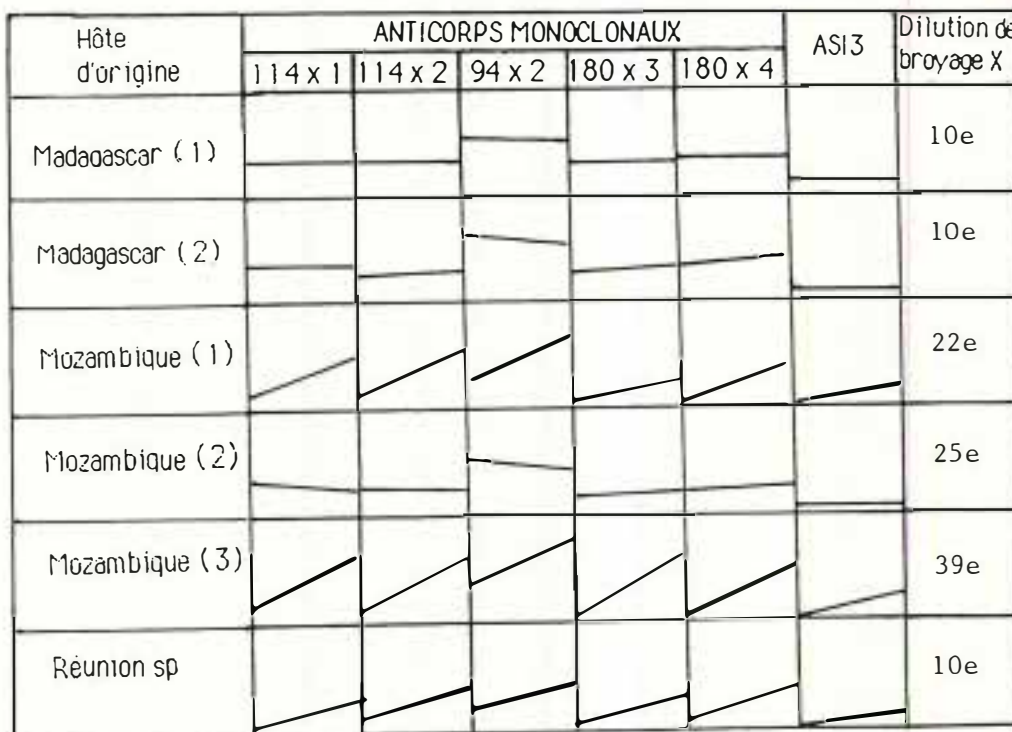
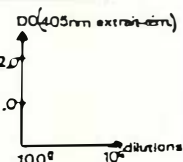
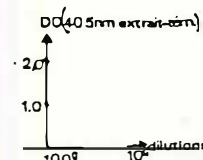


Fig. 48 : Profils de réactions d'isolats de MSV sur maïs d'Afrique de Madagascar et de la Réunion conservés en BOSS et testés en ELISA double sandwich indirect avec des anticorps monoclonaux anti-MSV après 30 mn d'incubation du substrat.



En effet, un excellent taux de réussite des inoculations par la même espèce et avec le même isolat est obtenu sur *C. echinatus*.

Par ailleurs, dans le groupe dominant, l'hétérogénéité au niveau de l'agressivité est importante chez les isolats. Les taux de réussite de transmission diffèrent et l'obtention des symptômes atténués sur plusieurs espèces végétales permettent de distinguer aisément par sa faible agressivité l'isolat issu de *C. echinatus* de tous les autres. En utilisant une seule cicadelle pour l'inoculation et en évaluant l'intensité des symptômes et le délai nécessaire à leur apparition, la séparation des isolats virulents sur maïs est encore augmentée. Deux groupes, de niveaux d'agressivité très distincts peuvent alors être mis en évidence.

Ces variations sont très importantes pour l'épidémiologie de la Striure. Elles agissent sur le taux de réussite des transmissions, la durée du cycle infectieux dans la plante et l'intensité des symptômes qui déterminent respectivement les niveaux de population de vecteur nécessaires, les possibilités d'infections secondaires et les dégâts occasionnés à la culture. La mesure de la taille des plants lors de l'essai en unité "insect-proof" montre bien l'importance variable des effets sur la plante selon l'isolat. Cette réduction de la taille des plants s'avère bien corrélée avec les notes de gravité symptomatologique. Les isolats issus du maïs sont bien les plus agressifs sur celui-ci mais aucun "variant spécialisé" n'a pu être mis en évidence par l'existence d'une interaction isolat-variété. En effet, quels que soient les isolats lors de cet essai, leur classement selon leur agressivité est identique chez les deux variétés. La différence entre les isolats est telle qu'un choix raisonné des plus agressifs d'entre eux est nécessaire dans notre programme d'infestations artificielles pour le criblage variétal.

Ces essais de transmission sur plantes apportent de nombreuses informations sur la variabilité du MSV à la Réunion. Par contre, leur utilisation est délicate pour comparer les différents isolats. Si l'échange d'isolats viraux est à proscrire pour ce type de test, l'établissement de gammes d'hôtes en parallèle dans chaque pays concerné demande certaines précautions. En effet, la reproductibilité des essais est faible car les espèces végétales sauvages présentent une grande variabilité et des niveaux de résistance élevés peuvent exister pour la même espèce. Ainsi, *C. lacryma-jobi* originaire de la Réunion est extrêmement résistant à l'ensemble des isolats testés alors que celui provenant de Maurice est très sensible dans des conditions identiques. Seules des études faites dans les mêmes conditions expérimentales mais surtout utilisant les mêmes lots de semences, voire des boutures de plants différentielles, permettraient de remédier à de tels inconvénients.

L'emploi de tests sérologiques avec les mêmes anticorps monoclonaux, qui peuvent être produits en très grosses quantités, est une solution très intéressante pour les comparaisons d'isolats de différentes régions géographiques.

La comparaison sérologique des isolats de la Réunion avec les cinq anticorps monoclonaux produits par PETERSCHMITT (1988) montre que les deux groupes de virulence correspondent bien à deux sérotypes différents. L'isolat de la canne à sucre R 574 du sérotype 94 est défini par sa réaction préférentielle pour l'anticorps 94 x 2. Les autres isolats sont du sérotype SP, nommé ainsi par PETERSCHMITT (1988), vu leur réaction analogue à celle de l'isolat prélevé sur maïs à Saint-Pierre et ayant servi à la production des anticorps.

Le sérotype SP a été recensé sur un plant de R 574 bien que ce soit le sérotype 94 que l'on retrouve le plus fréquemment. Ceci montre qu'il existe une simple correspondance entre virulence et propriété sérologique lors de notre essai de gamme d'hôtes et que celle-ci n'est pas retrouvée au niveau de l'agressivité. Ainsi, l'isolat *C. echinatus*, qui se révèle très différent lors des transmissions artificielles de l'isolat St 39, a le même profil sérologique. Aucune relation claire entre pouvoir pathogène et propriétés sérologiques ne peut donc être mise en évidence, ce qui limite l'intérêt de cette technique pour les études sur la résistance à la Striure.

Les études de transmission montrent qu'une même plante peut héberger plusieurs isolats d'agressivités différentes, comme c'est le cas des isolats maïs St 39. Une même espèce ou variété comme *C. echinatus* ou R 574 peut être sensible à plusieurs sérotypes qui sont transmis par le même vecteur *C. mbila*. Plusieurs sérotypes pourraient donc être contenus dans la même plante. Ceci expliquerait certains profils de réaction comme celui de l'isolat viral de *S. barbata* où des caractéristiques des sérotypes 94 et 180 semblent associés. DEKKER (1988), en analysant ses résultats, arrive à des conclusions analogues.

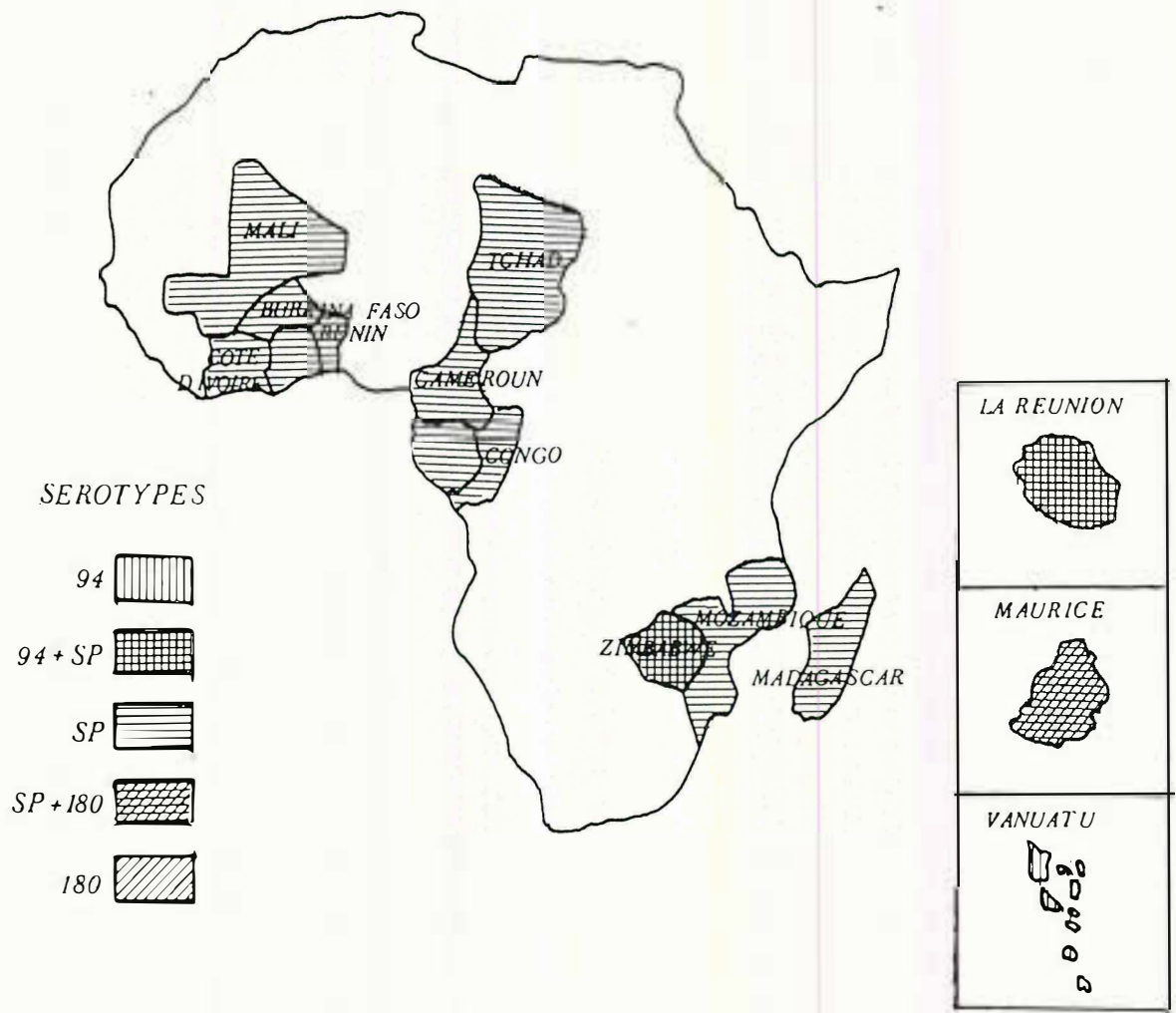


Fig. 49 : Répartition géographique des sérotypes de MSV (d'après PETERSCHMITT, 1988)

L'étude de nombreux isolats d'Afrique et de l'océan Indien montre une grande homogénéité de sérotypes (fig. 49).

Tout d'abord sur maïs, le sérotype dominant est SP comme à la Réunion. Il est également le seul mis en évidence en Afrique de l'Ouest par PETERSCHMITT (1988).

Le sérotype 94 est également retrouvé en Afrique, au Zimbabwe, mais sur une adventice, *S. verticillata*. Cette apparente rareté est en accord avec les résultats obtenus à la Réunion ; elle est liée à une gamme d'hôtes plus réduite et peut-être à une mauvaise transmission par *C. mbila*. Ce sérotype est par contre retrouvé au Vanuatu, archipel de l'océan Pacifique (PETERSCHMITT, 1988). Ce pays est d'ailleurs la seule origine de MSV connue dans cette région du monde car, jusqu'alors, la présence du virus était limitée à l'Afrique et l'Inde. Dans ce cas, ce sérotype ne serait pas transmis par *C. mbila*, d'ailleurs absente dans cette partie du monde (PINNER *et al.*, en préparation).

Enfin, un dernier sérotype a été mis en évidence sur la canne à sucre M 11234 à Maurice. Sur les quelques échantillons de canne à sucre analysés, trois écotypes différents ont été mis en évidence. Cette diversité des écotypes dans l'océan Indien et en Afrique explique vraisemblablement les différences, soit dans la gamme d'hôtes, soit dans l'intensité des symptômes, entre les isolats africains et ceux de l'océan Indien (KOOP & D'EMMERZ de CHARMOY, 1932 ; MAC LEAN, 1947 ; BOCK, 1974 ; RICAUD & FELIX, 1978).

L'existence d'une homogénéité entre les isolats de la Réunion et ceux d'une grande partie de l'Afrique, de par leurs propriétés sérologiques, est déjà un élément en faveur de la validité de la régionalisation du travail réalisé pour cette virose à la Réunion (fig. 49).

L'identité du pouvoir pathogène de ces isolats ne pourra être vérifiée que par la durabilité des variétés résistantes créées pour ces zones.

Les études sur les adventices ou les cultures sensibles comme la canne à sucre mettent en évidence l'importance des plants réservoirs. Néanmoins l'existence de sérotypes avirulents ou à agressivité très faible sur maïs réduit leur importance. Les parcelles de maïs fortement envahies par certaines plantes adventices hôtes comme les *Brachiaria sp.* et *Digitaria sp.*, très fréquemment virosées par des souches assez agressives, restent donc *a priori* les meilleurs réservoirs de Striure.

3 - MISE AU POINT DES CRIBLAGES SOUS INFESTATIONS ARTIFICIELLES

L'importance des variations saisonnières des épidémies de Striure et la variabilité des isolats viraux imposent d'effectuer les évaluations variétales comme les criblages pour la résistance sous infestations artificielles.

Celles-ci doivent permettre une réussite totale des inoculations avec les mêmes isolats et à un stade déterminé de la culture.

La résistance à la Striure, pour une variété comme Revolution, augmente fortement avec l'âge (DAMSTEEGT, 1980). De plus, pour limiter la durée de chaque cycle de sélection, les phases de tri doivent s'appuyer sur des critères de choix précoces. On a donc tout intérêt à cribler le matériel végétal pour la résistance le plus tôt possible.

L'infestation des plants sera tentée dès la formation du cornet qui permet le dépôt des insectes (environ 10 jours après semis).

Un système de notation associant rapidité de lecture et précision doit être ensuite élaboré pour bien caractériser la résistance et mener à bien toutes les opérations de criblage pour la création de variétés résistantes.

3.1. Matériels et méthodes

3.1.1. Mise au point des infestations artificielles

Les variétés Revolution et IRAT 297 ainsi que l'hybride INRA 508 ont été choisis pour cet essai. Chaque variété est semée sur une parcelle de 5 lignes de 10 plants, selon une disposition perpendiculaire au vent dominant.

De jeunes *C. mbila* adultes, issues d'une population d'élevage présentant une capacité intrinsèque de transmission de 87 %, sont mis en acquisition durant 48 h sur des plants de maïs fortement virosés par l'isolat St 39.

Tableau LXXII : Présence de *C. n. bila* après infestations artificielles au champ de parcelles de maïs

VARIETE	REVOLUTION		INRA 508		IRAT 297		TOTAL		
	34		43		33		110		
NOMBRE TOTAL DE PLANTS	Mbre total de <i>C. n. bila</i>	Nombre moyen de ar <i>C. n. bila</i> par plant	Mbre total d'insectes	Mbre d'insectes par plant	Mbre total d'insectes	Mbre d'insectes par plant	Mbre total d'insectes	Mbre d'insectes par plant	% d'insectes présents
Temps après l'infestation (en heures)									
0	68	2	86	2	66	2	220	2	100
6	31	0,91	51	1,19	35	1,06	117	1,06	53,2
24	9	0,29	9	0,21	10	0,3	28	0,25	12,7

Tableau LXXIII : Taux d'inoculation et importance des symptômes de MSV des parcelles de maïs après infestations artificielles de *C. n. bila*

VARIETE	REVOLUTION		INRA 508		IRAT 297	
	Taux de plants virosés (%)	Note moyenne (0 à 5)	Pourcentage de plants virosés	Importance des symptômes	Pourcentage de plants virosés	Importance des symptômes
MSV						
Dates de notation (en jour)						
0	0	0	0	0	0	0
6	38	1,4 + 0,7	91	3 + 0,9	42	1,4 + 0,7
15	53	2,1 + 1,2	95	4,7 + 1	58	2,2 + 1,2
23	53	2 + 1,1	95	4,8 + 0,9	58	2,1 + 1

L'équation (4) permet de calculer le taux de réussite des inoculations qui peut être exprimée de la manière suivante :

$$PV \% = 1 - (1 - P)^i \times 100 \quad (6)$$

PV = pourcentage de plants virosés
 p = capacité intrinsèque de transmission
 i = nombre d'insectes déposés par plant

Ainsi avec deux insectes par plant on obtient théoriquement dans notre essai un taux de réussite de 98 %. Celui-ci est suffisant dans le cas de la variété sensible pour étudier l'efficacité des infestations.

L'infestation est réalisée au stade "2 feuilles", 10 jours après semis. Deux insectes sont donc déposés dans chaque cornet. Une assez mauvaise levée explique les nombres différents et assez faibles de plants inoculés.

La présence des insectes est observée juste après l'inoculation, 6 heures et 24 heures après.

La réussite des inoculations est contrôlée par une notation symptomatologique de feuilles allant de 1 (aucun symptôme) à 5 (totalement virosé) 6, 15 et 23 jours après le dépôt des insectes.

3.1.2. Etude du système de notation

Trois variétés présentant des niveaux de résistance différents ont été utilisées pour cet essai :

- IRAT 297, le donneur de résistance
- IRAT 143, hybride complexe entre Révolution et INRA 508 présentant donc un niveau de résistance intermédiaire
- INRA 508, le témoin de sensibilité

Le dispositif expérimental se présente en blocs aléatoires complets ; par variété, huit répétitions dont deux traitées au carbofuran pour servir de témoin, sont semées.

Chaque parcelle élémentaire comporte trois lignes à raison d'un plant tous les 0,25 mètre, soit une densité de 50 000 plants par hectare. Seule la ligne centrale est inoculée.

Cette infestation est réalisée avec de jeunes *C. mbila* adultes issues d'une population d'élevage présentant une capacité intrinsèque de transmission de 75 %.

Les insectes sont mis en acquisition alimentaire pendant 48 heures sur des maïs fortement virosés par la souche St 39.

L'inoculation est réalisée 13 jours après semis à raison de 4 insectes par plant.

STOREY & HOWLAND (1967) ont défini pour la Striure une échelle de notation basée sur l'importance de la surface des stries chlorotiques sur les feuilles de maïs et qui, selon eux, caractérisent des niveaux différents de résistance au virus. Sur cette base, nous avons défini :

* la notation des plants selon l'échelle suivante :

- 0 : le plant ne présente aucun symptôme
 1 : le plant présente quelques points chlorotiques visibles après une inspection très détaillée
 2 : le plant présente une Striure facilement visible mais légère
 3 : le plant présente une Striure modérée
 4 : le plant présente une Striure importante avec nanisme
 5 : le plant est entièrement virosé de façon très grave avec un nanisme très important

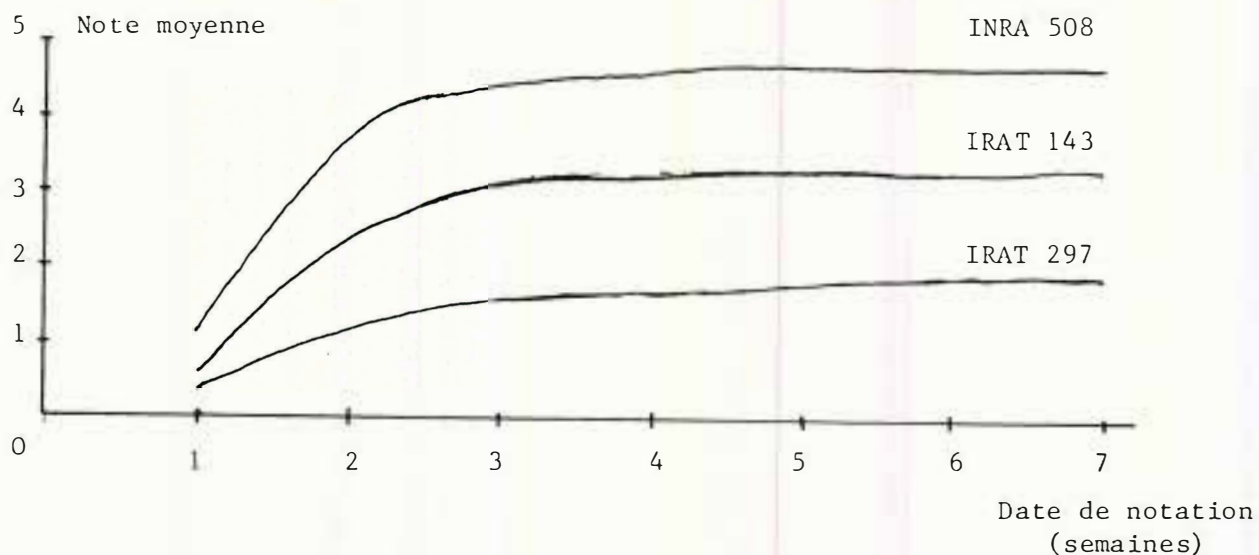


Fig. 50 : Evolution de la moyenne des notes plant de striure pour les variétés INRA 508, IRAT 143 et IRAT 297.

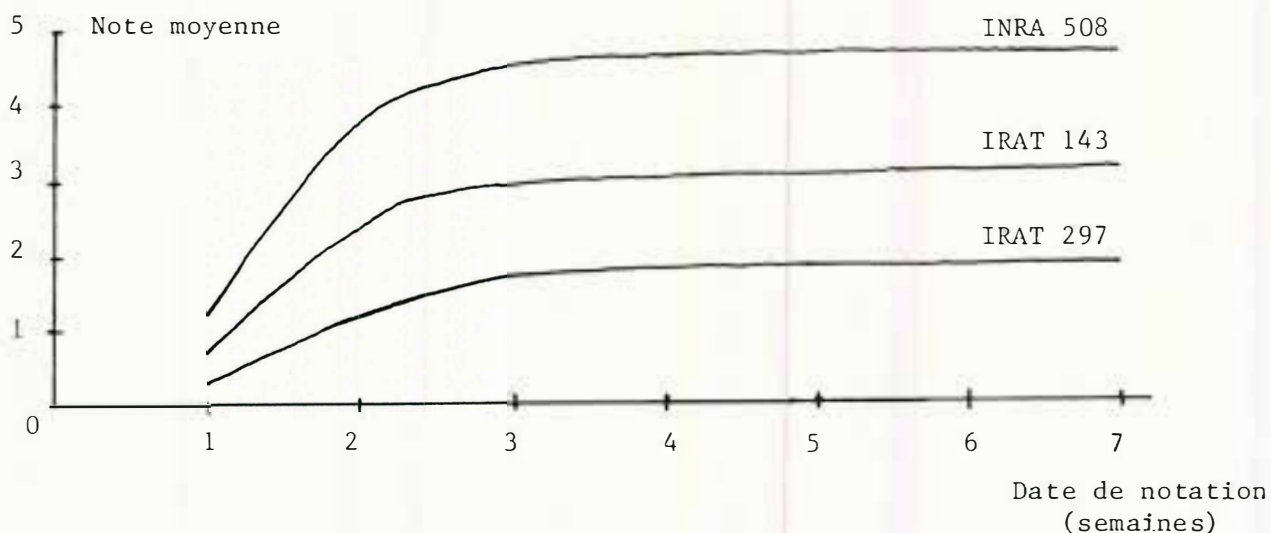


Fig. 51 : Evolution de la moyenne des notes de Striure sur dernière feuille déroulée pour les variétés INRA 508, IRAT 143 et IRAT 297.

TABLEAU LXXIV : Coefficient de corrélation des notes plants aux différentes dates de notation avec la note finale

DATE DE LA NOTATION (jours après inoculation)	7	10	14	16	21	28	35	42
COEFFICIENT DE CORRELATION AVEC LA NOTE FINALE	0.485	0.716	0.857	0.887	0.925	0.973	0.992	1.000

* la notation des feuilles avec l'échelle suivante (planche VII)

- 0 : aucun symptôme
- 1 : quelques (<5) points chlorotiques ou tirets très courts sur la feuille
- 2 : des points chlorotiques sont réunis et forment des petits tirets ou des stries peu nombreuses (<10)
- 3 : la feuille est striée mais de manière peu dense
- 4 : les stries couvrent la majorité de la feuille
- 5 : les stries couvrent la totalité de la feuille. On note souvent un aspect gaufré de la feuille

Ces deux types de notations ont été effectuées à un rythme hebdomadaire de 7 à 49 jours après inoculation.

Pour les analyses statistiques, un échantillonnage de 10 plants par répétition a été effectué, soit 60 plants par variété.

Pour vérifier si ce type de notation rend effectivement compte des plus ou moins grandes pertes de rendements à la récolte, le rendement des trois variétés inoculées artificiellement a été mesuré et comparé à celui de leur témoin sain. Une analyse factorielle des correspondances entre les différentes classes de rendement et les notes de gravité des symptômes a ensuite été réalisée.

3.1.3. Elaboration d'une note globale pour l'application au criblage variétal

Le choix de matériel résistant se fait généralement sur des groupes de plants et non sur des plants individuels. Les plants d'un même groupe doivent cependant être notés individuellement pour une meilleure précision.

Le but de cet essai est de comparer plusieurs modes de calcul d'une note globale, et ce, pour trois dates d'observation : 14, 21 et 28 jours après inoculation.

Six modes de calcul différents sont testés :

- 1) $(N_1 + 2N_2 + 3N_3 + 4N_4 + 5N_5) \times 100/N \text{ total}$
- 2) $(N_0 + N_1 + 2N_2 + 3N_3 + 4N_4 + 5N_5) \times 100/N \text{ total}$
- 3) $(N_0 + N_1 + N_2 + 3N_3 + 4N_4 + 5N_5) \times 100/N \text{ total}$
- 4) $(2N_2 + 3N_3 + 4N_4 + 5N_5) \times 100/N \text{ total}$
- 5) $(3N_3 + 4N_4 + 5N_5) \times 100/N \text{ total}$
- 6) $(4N_4 + 5N_5) \times 100/N \text{ total}$

Ceux-ci sont appliqués à 20 familles d'IRAT 297 et à 41 variétés et hybrides présentant des comportements différents à l'infection par la Striure.

3.2. Résultats

3.2.1. Mise au point des infestations artificielles

Les insectes se "réveillent" quelques secondes après leur dépôt. Ils sont alors peu mobiles et restent généralement dans le cornet mais sont sensibles à toute perturbation et peuvent alors quitter rapidement le plant de maïs.

Quelle que soit la variété, on retrouve seulement 50 % des insectes 6 heures après le dépôt (tableau LXXII). Ce temps est néanmoins suffisant pour assurer une excellente inoculation. Celle-ci est réussie dans 95 % des cas sur le témoin sensible. Ce taux est proche du taux théorique ; la plupart des

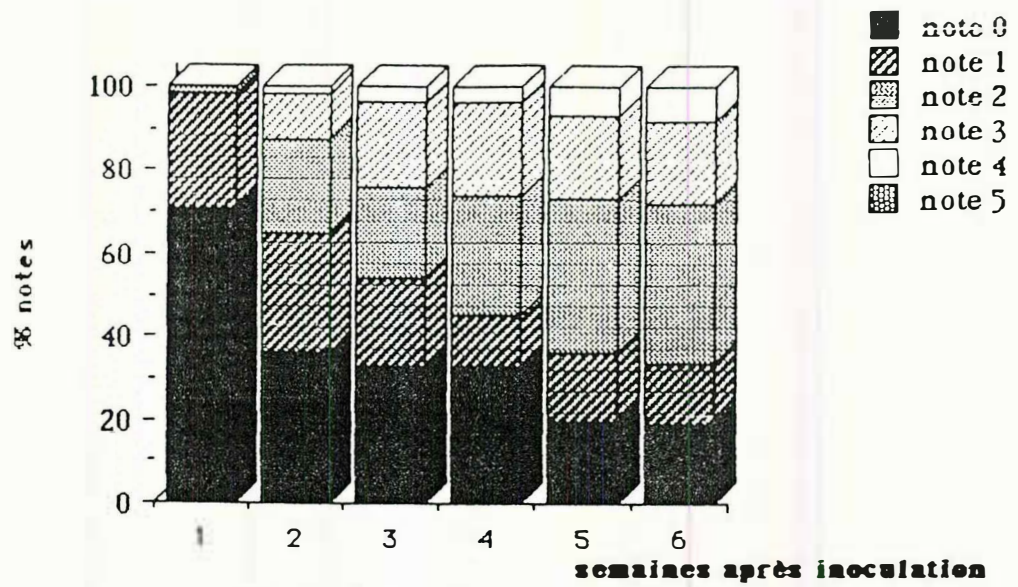


Fig. 52 a : IRAT 297

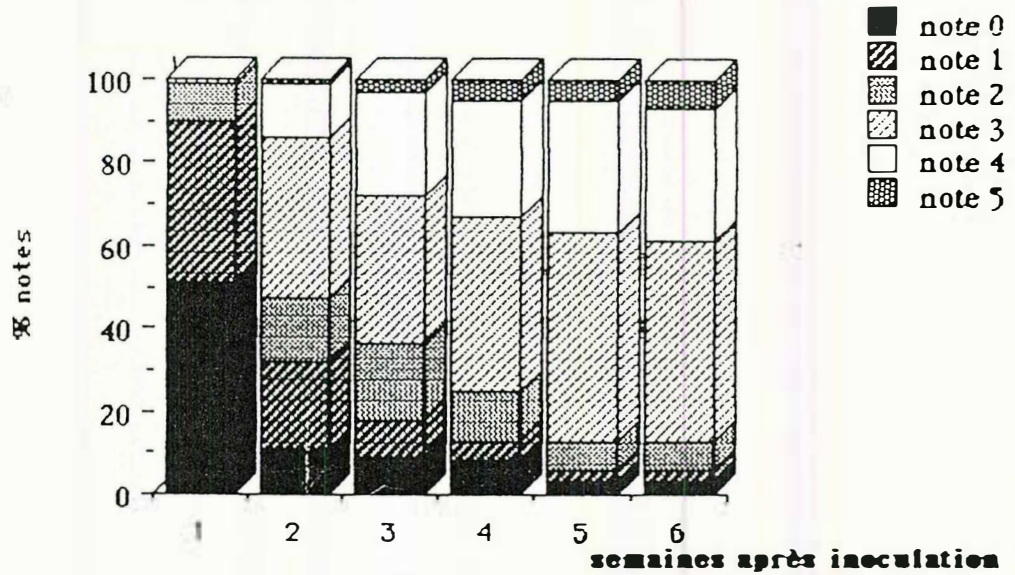


Fig. 52 b : IRAT 143

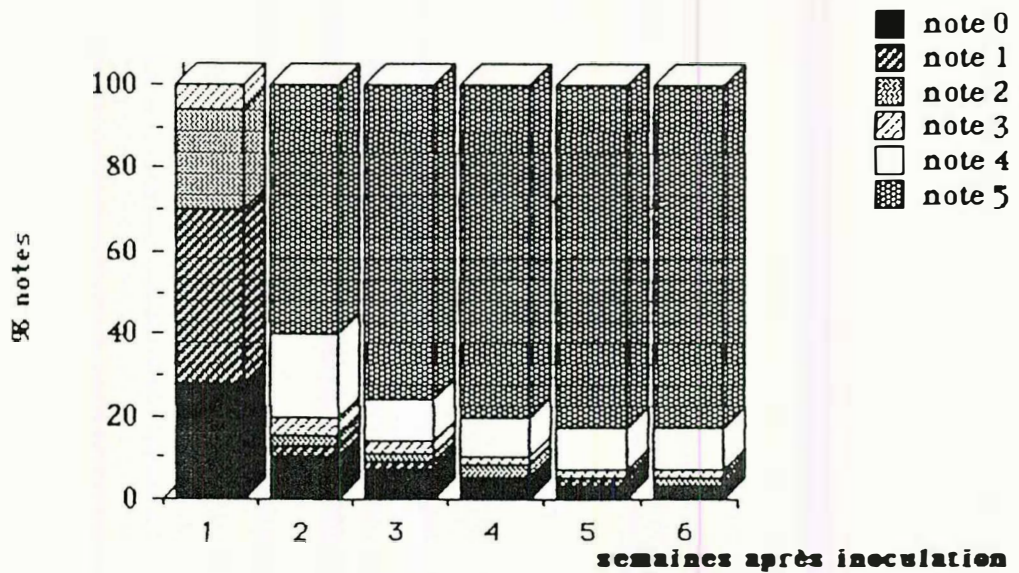


Fig. 52 c : INRA 508

Fig. 52 : Evolution de la fréquence des différentes notes de Striure par plant selon les variétés INRA 508, IRAT 143 et IRAT 297.

insectes doivent donc avoir fui ou avoir été tués après s'être alimentés sur les plants et leur avoir transmis le virus.

Les taux de plants virosés sont beaucoup plus faibles sur les variétés IRAT 297 et Revolution où moins de 60 % des plants présentent des symptômes (tableau LXXIII). Ce résultat, comme leurs faibles notes de symptômes, sont dus à leur résistance élevée aux virus et non pas au vecteur *C. mbila* dont les niveaux de populations sont les mêmes pour ces variétés que sur INRA 508.

3.2.2. Etude du système de notation

Quatre vingt dix sept pour cent des plants de l'hybride sensible présentent des symptômes cinq semaines après inoculation ; la réussite des infestations est donc excellente (fig. 52).

La notation des plants individuels, comme celle au niveau des feuilles, permet d'apprécier les différences de comportement des trois variétés (fig. 50, 51). La résistance du composite est confirmée tant du point de vue de la résistance complète (20 % de plants indemnes) que des différents niveaux de résistance partielle (médiane égale à 2). Le niveau de résistance d'IRAT 143 est plus faible (médiane égale à 3) mais bien plus élevé que celui d'INRA 508, surtout par sa très faible proportion de plants fortement attaqués (7 % de notes 5).

La notation individuelle de toutes les feuilles de chaque plant donne des moyennes similaires, quelle que soit la date d'observation, à celles de la notation faite sur l'ensemble du plant. L'utilisation de cette méthode très longue n'est donc pas justifiée et peut être abandonnée au profit de la notation plant par plant. Il existe une très bonne corrélation entre les moyennes par bloc de la notation des plants et les moyennes par bloc de la notation de la dernière feuille déroulée, surtout à partir de 14 jours après inoculation. Cette notation de la dernière feuille déroulée paraît donc la plus simple pour juger de la sévérité de l'attaque ; cependant elle ne permet pas de distinguer les plants ayant totalement échappé à l'infection de ceux qui l'ont surpassé.

L'observation des notes moyennes en fonction des dates de notation montre qu'elles augmentent jusqu'à la 5^e semaine après inoculation. L'étude des corrélations met en évidence des coefficients élevés dès le 14^e jour après inoculation (tableau LXXIV). A cette date, les niveaux de résistance des différentes variétés sont déjà significativement différents. Aussi, une notation comprise entre 14 et 28 jours est-elle suffisante pour évaluer la résistance à la Striure.

L'analyse factorielle des correspondances entre les différentes classes de rendement et les notes par plant montrent que les notes fortes (5) correspondent bien à des rendements très faibles (moins de 50 % du témoin), tandis que les notes faibles (0, 1, 2) affectent peu ou pas le rendement (fig. 53). Pour les notes intermédiaires (3 et 4), il y a bien une perte de rendement, mais celle-ci est difficile à chiffrer et semble dépendre de la variété.

3.2.3. Elaboration d'une note globale pour l'application aux familles

La notation de variétés et d'hybrides d'origines diverses permet de confirmer et de préciser le choix d'une date de notation. La dernière notation 28 jours après inoculation, c'est-à-dire plus de 40 jours après semis, est difficile à réaliser, les plants ayant déjà atteint une taille élevée. Quel que soit le niveau de résistance des origines variétales, elle donne globalement des résultats assez proches de ceux obtenus à 21 jours. Par contre, les notes à 14 jours sont toujours inférieures à celles à 21 jours. La notation à 21 jours est donc préférée car elle est aisée et rend mieux compte de l'incidence réelle de la Striure.

Le choix des modalités de calcul de la note globale a été réalisé sur les 20 familles d'IRAT 297 (tableau LXXV). Une dispersion maximale des notes est recherchée car elle permettra de mieux séparer les familles selon leur comportement à la Striure. Pour comparer les différentes modalités de calcul, l'indice de dispersion est basé sur le rapport entre écart-type et moyenne respective. Les valeurs les plus élevées sont observées sur les résultats des calculs 4 et surtout 5 et 6. De même, les écarts-types les plus élevés par rapport à la moyenne sont observés sur les résultats des calculs 4 et surtout 5 et 6. Ces trois dernières méthodes permettent donc une meilleure différenciation entre les familles. Le mode

PLANCHE VII

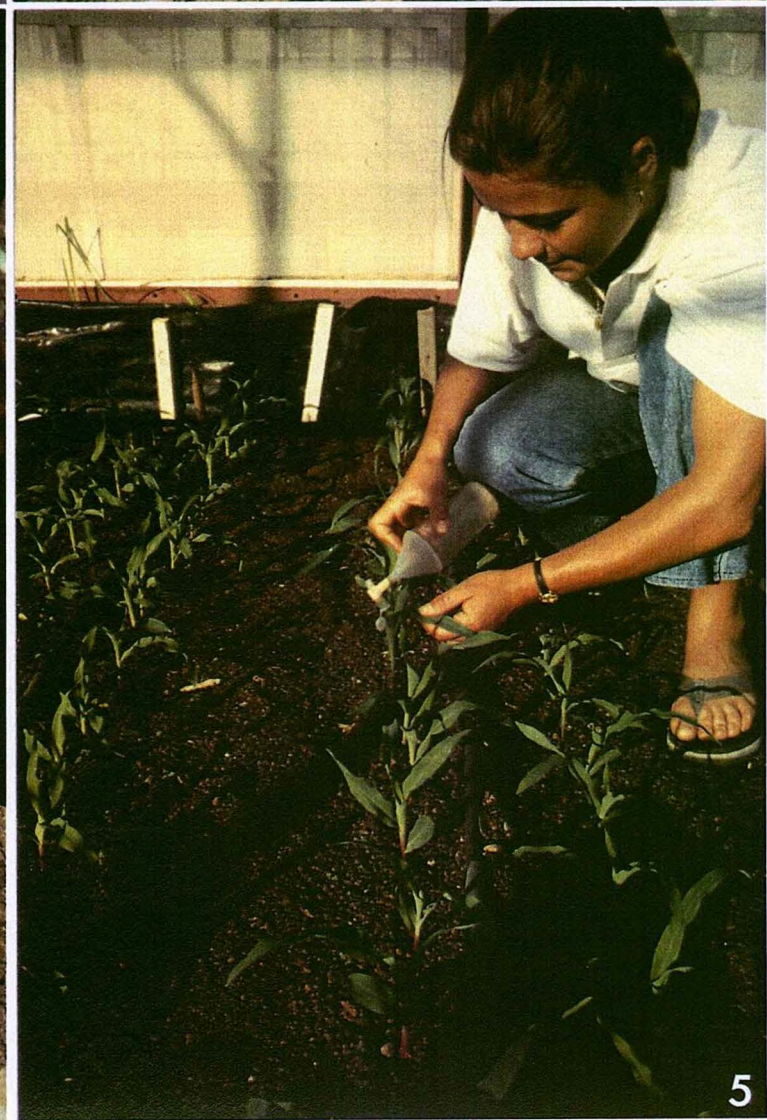
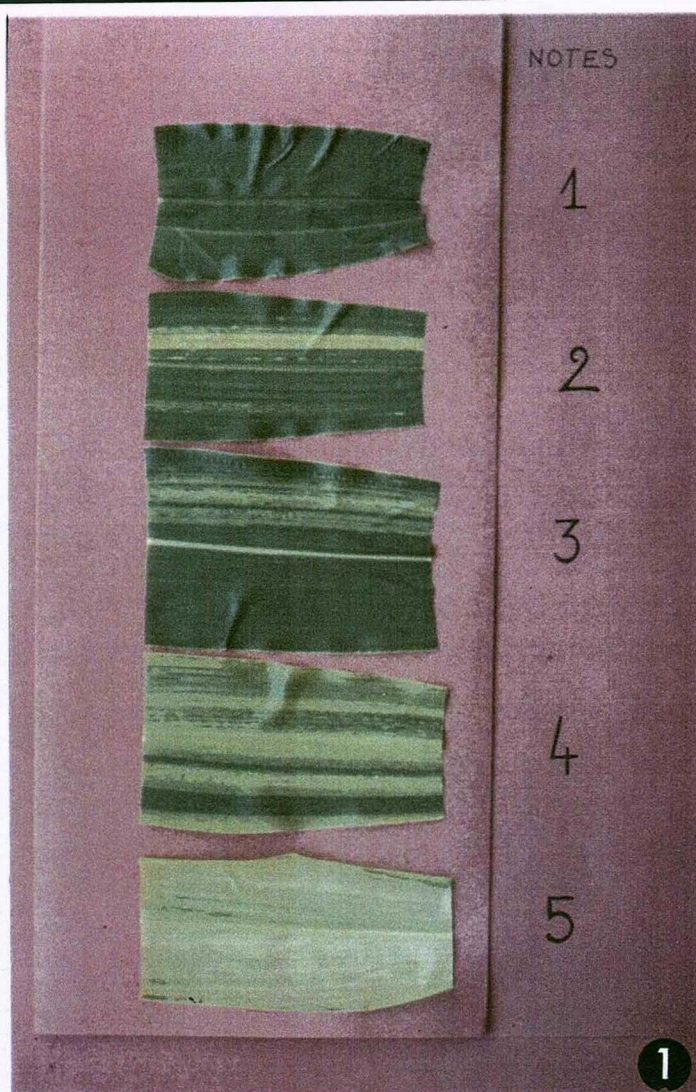
Photo 1 : Echelle de notation utilisée pour l'évaluation de la résistance au MCStpV

Photo 2 : Feuille de maïs de la variété IRAT 297 présentant des symptômes de Striure notés 3

Photo 3 : Feuille de maïs de la variété INRA 508 présentant des symptômes de Striure notés 5

Photo 4 : Dépôt de *C. mbila* dans les cornets des jeunes plants de maïs semés au champ

Photo 5 : Dépôt de *P. maidis* dans les cornets de jeunes plants de maïs semés en unités "insect-proof"



de calcul 6 dépend trop de la précision de la notation sur plant. Une différence de notation de 3 à 4 sur un seul plant modifie nettement la note de la famille.

Le mode de calcul 5 ne prend en compte que des plants moyennement à très fortement virosés (notes 3 à 5). Cela correspond aux plants pour lesquels l'influence de la virose sur le rendement est sûre (note 5) ou probable (notes 3 et 4) et non des plants manifestement tolérants (note 2). Pour cette raison, cette méthode sera préférée à celle du mode 4 d'autant qu'elle donne des écarts entre familles légèrement supérieurs.

3.3. Discussion

L'obtention d'un taux de réussite des infestations proches du taux théorique de transmission montre que la méthode des lachers d'insectes est opérationnelle. En augmentant légèrement le nombre d'insectes à lacher, on peut encore augmenter l'efficacité de l'inoculation. Ainsi, par exemple, pour le test des 250 premières familles d'IRAT 297 (5500 plants inoculés) en moyenne 3,11 insectes ont été déposés pour une réussite à 99,8 % des inoculations observées sur les lignes du témoin sensible. Cette excellente réussite d'infestation artificielle au champ par la Striure confirme l'intérêt de cette méthodologie utilisée par l'IITA avec *C. triangula* (cf. *C. storeyi*) ; les taux de réussite légèrement inférieurs obtenus au Nigéria (TANG & FAJEMISIN, 1988) pourraient s'expliquer par la capacité intrinsèque de transmission plus faible de cette espèce.

La notation symptomatologique des plants 21 jours après semis répond tout à fait à la nécessité d'une méthode précoce, rapide et précise pour les criblages variétaux. Le calcul d'une note globale facilitera toutes les évaluations variétales. D'autre part, une distinction des différentes notes individuelles dans les notations sera toujours possible en cas d'étude des types de résistance. La bonne correspondance entre les pertes de rendement et la notation symptomatologique confirme la validité de ce critère de choix.

4 - EVALUATION DES DIFFERENTES SOURCES DE RESISTANCE A LA STRIURE

L'évaluation du matériel végétal est désormais possible de manière reproductible avec la mise au point des infestations artificielles.

De par l'existence de plusieurs sources de résistance et de divergences à propos du caractère génétique de la résistance, il était prioritaire de pouvoir comparer ces différents matériels résistants.

Les lignées présentant un taux d'hétérozygotie faible ont été choisies préférentiellement. La comparaison des lignées de l'IRAT/REUNION, sélectionnées en conditions naturelles, avec celles de l'IITA, sélectionnées sous infestations artificielles au Nigéria, permettra indirectement de juger du pouvoir pathogène des isolats de MSV car ces lignées ont en commun une grande part de leurs sources de résistance par la variété Révolution.

L'infestation artificielle d'essais internationaux de variétés résistantes créées par l'IITA a été réalisée. Elle permettra également de juger du niveau de résistance nécessaire pour l'obtention de variétés productives même sous très forte pression de la Striure.

4.1. Matériels et méthodes

4.1.1. Lignées résistantes

Quatre origines de matériel résistant ont été testées sous infestation artificielle :

- Réunion : 23 lignées extraites de la variété composite Révolution et sélectionnées en conditions naturelles.

- Rodrigues : 5 lignées extraites d'écotypes de Rodrigues tolérants au MSV et sélectionnées à l'île Maurice dans des zones à faible niveau épidémique de Striure.

Tableau LXXV : Notes globales de Striure calculées à partir des notations sur plants individuels de 20 familles d'IRAT 297 suivant les modalités 1 à 6

FAMILLES	MODALITES DE CALCUL					
	1	2	3	4	5	6
1	162	190	152	152	76	19
2	95	150	115	85	15	0
3	157	176	129	138	43	0
4	124	162	143	100	62	19
5	176	195	157	162	86	0
6	179	200	168	163	100	21
7	146	174	131	131	47	0
8	136	164	129	114	43	0
9	164	164	118	118	27	0
10	143	171	138	124	57	0
11	114	152	133	86	48	19
12	137	168	132	111	37	21
13	152	179	137	147	163	0
14	176	195	171	162	124	38
15	71	129	110	52	14	0
16	214	224	167	205	90	62
17	105	138	119	67	29	0
18	162	181	138	148	62	19
19	200	225	190	200	130	40
20	195	210	170	180	100	40
. Moyenne	150	177	137	132	68	15
. Ecart-type	36	26	36	42	40	18
. Intervalle mini-maxi	143	96	80	153	116	62
. Indice de dispersion						
- écart-type sur la moyenne	0,24	0,15	0,26	0,31	0,6	1,23
- intervalle mini-maxi sur la moyenne	0,95	0,51	0,56	1,16	1,84	4,13

- Afrique du Sud : Le composite Valharts, donneur de résistance du programme de sélection pour la résistance au MSV en Afrique du Sud et une autre lignée résistante J2678TVN.

- Nigéria : 29 lignées TZI du programme hybride de l'IITA extraites de matériels divers mais sur lesquels un transfert de résistance a été réalisé sous infestation artificielle avec *C. triangularis* et des isolats de MSV du Nigéria. Les sources de résistance étaient principalement Révolution et IB 32.

Chaque origine est semée à raison d'une ligne de 21 plants. Les jeunes adultes de *C. mbita* issus d'une population sélectionnée transmettant théoriquement à 100 % sont mis en acquisition pendant 48 h sur des plants d'INRA 508 fortement infectés par l'isolat St 39.

L'infestation est réalisée 10 jours après semis à raison de trois *C. mbita* par plant. La notation symptomatologique est réalisée plant par plant 21 jours après. La méthode 5 est utilisée dans le calcul d'une note globale pour chaque origine.

4.1.2. Essais internationaux IITA/CIMMYT

Trois essais EVT de l'IITA comportant du matériel résistant à la Striure ont été mis en place à Ligne-Paradis :

- un essai d'hybrides jaunes à sept entrées plus deux témoins locaux et une variété IITA
- un essai de variétés tardives à sept entrées plus les deux témoins locaux et une variété sensible
- un essai de variétés précoces à cinq entrées plus les deux témoins locaux.

IRAT 297 et IRAT 143 ont été choisis comme témoins locaux pour évaluer la résistance du matériel végétal.

Les essais sont semés selon un dispositif en blocs à quatre répétitions. La surface parcellaire utile est de 8,8 m².

L'infestation artificielle est réalisée 10 jours après semis et la notation plant par plant 21 jours après inoculation selon l'échelle habituelle. Une seconde notation est faite sur la feuille de l'épi au 60^e jour après inoculation.

4.2. Résultats

4.2.1. Lignées résistantes

Dans le matériel de chaque origine, les notes obtenues sont assez variables mais, globalement, des différences importantes sont observées selon les lignées (tableau LXXVI).

Les lignées extraites de Révolution et sélectionnées à la Réunion obtiennent les notes les plus basses. Elles sont en moyenne deux fois plus faibles que celles des lignées TZI de l'IITA. Les notes des lignées rodriguaises sont légèrement plus élevées que celles des lignées de l'IITA. Elles présentent néanmoins des notes beaucoup plus faibles que celles du matériel provenant d'Afrique du Sud.

L'échelle de la notation peut varier de 0 à 500. Le matériel de la Réunion peut donc être considéré comme résistant, ceux de l'IITA et du MSIRI moyennement résistants et enfin celui d'Afrique du Sud moyennement sensible.

Quelle que soit l'origine du matériel, les lignées ou variétés présentent des comportements très différents vis-à-vis de la Striure, variant de très résistant à très sensible.

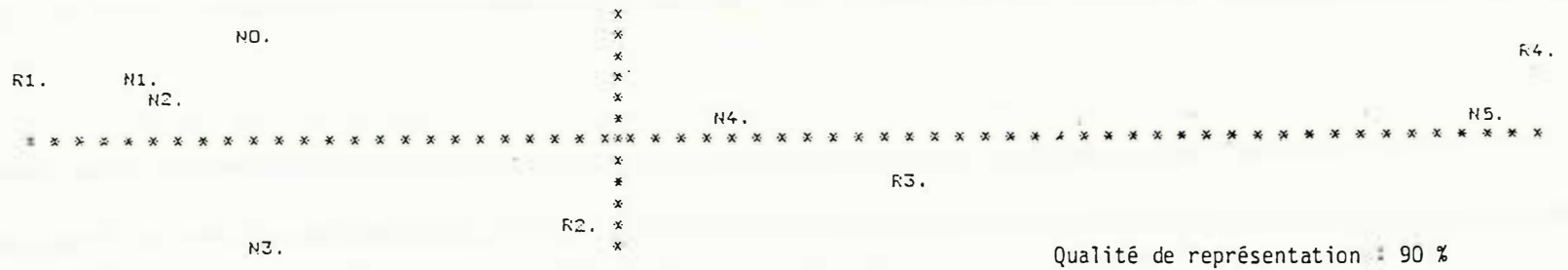
Des lignées très résistantes obtenant des notes inférieures ou égales à 200 sont assez nombreuses dans le matériel de la Réunion (19) et faibles dans celui du Nigéria (4) et de Rodrigues (1).

La répartition des effectifs de plants selon leurs notations individuelles montre une certaine hétérogénéité, beaucoup plus importante dans les lignées provenant de Révolution que dans les lignées TZI (fig. 54, 55). En effet, même si aucune répartition stricte dans une catégorie de note n'est

REPRESENTATION SIMULTANEE DES LIGNES ET COLONNES ***PLAN 1 3

AXE 1 HORIZONTAL

AXE 3 VERTICAL



Qualité de représentation : 90 %

Classes de rendement (en % témoin sain)

- R₁ : 90-100 %
- R₂ : 70-90 %
- R₃ : 50-70 %
- R₄ : 0-50 %

Echelle de notation de la striure

- N₀ : pas de symptômes
- N₁ : points chlorotiques
- N₂ : striure légère
- N₃ : striure modérée
- N₄ : striure forte
- N₅ : striure très forte

Fig. 53 : Analyse factorielle des correspondantes entre le rendement et la notation de la Striure à 21 jours après inoculation.

observée, les plants se répartissent selon 2 catégories de notes différentes dans 12 lignées TZI, contre seulement 2 dans les lignées de Révolution. Beaucoup plus de plants sont notés 0 ou 1 chez les lignées de Révolution par rapport aux TZI ; par contre on observe l'inverse pour la note 5. La lignée 115653 a jusqu'à 70 % de plants ne présentant aucun symptôme ou simplement quelques points chlorotiques ; seule la lignée 22533 présente des plants fortement virosés. En revanche, les lignes TZI 12 et TZI 31 comportent près de 70 % des plants avec la note 5. La faible fréquence de plants notés 0 ou 1 et la présence de plants fortement atteints chez les lignées IITA explique, pour une grande part, le déplacement vers la sensibilité par rapport à celles de la Réunion.

4.2.2. Essais internationaux IITA/CIMMYT

IRAT 297 obtient dans les trois essais la note la plus faible (tableaux LXXIX, LXXX, LXXXI). Le test de Dunnett montre qu'elle reste non significativement différente de celle du donneur de résistance de l'IITA (DMR-ESR-Y, DMR-LSR-Y). Toutes les autres variétés tardives ou précoces et les hybrides obtiennent des notes significativement plus élevées, sauf Across 85. Néanmoins, leurs notes sont significativement plus faibles que celles des témoins sensibles IRAT 143 et Ferké (1) 8128 (RE).

Par manque d'insectes, l'essai de variétés précoces n'a pu être correctement inoculé au 10^e jour et une deuxième infestation a été réalisée après la notation au 21^e jour. Aussi, est-ce seulement à la seconde notation (feuille de l'épi) qu'IRAT 143 s'avère très virosé. Cette inoculation tardive explique sa faible note non significativement différente de celle obtenue par la variété POP66-SR BC3.

Même en l'absence de témoins non inoculés, la mesure des rendements dans les trois essais apporte des informations intéressantes (tableaux LXXIX, LXXX, LXXXI). Quel que soit l'essai, IRAT 143 obtient les rendements les plus bas, ceux-ci n'atteignant pas 1,5 t par ha dans l'essai hybride. Ce rendement est très faible par rapport aux potentialités de cet hybride complexe (rendement moyen de 5 t par ha et maximum de 7,5 t par ha).

Malgré l'obtention des notes les plus faibles, IRAT 297 ne donne que des rendements médiocres. IRAT 297 n'a pas été amélioré pour ses caractères agronomiques ; ses potentialités pour le rendement sont donc faibles comme chez beaucoup d'écotypes tropicaux ; les plants sont en outre de taille élevée et donc très sensible à la verse. Lors du passage de la dépression cyclonique Clotilda, des vents violents ont provoqué une verse importante, voire totale, de certaines parcelles d'IRAT 297, alors que les autres variétés ont été globalement moins affectées. Ainsi, les rendements d'IRAT 297 varient de plus d'1,5 t selon les essais, alors que ceux d'une variété comme EKONNA 83 TZSRY-1 restent équivalents.

IRAT 297 donne donc les rendements les plus faibles après ceux des variétés sensibles. Les rendements du composite résistant sont néanmoins non significativement différents de ceux de plusieurs variétés de l'IITA. Ce qui montre l'effet non négligeable de la Striure sur celles-ci.

Malgré des notes "viroses" assez fortes, quelques hybrides et variétés obtiennent de bons rendements (plus de 5 t par ha). Ceux-ci restent tout de même assez nettement inférieurs à leurs potentialités.

L'hybride 8425-8 par exemple, testé en 1985 en Afrique de l'ouest, a produit jusqu'à 8,2 t par ha (ANONYME, 1986). Son rendement moyen était de 6 t par ha sur 21 localités, soit 2 t de plus que dans cet essai.

4.3. Discussion

La comparaison de différentes lignées montrent que le niveau de résistance existant dans Révolution est très élevé. Alors que cette variété est à l'origine des résistances contenues dans les lignées de la Réunion et dans les lignées TZI de l'IITA, ces dernières s'avèrent plus sensibles. L'existence de plants fortement virosés dans les lignées TZI est pour une grande part responsable de cette sensibilité. Celles-ci ont été sélectionnées sous infestations artificielles et si de tels plants étaient apparus au Nigéria, ils auraient sûrement été éliminés. Cette observation de plants fortement virosés dans ce matériel, comme la grande sensibilité du donneur de résistance du programme Sud Africain à la Réunion, pourrait donc être le fait d'un pouvoir pathogène supérieur des isolats de MSV de la Réunion comme l'affirme BOCK (1980).

Tableau LXXVI : Comparaison de la résistance à la Striure de lignées de maïs de diverses origines sous infestations artificielles par *C. nubilæ* à Ligne-Paradis

ORIGINE							
LA REUNION (IRAT)		NIGERIA (IITA)		RODRIGUES (MSIRI)		AFRIQUE DU SUD	
Référence	Note	Référence	Note	Référence	Note	Référence	Note
156 5 3	18	TZI 1	40	R 26	200	J2678TVN	378
225 1 3	83	TZI 25	150	R 22	315	Composite	400
312 18 2	100	TZI 28	167	R 14	325	Valharts	
85 4 1	107	TZI 19	188	R 9	392		
144 1 1	114	TZI 9	236	R 4	447		
168 10 1	116	TZI 5	238				
225 1 2	120	TZI 8	250				
290 23 3	122	TZI 7	257				
61 2 3	124	TZI 20	275				
278 4 1	140	TZI 29	279				
144 5 3	143	TZI 21	282				
144 2 1	155	TZI 30	286				
335 3 2	157	TZI 17	292				
275 4 2	169	TZI 3	300				
220 1 2	183	TZI 16	300				
175 2 1	194	TZI 10	307				
220 1 1	194	TZI 22	308				
83 12 3	200	TZI 18	329				
225 3 3	200	TZI 6	333				
144 2 2	216	TZI 2	353				
144 2 3	226	TZI 13	353				
61 2 1	243	TZI 4	354				
144 4 1	333	TZI 15	380				
		TZI 11	386				
		TZI 12	400				
		TZI 24	400				
		TZI 14	415				
		TZI 27	422				
		TZI 31	473				
n	23	29		6		2	
Moyenne	159	302		336		389	
Ecart-type	65	92		93		16	
Mini-Maxi	18-333	40-473		200-447		378-400	

La très faible fréquence des plants notés 0 ou 1 dans les lignées TZI peut s'expliquer par une pratique des sélectionneurs de l'IITA qui éliminent tous les plants indemnes pour éviter de conserver des plants ayant échappé à l'inoculation (FAJEMISIN, comm. pers.).

La présence de proportions élevées de plants sans symptômes chez les lignées les plus résistantes extraites de Révolution prouve l'existence d'une résistance complète. Celle-ci a été fortement sélectionnée par autofécondation en conditions naturelles car près de 70 % des plants peuvent être recensés alors que seuls 10 % sont observés dans le composite IRAT 297.

Contrairement à ce que l'on pouvait attendre, les lignées ne présentent pas un comportement homogène face à la Striure ; aussi le déterminisme génétique de la résistance doit-il être pour une grande part polygénique.

L'observation des essais de variétés dans lesquelles l'IITA a transféré la résistance montre leur assez bon comportement sous infestations artificielles. Malgré des notes "viroses" moyennement élevées, elles donnent des rendements importants, beaucoup plus élevés que ceux des variétés sensibles. Néanmoins, comparativement à leurs potentialités, des pertes de rendements non négligeables sont présumées.

Comme le montrent les résultats obtenus avec IRAT 297, une amélioration du niveau de résistance peut être obtenue. Celle-ci doit être recherchée surtout pour des variétés susceptibles d'être cultivées dans des régions à risques épidémiques élevés.

5 - MISE AU POINT DU SCHEMA DE TRANSFERT DE LA RESISTANCE

L'importance des épidémies de Striure en Afrique et à la Réunion nécessite d'obtenir, lors de la création de variétés multirésistantes, un niveau particulièrement élevé de résistance au MSV. La qualité d'IRAT 297 étant confirmée, la validité du schéma général de transfert demande à être vérifiée. Différentes modifications sont proposées en fonction de ces premiers résultats expérimentaux.

5.1. Matériels et méthodes

5.1.1. Criblages des familles F2 pour le MSV

Conformément au schéma de sélection (fig. 16), la variété sensible est croisée avec le donneur de résistance IRAT 297, puis le passage en F2 s'effectue en pollinisation libre et 500 épis sont récoltés. Le criblage est alors réalisé sur les 500 familles, et tout d'abord pour le MSV.

Les familles du croisement Tuxpeno x IRAT 297 ont été les premières testées.

Elles sont semées à raison d'une ligne de 21 plants par famille. Pour contrôler la qualité de l'inoculation, une ligne témoin d'INRA 508 est intercalée toutes les 25 lignes. L'infestation est réalisée 10 jours après semis à raison de 3 *C. mbila* (capacité intrinsèque de transmission de 100 %) par plant. La notation est effectuée 21 jours après inoculation. La méthode 5 de calcul de la note par famille est appliquée.

5.1.2. Amélioration du niveau de résistance d'IRAT

297

Le dernier cycle de brassage de CVR* avait permis la création de 500 familles CVR 3 C1 et d'un bulk équilibré inscrit sous le nom d'IRAT 297. Les 500 familles ont été semées à raison d'une ligne de 21 plants de façon identique aux familles F2.

Sur les 500 familles, les 100 premières obtenant les notes les plus faibles ont été sélectionnées. A partir des talons d'origine, ces familles ont été semées et brassées selon l'Irish Method permettant la création de 500 nouvelles familles et d'un "bulk" équilibré CVR 3 C2.

Celles-ci sont alors rentrées dans un second cycle d'amélioration de la résistance sous infestations artificielles.

Tableau LXXVII : Comportement à la Striure de l'essai international de variétés jaunes semi-précoces résistantes au MSV de l'IITA (EVT-E/I SR-Y) sous infestations artificielles à Ligne-Paradis

Entrée	Rendement par ha (en kg de grains secs)	Note virose globale à 21 jours	Note sur la feuille de l'épi à 60 jours
1 EV 8431-SR BC4	3918 abc	291 b	362 bc
2 POP 66-SR BC3	4642 a	308 b	390 c
3 TZSyn 6 SR-Y	3713 bc	201 b =	373 bc
4 DMR-ESR-Y	4226 ab	261 ab =	330 ab =
5 BERTOYA 82 TZESR-Y	3142 cd =	279 b =	384 bc
6 IRAT 297 (CVR 3 (C1 Bulk 1 à 105))	2467 d =	217 a T	286 a T
7 IRAT 143	2400 d =	285 b	400 c
Coefficient de variation	15,79	11,7	9,5

Tableau LXXVIII : Comportement à la striure de l'essai international (EVT-LSRY) de l'IITA de variétés jaunes tardives résistantes au MSV sous infestations artificielles à Ligne-Paradis

Entrée	Rendement par ha (en kg de grains secs)	Note virose globale à 21 j	Note sur la feuille de l'épi à 60 j
1 EKONNA 83 TZSR-Y-1	4335 b(1) =(2)	316 c >	368 c >
2 ACROSS 85 TZSR-Y-1	4658 ab >	269 b =	312 b =
3 FARAKO BA 85 TZSR-Y-1	4758 ab >	327 c >	381 c >
4 IKENNE 85 TZSR-Y-1	5248 ab >	297 bc >	365 bc >
5 SEKOU 85 TZSR-Y-1	4134 bc =	314 c >	340 c >
6 EV 8428-SR BC4	5570 a >	332 c >	380 c >
7 DMR-LSR-YELLOW	4141 bc =	310 c >	338 c =
8 FERKE (1) 8128 (RE)	2018 d =	432 d >	438 d >
9 IRAT 297 (CVR 3 (C2) bulk 1 à 105)	3174 c T	225 a T	279 a T
10 IRAT 143	1408 d <	388 d >	431 d >
Coefficient de variation	17,81	8,02	8,09

(1) Test de Newman et Keuls à 5 %

(2) Comparaison de Dunnett par rapport au témoin (T) à 5 %

Tableau LXXIX : Comportement à la striure de l'essai international d'hybrides jaunes résistants au MSV de l'IITA sous infestations artificielles à Ligne-Paradis

Entrée	Rendement par ha (au kg de grains secs)	Note virose globale à 21 j	Note sur la feuille de l'épi à 60 j
1 8329-15	5160 ab(1) >(2)	329 b >	394 b >
2 8425-8	4103 abc =	316 b >	396 b >
3 8425-10	5527 a >	320 b >	393 b >
4 8434-11	5469 a >	323 b >	397 b >
5 8505-13	5114 ab >	322 b >	403 b >
6 8522-2	2461 d *	326 b >	385 b >
7 8644-31	5166 ab >	336 b >	393 b >
8 EK-83 TZSR-11	4355 bc T	309 b >	322 a =
9 IRAT 297 (CVR 3 (C2) bulk 1 à 105)	3749 c *	227 a T	290 a T
10 IRAT 143	1317 d <	367 c >	440 c >
Coefficient de variation (%)	15,13	5,58	4,49

5.1.3. Criblage de F1 au cours du passage en F2

Lors du passage de F1 en F2 (fig. 16), généralement 2000 plants sont semés pour espérer récolter 500 épis de qualité irréprochable. La mise en place d'un criblage à ce niveau permet une sélection de plants. Pour obtenir un nombre équivalent d'épis, 5000 plants ont été semés. Quatre F1 provenant des croisements des variétés CN7, IRAT 171, Tiémantié et Tuxpeno 1 avec CVR3 C2 ont été étudiées. Elles sont infestées de façon identique aux familles F2. Une notation de 5 lignes échantillonnées d'environ 80 plants est réalisée à 21 jours.

Une épuration sera ensuite réalisée avant floraison pour la conservation des plants les plus résistants.

5.2. Résultats

5.2.1. Criblage des familles F2

La note moyenne obtenue sur les 125 premières familles inoculées, est proche de 400, ce qui est élevé (tableau LXXX). L'écart type assez faible montre que les familles expriment une variabilité réduite dans leur comportement à la Striure. Sur 125 familles, seulement 2 présentent une note inférieure à 300. Près de la moitié des familles devrait pouvoir être conservées si l'on voulait faire les criblages pour les autres virus et ensuite le brassage des familles conservées.

L'observation de la moitié des familles les plus résistantes met en évidence, sur l'ensemble, des proportions trop élevées de plants sensibles (fig. 56). Presque toutes présentent plus de 50 % de plants notés 4 ou 5.

Aussi, malgré une augmentation du niveau de résistance par rapport à la variété sensible de départ, celle-ci est-elle insuffisante.

Pour remédier à ce phénomène, deux solutions sont envisagées:

- . améliorer le niveau général de résistance du donneur
- . effectuer un premier criblage dès la F1 (lors du passage en F2) pour éliminer les plants trop sensibles.

5.2.2. Amélioration du niveau de résistance d'IRAT

297

La comparaison des deux séries de familles F2 d'IRAT 297 permet de connaître le gain de résistance obtenu par un cycle de sélection récurrente.

L'analyse sur les 64 premières familles inoculées montre une augmentation générale du niveau de résistance, la note moyenne sur les familles baisse d'environ 20 % (tableau LXXX). L'observation de la fréquence des différentes notes des plants selon les familles montre la prépondérance des notes 0-1 et 3. La comparaison entre les 2 cycles met surtout en évidence la quasi-absence de plants très sensibles (note 5) dans les familles CVR 3 C2 (fig. 57, 58).

La comparaison des différences entre les notes des familles des cycles 1 et 2 classées selon des notes croissantes montre que le gain de résistance lors du cycle de sélection a été important pour les familles les plus résistantes et les plus sensibles (fig. 59).

La comparaison des courbes de pourcentage de plants, selon les notes des plants, en classant les familles par note globale croissante pour les cycles C1 et C2 montre que l'augmentation de la résistance est due à une réduction importante des plants notés 4 et 5 dans les familles moyennement résistantes et sensibles. Par ailleurs, pour les familles très résistantes, une augmentation importante des plants notés 0 et 1 est observée, tandis que pour le plus grand nombre de familles résistantes, le gain est obtenu par un accroissement du pourcentage de plants notés 2 (fig. 60).

5.2.3. Criblage au cours du passage en F2

Globalement, les quatre F1 présentent des notes moyennes proches ; elles sont comprises

PLANCHE VIII

Photo 1 : Sélection des familles les plus résistantes à la Striure avant floraison lors de la création de CVR3C₂

Photo 2 : Parcelle de la variété IRAT 297 entourée des parcelles de deux hybrides de l'IITA (85-22-2 et 83-29-15) lors de l'essai international d'hybrides jaunes (CYMMIT/IITA) implanté à Ligne-Paradis

Photo 3 : Comparaison des hauteurs des plants après floraison de la variété IRAT 297 avec celles des plants de l'hybride IITA 85-22-2 lors de l'essai international d'hybrides jaunes (CYMMIT/IITA) implanté à Ligne-Paradis

Photo 4 : Plants d'IRAT 297 de l'essai international d'hybrides jaunes réalisés présentant peu de symptômes de Striure malgré l'infestation artificielle pour la Striure

Photo 5 : Plants de l'hybride IITA 83-29-15 de l'essai international d'hybrides jaunes présentant des symptômes importants de Striure



entre 360 et 410, ce qui peut être considéré comme moyennement sensible. La répartition des plants selon les catégories de notes montre qu'entre 15 et 30 % des plants obtiennent des notes inférieures ou égales à 3. Dans ce faible pourcentage de plants considérés comme résistants, seulement 5 % (noté 0 à 2) s'avèrent très résistants (fig. 61).

Pour récolter 500 épis, au moins 1000 plants sont nécessaires. Aussi, à la montaison, tous les plants sensibles (notés 4 ou 5) peuvent-ils, *a priori*, être éliminés sauf pour le dernier croisement (Tuxpeno 1 x CVR 3 C2).

5.3. Discussion

Le criblage de familles F2 des premiers croisements d'IRAT 297 avec des variétés sensibles met en évidence leur résistance moyenne très insuffisante. Malgré l'existence de plants très résistants, la trop grande proportion de plants sensibles dans la quasi-totalité des familles ne permet pas la sélection d'un nombre suffisant d'entre elles pour passer aux étapes suivantes.

Des modifications du schéma initial ont été recherchées en tentant d'abord d'élever le niveau de résistance du donneur, donc du croisement départ, ensuite d'éviter toute conservation de matériel trop sensible à chaque étape du cycle de transfert.

En un cycle de sélection sous infestations artificielles, puis de brassage "half sib", un gain important de résistance a été obtenu comme le montre la baisse de la note générale des familles de CVR 3 C2. L'étude comparative de la répartition des plants au sein des familles montre que cette amélioration s'est faite surtout par élimination des plants très sensibles dans les familles les moins résistantes et en favorisant les proportions de plants très résistants dans les meilleures familles. Dans ce dernier groupe, il est intéressant de séparer les plants notés 0 ou 1 des plants notés 2. En effet, une grande différence de concentration virale est notée entre ceux-ci (PETERSCHMITT, 1988) et les symptômes notés 1 sont généralement transitoires alors que ceux de type 2 sont présents sur toutes les feuilles ; deux mécanismes de résistance différents sont donc pressentis.

La sélection récurrente s'avère aussi efficace que les cycles d'autofécondation pour sélectionner la résistance complète car certaines familles présentent jusqu'à 80 % de plants notés 0 ou 1. Elle permet en outre d'obtenir en deuxième cycle des taux des plants notés 0 ou 1 équivalents à ceux des meilleures lignées de Révolution.

Les inoculations au cours du passage en F2 mettent en évidence la grande sensibilité des F1 issues des croisements des variétés sensibles avec CVR 3 C2, même après le premier cycle de sélection du donneur sous infestations artificielles.

Seulement 20 % des plants présentent un certain niveau de résistance ; ceci révèle la faible fréquence d'un caractère dominant de la résistance chez IRAT 297. Aussi, le criblage en F1, s'il permet d'éliminer les plants trop sensibles, doit-il être réalisé avec circonspection pour ne pas perdre trop d'allèles récessifs et donc limiter les possibilités de recombinaisons favorables.

Ces différentes mesures devraient permettre d'augmenter sensiblement le niveau de résistance en F2. Une dernière modification est envisagée. Il s'agit de réaliser les choix en F2, non plus en famille, dont on rebrasse ensuite les talons, mais par plant qu'on laisse se féconder entre eux. L'intérêt serait double : une sélection plus intense, puisque l'on ne conserve que les plants les plus résistants, et un travail plus rapide, puisque test et brassage seraient confondus. Néanmoins, une telle procédure ne sera engagée que si nécessaire, car on favoriserait de la sorte les gènes majeurs de résistance complète par rapport à une accumulation des gènes mineurs déterminant la résistance partielle.

6 - CONCLUSION

Comparativement à celle observée sur INRA 508, la faible incidence de la Striure sur IRAT 297, démontre une excellente résistance au champ de cette variété. Cette résistance est restée constante pendant les trois années d'observation à Ligne-Paradis. La diversité des réactions des plants du composite face à la Striure en conditions naturelles est le reflet de sa large base génétique pour la résistance. La vitesse et les niveaux faibles d'infection dans les parcelles, comme les réactions symptomatologiques variées, sont l'expression de différents degrés de résistance partielle. L'existence d'une résistance complète est également mise en évidence par la totale absence de symptômes sur

Tableau LXXX : Comportement à la striure des familles F₂ de deux cycles de sélection d'IRAT 297 et F₃ de son croisement avec la variété sensible Tuxpenio

	Tuxpenio x CVR3 C1	CVR3 C1 (IRAT 297)	CVR3 C2
Moyenne	393	178	145
Ecart-type	40	68	71
Mini-maxi	150-478	43-355	18-295
n	125	64	64

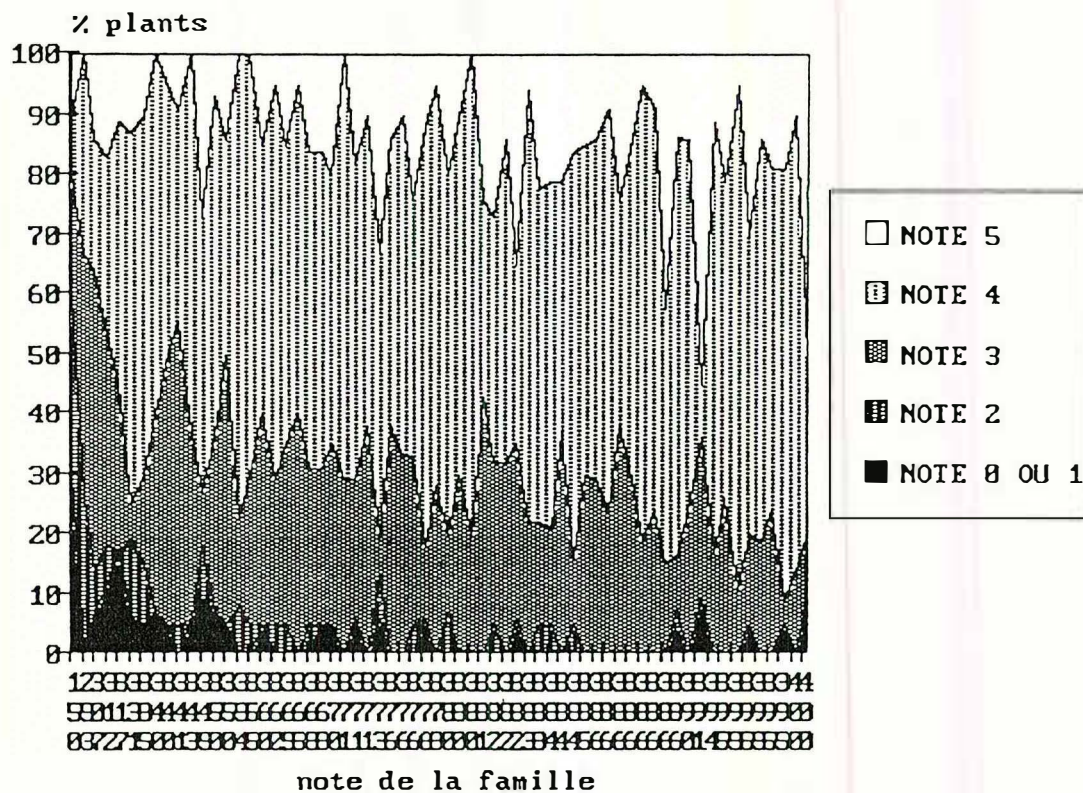


Fig. 56 : Répartition des notes individuelles des plants dans 64 familles F₂ du croisement Tuxpeno par IRAT 297 classées par ordre croissant de notes pour l'évaluation de leur résistance à la Striure.

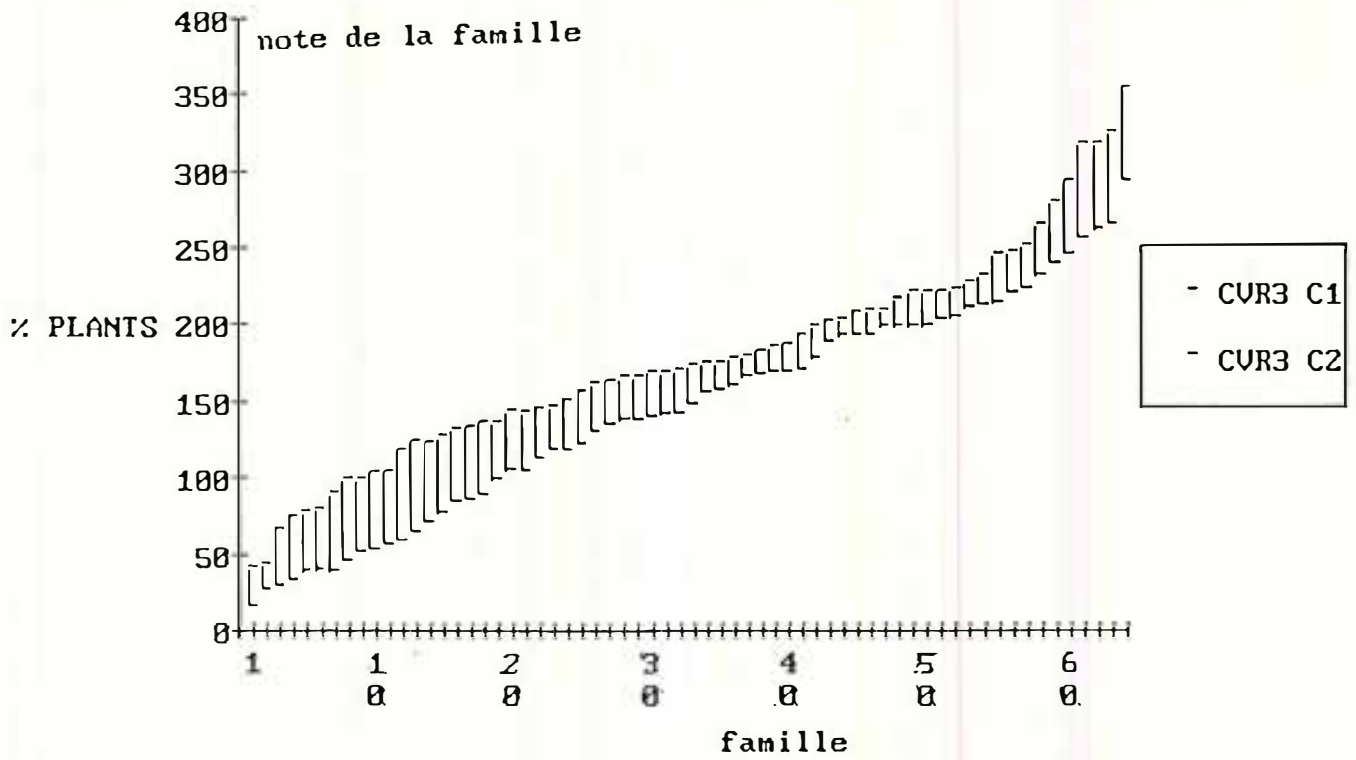


Fig. 59 : Comparaison des notes de 64 familles F_2 d'IRAT 297 entre les cycles de sélection CVR3 C1 et CVR3 C2 sous infestations artificielles après classement par ordre croissant de notes.

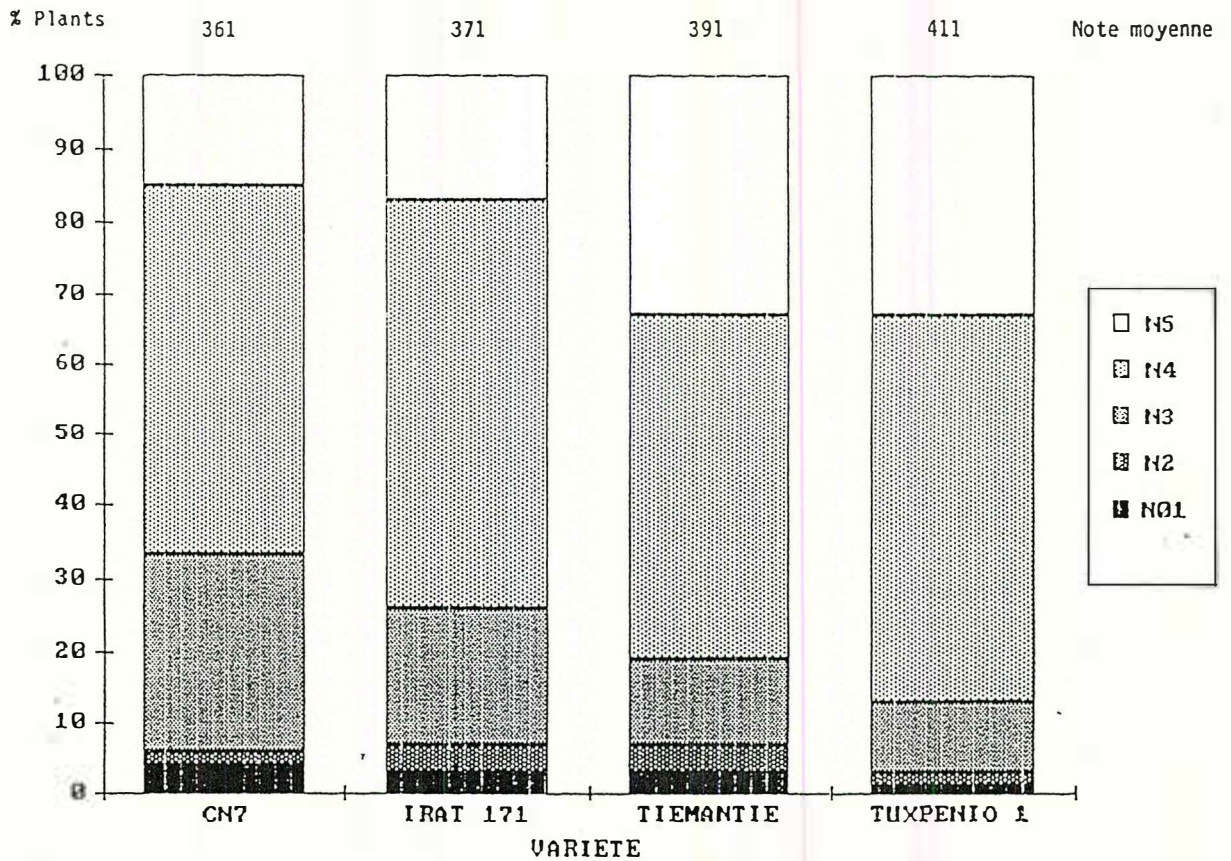


Fig. 61 : Répartition des notes individuelles de plants dans 4 descendance F_1 issues de croisements entre variétés sensibles et IRAT 297 (CVR3 C2) classées par ordre croissant pour l'évaluation de leur résistance à la Striure.

certains plants, même au cours des périodes épidémiques les plus fortes. La fréquence de ce caractère est néanmoins faible car il affecte moins de 10 % des plants.

La qualité d'IRAT 297 comme donneur de résistance permet d'envisager la mise en place d'un programme de création variétale à la Réunion. Toutefois, notre objectif de transfert de la résistance à de nombreuses variétés pour une utilisation sur une zone géographique beaucoup plus large imposait une étude de la variabilité du MSV.

Nos différentes études du pouvoir pathogène du MSV montrent la grande diversité des isolats au sein de l'île. Deux groupes de virulence et au moins deux niveaux d'agressivité sont mis en évidence. Ces variations agissent sur plusieurs facteurs primordiaux de l'épidémiologie ; elles sont également à prendre en compte pour les infestations artificielles. Même en l'absence d'effets différentiels dus à des variantes spécialisées, les variations d'agressivité ont des conséquences très différentes sur la plante, quelle que soit la variété. Ceci implique un choix raisonné des isolats les plus agressifs pour le criblage variétal.

Vu l'impossibilité de réaliser des travaux simultanés utilisant des gammes d'hôtes strictement identiques dans les différentes régions affectées par la Striure, les comparaisons sérologiques des isolats avec des anticorps monoclonaux ont été effectuées. Trois sérotypes ont pu être distingués avec les cinq anticorps monoclonaux. Le sérotype SP est de loin le plus répandu dans l'océan Indien comme en Afrique, où il est d'ailleurs le seul mis en évidence pour l'Afrique de l'ouest (PETERSCHMITT, 1988). Le sérotype 94, bien que beaucoup moins fréquent et jamais détecté sur maïs, a une certaine importance car il est observé en Afrique de l'est, à la Réunion mais aussi en Océanie. Il confirme ainsi la variabilité du virus mais aussi la diversité des isolats de la Réunion, qui, malgré sa faible superficie, affiche une composition en isolats identiques à celle d'autres grandes régions d'Afrique.

Cette importante homogénéité du MSV sur l'ensemble des échantillons étudiés confirme l'intérêt régional de notre programme, bien que l'existence d'autres sérotypes, comme la faible correspondance entre pouvoir pathogène et propriétés sérologiques, ne permette pas de l'affirmer avec certitude.

Le pouvoir pathogène élevé des isolats viraux et l'élevage de masse de biotype de *C. mbila* à capacité intrinsèque de transmission très élevée ont rendu possible la mise au point d'infestations artificielles assurant une excellente réussite des inoculations. La qualité du criblage est telle que la sélection pour la résistance complète est possible en conservant les plants sans symptômes, la probabilité d'échapper à l'inoculation étant négligeable.

Pour mener à bien toutes les opérations de criblage variétal, une méthode de choix associant rapidité et précision a été recherchée. Elle s'appuie sur une notation individuelle des plants effectuée 21 jours après inoculation suivant une échelle allant de 0 à 5. Cette échelle prend en compte des symptômes foliaires caractéristiques correspondant à des quantités d'antigènes viraux significativement différentes (PETERSCHMITT, 1988) et à des pertes de rendement également distinctes. L'évaluation variétale est réalisée ensuite par une méthode de calcul intégrant toutes les notes individuelles des plants et présentant une variance élevée.

La mise au point d'une méthode d'évaluation reproductible permet aussi la comparaison des différentes sources de résistance à la Striure. Celle-ci montre que les lignées extraites de Révolution en conditions naturelles à la Réunion sont globalement les plus résistantes. Elles sont même supérieures aux lignées TZI qui ont pourtant bénéficié également d'un transfert de résistance à partir de cette même variété. L'observation de plants très virosés dans ces lignées sélectionnées sous infestations artificielles au Nigéria pourrait donc être le fait d'un pouvoir pathogène plus fort des isolats de MSV de la Réunion. Les différences entre ces matériels peuvent être imputées également aux modalités et techniques de sélection.

Toutes les lignées, malgré un taux d'homozygotie normalement très élevé, présentent encore des réactions symptomatologiques à la Striure assez hétérogènes au niveau des plantes. Ceci prouve le caractère polygénique de la résistance et l'importance des gènes mineurs dans son déterminisme. L'existence d'une résistance complète est également confirmée par l'obtention de lignées de Révolution avec plus de 70 % de plants indemnes. L'importance de ce type de résistance élevée dans le matériel IRAT comme sa quasi-absence dans celui de l'IITA où les plants sans symptômes sont éliminés, révèle le caractère oligogénique de cette résistance.

Le niveau de résistance idéal à obtenir dans une variété commerciale est délicat à déterminer. Pour préciser ce choix, les essais internationaux de variétés et hybrides de l'IITA réputés résistants à la Striure dans lesquels IRAT 297 a été inclus ont été inoculés artificiellement. Globalement, ces variétés

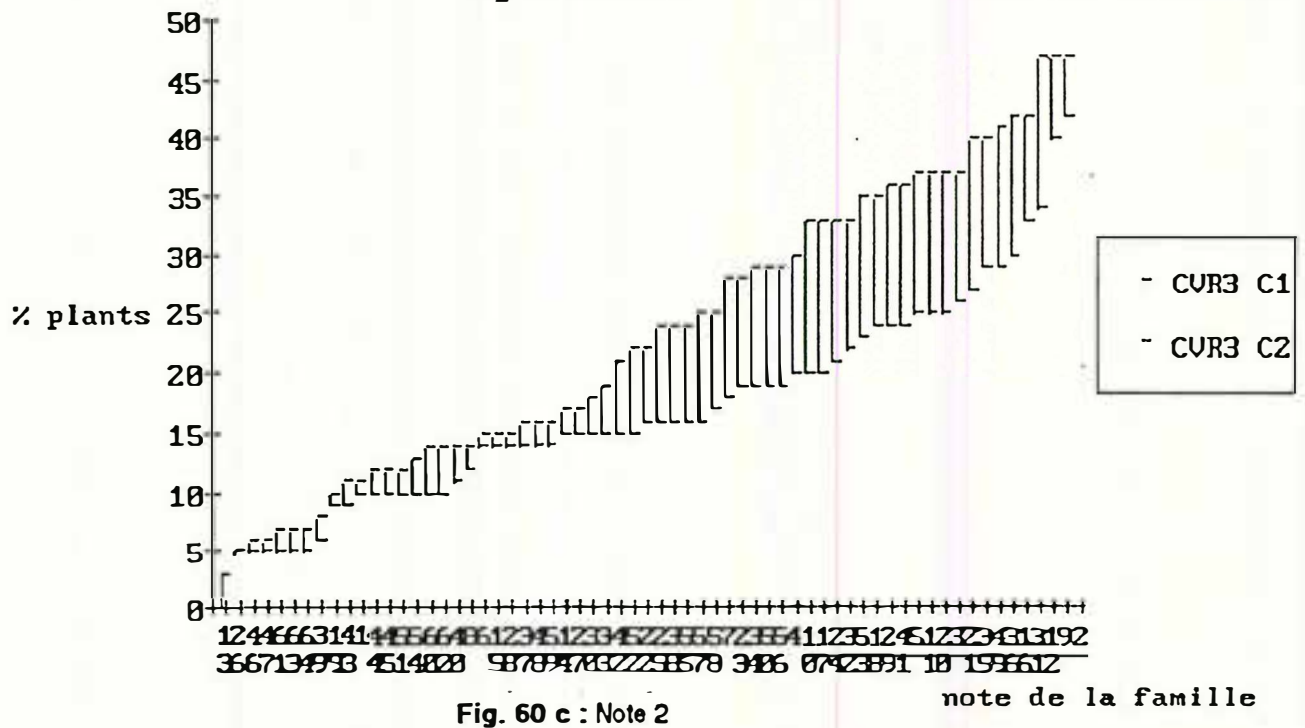
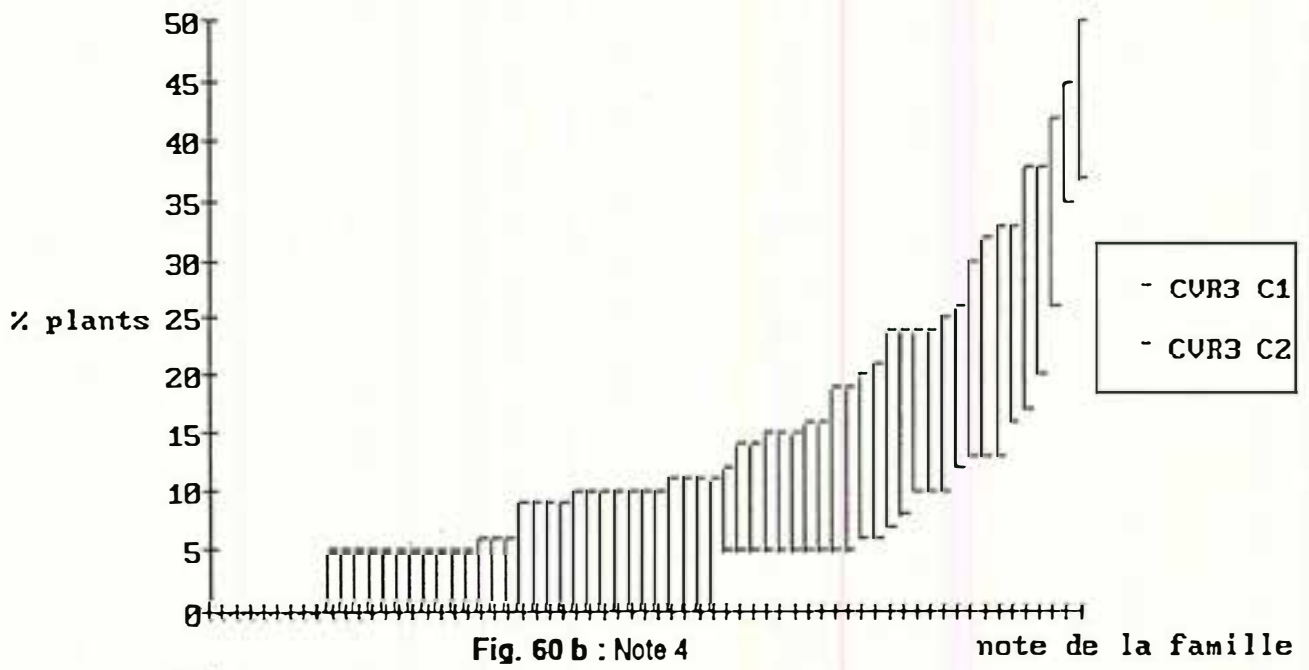
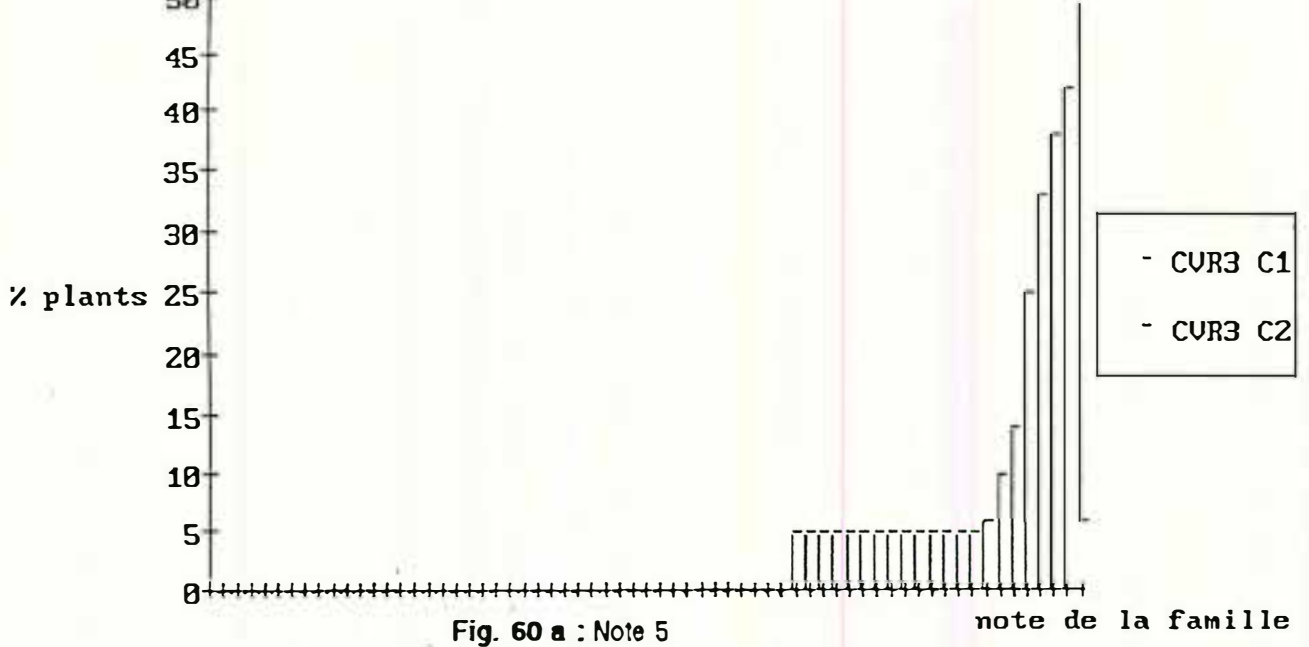


Fig. 60 : Comparaison des écarts d'effectifs de plants noté 2, 4 et 5 entre 64 familles F₂ d'IRAT 297 des cycles de sélection C1 et C2 sous infestations artificielles après classement par ordre croissant de notes.

obtiennent des notes (300 à 400) significativement plus fortes qu'IRAT 297 (250), leurs rendements sont relativement élevés mais vraisemblablement inférieurs à leurs potentialités. Aussi, un niveau de résistance légèrement plus élevé est-il souhaitable surtout pour les variétés cultivées dans les régions à haut risque d'épidémie de Striure. Le niveau de résistance étant définie, l'application de l'intensité de sélection doit être conçue pour allier une grande variabilité génétique garante de la durabilité à l'acquisition du niveau de résistance voulu dans un temps minimum.

Les premiers résultats des croisements avec les variétés sensibles montrent que le schéma initial de transfert ne peut être appliqué, et diverses modifications ont du être envisagées. Tout d'abord, une élévation du niveau de résistance du donneur a été effectuée sous infestation artificielle. En un cycle de sélection récurrente, le gain est important ; l'amélioration s'est faite principalement par élimination des plants très sensibles et augmentation des plants très résistants.

Ainsi, certaines familles présentent dans le deuxième cycle d'IRAT 297 jusqu'à près de 80 % de plants très résistants (note 0 ou 1), soit des pourcentages comparables, voire supérieurs, à ceux des meilleures lignées de Révolution. Par sélection récurrente sous infestations artificielles, la concentration des allèles favorables pour la résistance au MSV est donc aussi performante qu'après plusieurs cycles d'autofécondation en conditions naturelles.

Le gain de résistance est également obtenu par un accroissement général des pourcentages de plants notés 2. Ainsi, l'amélioration de la résistance est également assurée en favorisant sur l'ensemble de la population de plants les combinaisons d'allèles permettant un niveau de résistance partielle élevée.

Le criblage sur les plants des F2 avec les variétés sensibles, montre que le premier cycle de sélection sur IRAT 297 n'aura pas été suffisant. L'obtention de seulement 20 % de plants présentant un certain niveau de résistance prouve le caractère essentiellement récessif de la résistance. L'intensité de sélection en F1 doit rester faible pour éviter l'élimination d'allèles récessifs qui limiterait les possibilités de recombinaisons favorables.

En attendant les résultats de nouveaux croisements avec un donneur plus résistant, solution qui paraît la plus judicieuse, un choix par plant et un brassage simultané peuvent être envisagés en F2, en veillant à ne pas perdre des plants présentant des symptômes atténués de type 2 garants d'une résistance partielle élevée. Ces modifications du schéma de transfert ne pourraient être arrêtées que lorsque l'ensemble des méthodes de sélection pour les trois résistances auront été choisies afin de rendre compatible un schéma général commun.

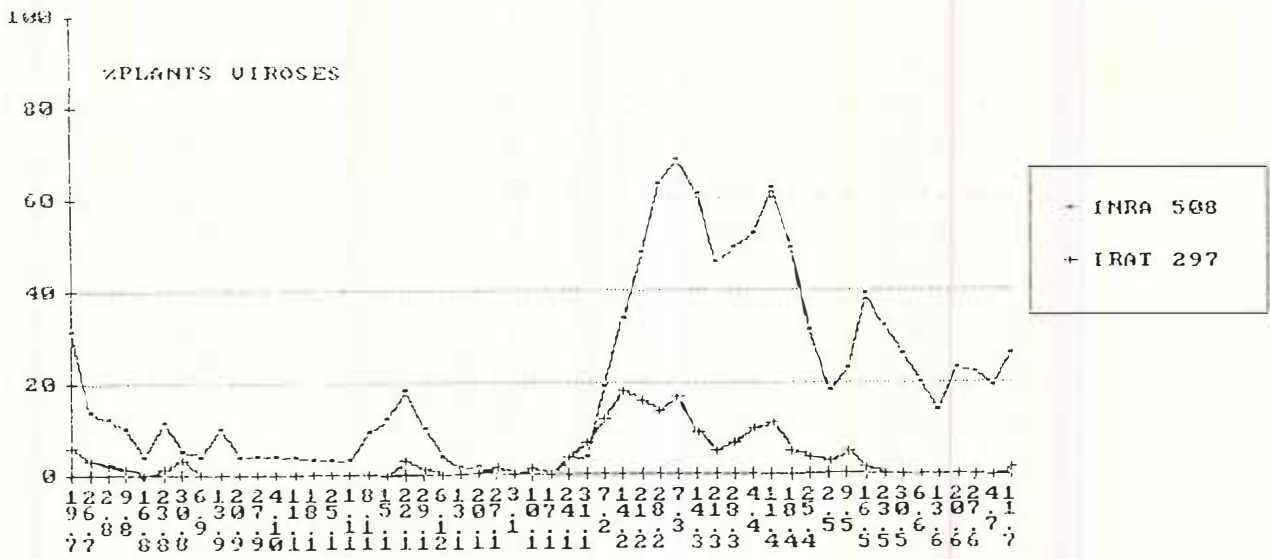


Fig. 62 a : Semis de juillet 1985 à juillet 1986

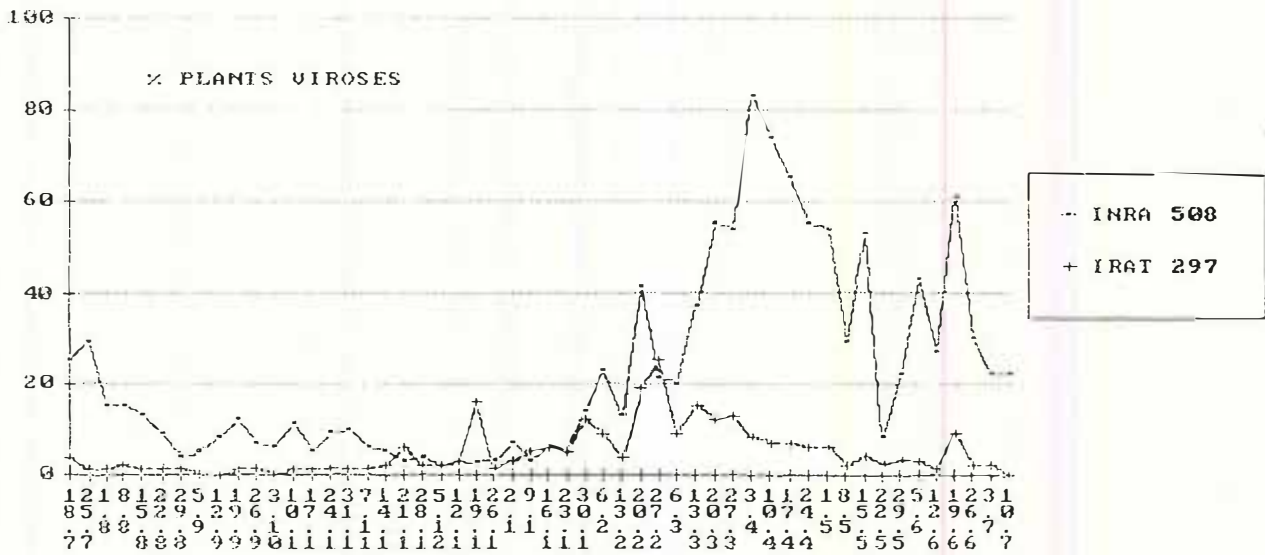


Fig. 62 b : Semis de juillet 1986 à juillet 1987

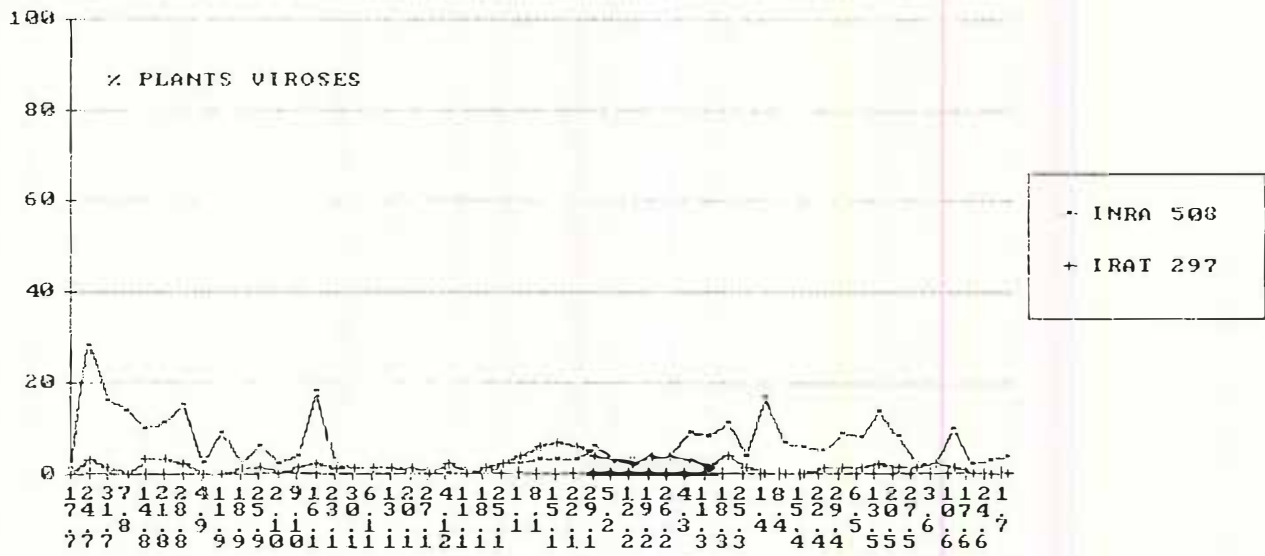


Fig. 62 c : Semis de juillet 1987 à juillet 1988

Fig. 62 : Comparaison des pourcentages de plants d'INRA 508 et d'IRAT 297 présentant des symptômes de Stripe sur des semis hebdomadaires de juillet 1985 à juillet 1988 en zone littorale (Ligne Paradis).

CHAPITRE III : RESISTANCES AUX VIROSES TRANSMISES PAR *P. MAIDIS*

1 - EVALUATION DE LA RESISTANCE AU MStpV, AU MMV ET A LEUR VECTEUR *P. MAIDIS* EN CONDITIONS NATURELLES A LIGNE-PARADIS

Les écotypes composant IRAT 297 ont été sélectionnés en conditions naturelles pour leur résistance aux viroses, sans distinguer les différentes maladies virales. La fréquence des infections par le MMV et surtout par le MStpV laisse présumer un bon niveau de résistance chez IRAT 297, mais celui-ci reste à déterminer. D'autant que si l'existence de résistance au MMV est connue, et même identifiée dans certains matériels des Mascareignes (AUTREY, 1983 ; AUTREY & RICAUD, 1985 ; BREWBAKER & AQUILIZAN, 1965), aucune source de résistance au MStpV n'a encore été mise en évidence dans le monde.

De plus, l'expression de l'antibiosis montrée chez IRAT 297 est recherchée en conditions naturelles pour démontrer l'existence d'une résistance au vecteur.

1.1. Matériels et méthodes

L'étude de la résistance du composite au MStpV, MMV et à leur vecteur *P. maidis* s'appuie sur les semis hebdomadaires de parcelles d'INRA 508 et d'IRAT 297 réalisés sur les trois années de culture, de juillet 1985 à juillet 1988.

La résistance au champ d'IRAT 297 est évaluée par rapport à celle de l'hybride sensible INRA 508.

Pour les viroses, la notation symptomatologique ne tient pas compte de l'intensité des symptômes. Aussi toute résistance limitant le développement des symptômes, sans les réduire totalement, ne sera pas distinguée d'une résistance complète.

Des courbes de pourcentages de plants virosés en fonction de la date de semis sont réalisées. Une analyse de variance globale regroupant les analyses partielles des bandes de trois semis hebdomadaires permet une étude statistique après transformation angulaire des variables.

Pour le vecteur *P. maidis*, l'interprétation des résultats s'appuie sur les illustrations données dans l'étude de la dynamique des populations (2ème partie, chapitre IV) et également sur l'analyse de variance du groupement.

1.2. Résultats

1.2.1. Résistance au Stripe

En moyenne sur les trois années de semis hebdomadaires à Ligne-Paradis, les taux d'infection dans les parcelles d'IRAT 297 sont beaucoup plus faibles que dans celles d'INRA 508. On observe jusqu'à six fois moins de plants d'IRAT 297 présentant des symptômes de stripe en 1985-1986 (tableau LXVII). Le taux d'infection moyen pour les trois années de culture ne dépasse pas 5 % de plants atteints.

La comparaison pour chaque date de semis des notations d'IRAT 297 et INRA 508 met en évidence des différences encore plus importantes entre les deux variétés (fig. 62). Sur l'ensemble des parcelles semées d'IRAT 297, le pourcentage de plants virosés dépasse une seule fois 20 % fin février 1987. Par contre, ce pourcentage dépasse 20 % dans près de la moitié des parcelles semées entre juillet 1985 et août 1987 avec la variété INRA 508 et peut atteindre plus de 20 %. La différence entre les deux variétés dans les parcelles semées aux mêmes dates peut être très élevée. Ainsi, durant les épidémies fortes de février 1986 et d'avril 1987, l'infection des parcelles d'IRAT 297 correspond à seulement 10 à 15 % de celles d'INRA 508.

Toutefois, durant les très fortes épidémies de striure, les pourcentages de plants atteints par le stripe chez IRAT 297 sont équivalents, voire supérieurs, à ceux d'INRA 508.

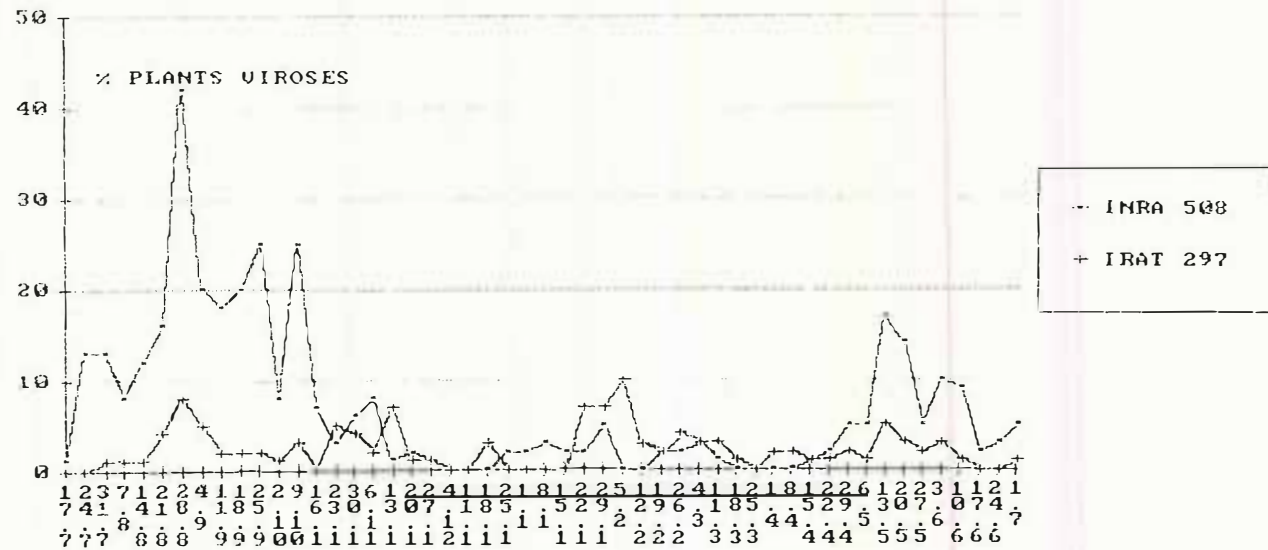
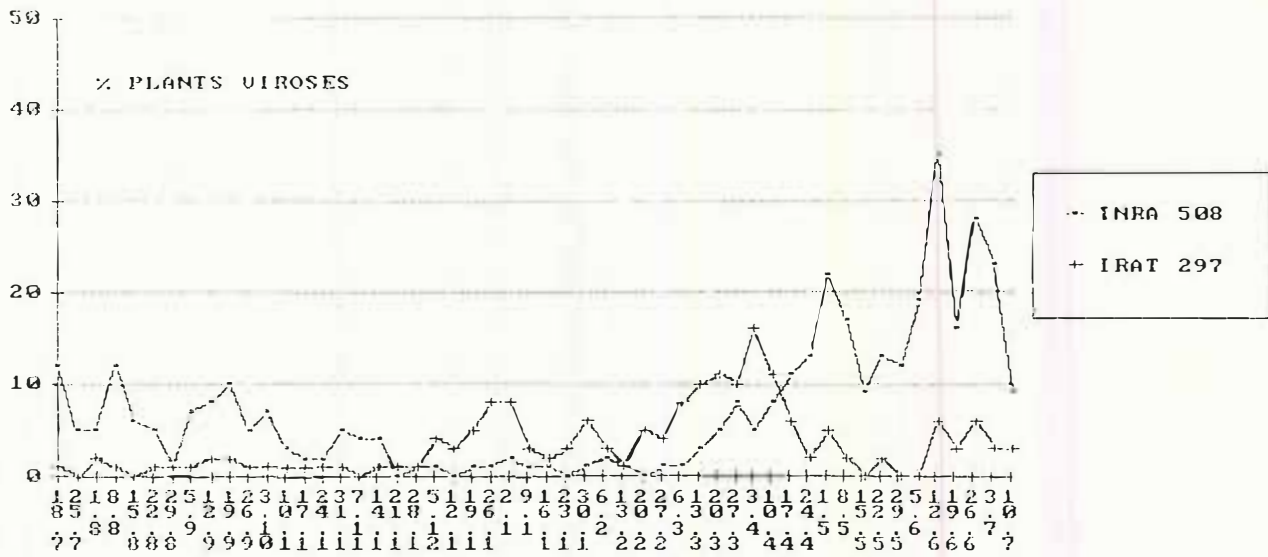
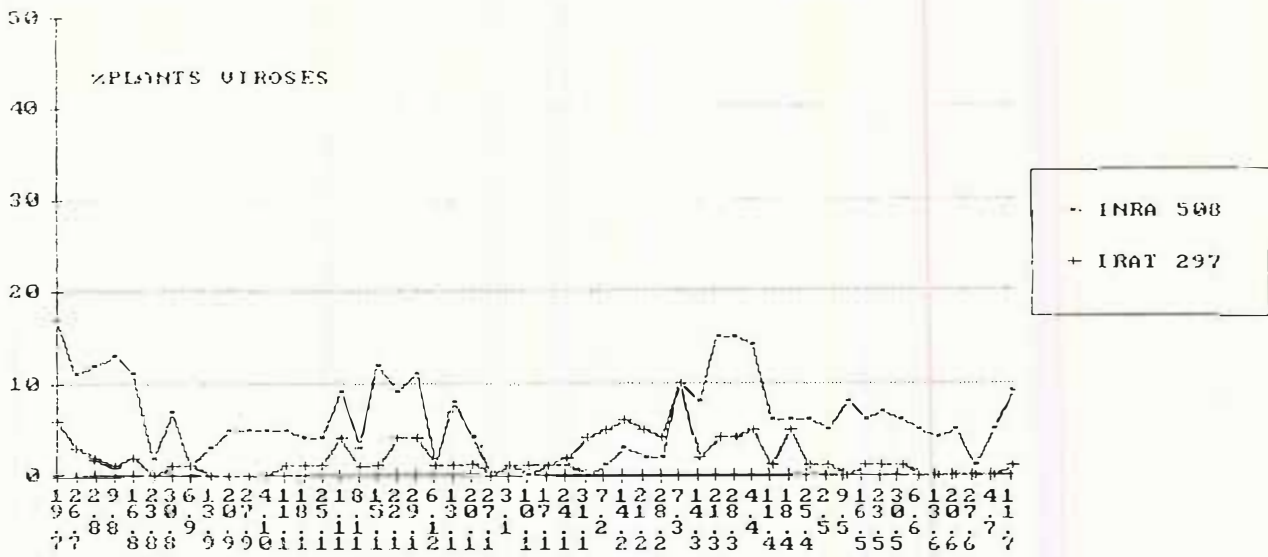


Fig. 63 : Comparaison des pourcentages de plants d'INRA 508 et d'IRAT 297 présentant des symptômes de Mosaïque sur des semis hebdomadaires de juillet 1985 à août 1988 en zone littorale (Ligne Paradis).

La différence entre les deux variétés est hautement significative ($P = 0,01$) comme le montre l'analyse de variance globale faite dans les parcelles semées en 1986 et 1987. Cette différence est variable selon les dates de semis, vraisemblablement du fait des variations épidémiques probabilité de l'interaction : $P = 0,002$).

1.2.2. Résistance à la Mosaïque du maïs

En moyenne sur les trois années de semis hebdomadaires à Ligne-Paradis, les taux d'infections des parcelles d'IRAT 297 sont plus de deux fois plus faibles que ceux des parcelles d'INRA 508 (tableau LXVII). L'observation des variations selon la date de semis met en évidence deux situations opposées (fig. 63). Durant la saison chaude, les pourcentages de plants virosés sont équivalents, voire plus élevés, pour IRAT 297, alors qu'à l'inverse, pendant le reste de l'année, les parcelles d'INRA 508 sont bien plus attaquées par la mosaïque.

Durant la saison chaude, les plants d'INRA 508, présentent tous des symptômes soit de MSV soit de MStpV ; aussi les infections par la mosaïque ne peuvent être mises en évidence par la notation symptomatologique. Grâce à sa résistance à ces deux viroses, IRAT 297 présente beaucoup de plants sains qui exprimeront cependant les symptômes de la Mosaïque s'ils sont sensibles. La comparaison entre les deux variétés pendant cette période, ne peut donc pas apporter d'informations suffisantes sur la résistance d'IRAT 297 au MMV.

Les taux d'infection maximums ne dépassent pas 15 % sur IRAT 297, alors qu'ils peuvent atteindre plus de 40 % sur INRA 508.

De mai à octobre 1987, période d'épidémie de mosaïque la plus forte, les taux de plants virosés chez IRAT 297 sont entre 5 et 10 fois plus faibles que ceux observés sur INRA 508 pour les mêmes dates de semis.

L'analyse globale confirme qu'IRAT 297 obtient des taux de plants virosés par le MMV plus faibles que ceux d'INRA 508 de manière hautement significative ($P = 0,001$). Comme pour le MStpV, la période de semis est déterminante ($P = 0,008$).

1.2.3. Résistance à *P. maidis*

Le comptage des émigrants adultes 25 jours après semis montre que sur les 3 années de cultures, la colonisation des parcelles d'IRAT 297 par *P. maidis* est beaucoup plus faible que celle notée sur les parcelles d'INRA 508 (fig. 27). En moyenne, des effectifs d'environ 30 % moins nombreux sont comptés sur le composite local. Sur plus de 150 dates de mesures, les infestations ont été supérieures sur IRAT 297 cinq fois seulement.

L'analyse de variance globale dans les parcelles semées en 1986 et 1987 montre que la différence du nombre de *P. maidis* par plant est hautement significative ($P = 0,003$) entre IRAT 297 et INRA 508.

Vingt cinq jours après semis, 1,36 *P. maidis* adulte par plant est présent en moyenne dans les parcelles d'INRA 508 pour seulement 0,87 dans celles d'IRAT 297.

1.3 Discussion

Au cours des trois années de semis hebdomadaires, la comparaison de l'hybride sensible INRA 508 et d'IRAT 297 a permis de connaître la valeur du donneur de résistance.

Tout d'abord les niveaux de populations de *P. maidis* montrent une différence de près de 30 % en faveur d'IRAT 297, quelle que soit la période de semis. S'agissant d'émigrants macroptères, cette différence s'explique par une fuite générale des insectes et peut-être par une mortalité plus élevée des émigrants installés dans la parcelle précocement.

L'étude de la gamme d'hôtes de *P. maidis* a permis la mise en évidence d'un antibiosis élevé chez IRAT 297. Un phénomène de non-préférence en situation de choix pourrait également expliquer cette résistance au champ.

L'existence de résistance envers des homoptères a déjà été observée chez le maïs pour le puceron *Rhopalosiphum maidis* (RHODES & LUCKMANN, 1967) mais jamais pour les

Tableau LXXXI : Nombre moyen de *P. maidis* par plant 24 h après le dépôt en fonction des variétés et des modalités d'infestations

Variétés	INRA 508	IRAT 143	IRAT 297	Nombre moyen de <i>P. maidis</i> par plant selon les modalités d'infestations
Modalités d'infestation				
Sous bonnettes	18,01 a (3)	17,98 a	15,46 ab	17,15 a (2)
A découvert	14,19 b	9,66 c	6,28 d	10,04 b
Nombre moyen de <i>P. maidis</i> par plant selon les va- riétés	16,10 a (1)	13,82 b	10,87 c	moyenne générale 13,60

Tableau LXXXII : Nombre moyen de *P. maidis* par plant en fonction des variétés et des traitements de semences selon différents temps après dépôt en unité "insect-proof"

Durée après dépôt (h)	Semences	INRA 508	IRAT 297	Coefficient de variation (%)
6	Non traitées	13	10	12,8
	traitées	13	11,6	
	Moyenne	13 a	10,8 b	
24	Non traitées	14,7	5,7	22,1
	traitées	16,1	6,9	
	Moyenne	15,4 a	6,3 b	
48	Non traitées	13,6	3,9	15,7
	traitées	14,2	5,4	
	Moyenne	13,9 a	4,7 b	
96	Non traitées	16,3	3,1	29,3
	traitées	14,5	4,1	
	Moyennes	15,4	3,6 b	

Auchenorrhynques. Par contre, la résistance à *P. maidis* a été établie chez le sorgho et son utilisation est envisagée en Inde (AGARWAL *et al.*, 1978).

Pour la résistance aux viroses, l'intérêt de ce comportement de *P. maidis* est grand si ces insectes fuient ou disparaissent de la parcelle avant de transmettre le virus, c'est-à-dire après des durées d'alimentation réduites.

Certains plants exprimeraient alors un niveau de résistance complète en échappant à toute inoculation virale.

D'autre part, cette baisse du niveau d'infestation limitera le développement ultérieur des populations, lui-même réduit par l'antibiose et par conséquence les possibilités d'infections secondaires. La variété montre alors une résistance collective non négligeable.

Les différences entre les taux de plants virosés d'INRA 508 et ceux d'IRAT 297, pour le MStpV comme pour le MMV, sont trop importantes pour s'expliquer uniquement par une résistance à l'insecte vecteur.

L'existence de fortes épidémies de stripe permet l'expression d'une résistance complète au MStpV chez IRAT 297. En effet, au maximum 20 % des plants présentant des symptômes, ces taux de plants atteints représentent seulement 10 à 15 % de ceux d'INRA 508. Cette comparaison laisse présumer un niveau de résistance complète élevé dans le composite. Une telle résistance variétale au MStpV n'a jamais été découverte chez le maïs. Tout au plus, GREBER (1981) a observé des variations d'intensité des symptômes sur certains matériels. Aucune manifestation de symptômes atténués n'est par contre observée sur IRAT 297 et les plants sensibles sont très affectés. La plupart ne peuvent fleurir et même meurent rapidement.

Malgré la faible incidence de la mosaïque à Ligne-Paradis, les mêmes constatations peuvent être faites. Durant la période épidémique, les taux d'infection par le MMV représentent chez IRAT 297 à peine 20 % de ceux de l'hybride sensible.

Là encore un niveau de résistance complète chez le composite est présumé. Celle-ci peut être du même type que la résistance découverte par BREWBAKER (1979) dans les écotypes des Caraïbes. Cette résistance serait monogénique à dominance partielle, les hétérozygotes présentant 15 % de plants avec des symptômes atténués.

L'existence d'environ un quart de plants sensibles et la présence de symptômes faibles sur quelques plants d'IRAT 297 seraient compatibles avec l'hypothèse génétique proposée par BREWBAKER & AQUILIZAN (1965).

Si l'hypothèse d'un déterminisme simple peut être retenue pour la résistance au Stripe, il est sûrement présent sur des locus indépendants de ceux de la résistance au MMV. En effet lors de très fortes épidémies de stripe, IRAT 297 présente plus de plants atteints par la mosaïque qu'INRA 508. Aussi les plants résistants au stripe ne le sont-ils pas obligatoirement à la Mosaïque.

2 - MISE AU POINT DES INFESTATIONS ARTIFICIELLES EN UNITE "INSECT-PROOF" ET ETUDE PRELIMINAIRE DE LA RESISTANCE A P. MAIDIS ET AU MStpV

Les observations en conditions naturelles rendent compte d'une résistance au MStpV comme à son vecteur *P. maidis* chez le composite local IRAT 297. L'utilisation de cette résistance et sa caractérisation nécessite la mise au point d'infestations artificielles. Celles-ci ont été tentées en unité "insect-proof" pour éviter les surinfections par la Striure et les pertes trop importantes d'insectes. Le suivi du comportement de *P. maidis* et la détermination du taux de transmission ont été réalisés selon l'origine variétale et différentes modalités pour une première connaissance des mécanismes de résistance au Stripe.

2.1. Matériels et méthodes

2.1.1. Essai 1

Dans ce premier essai, les hybrides INRA 508, IRAT 143 et la variété composite IRAT 297 ont été choisis.

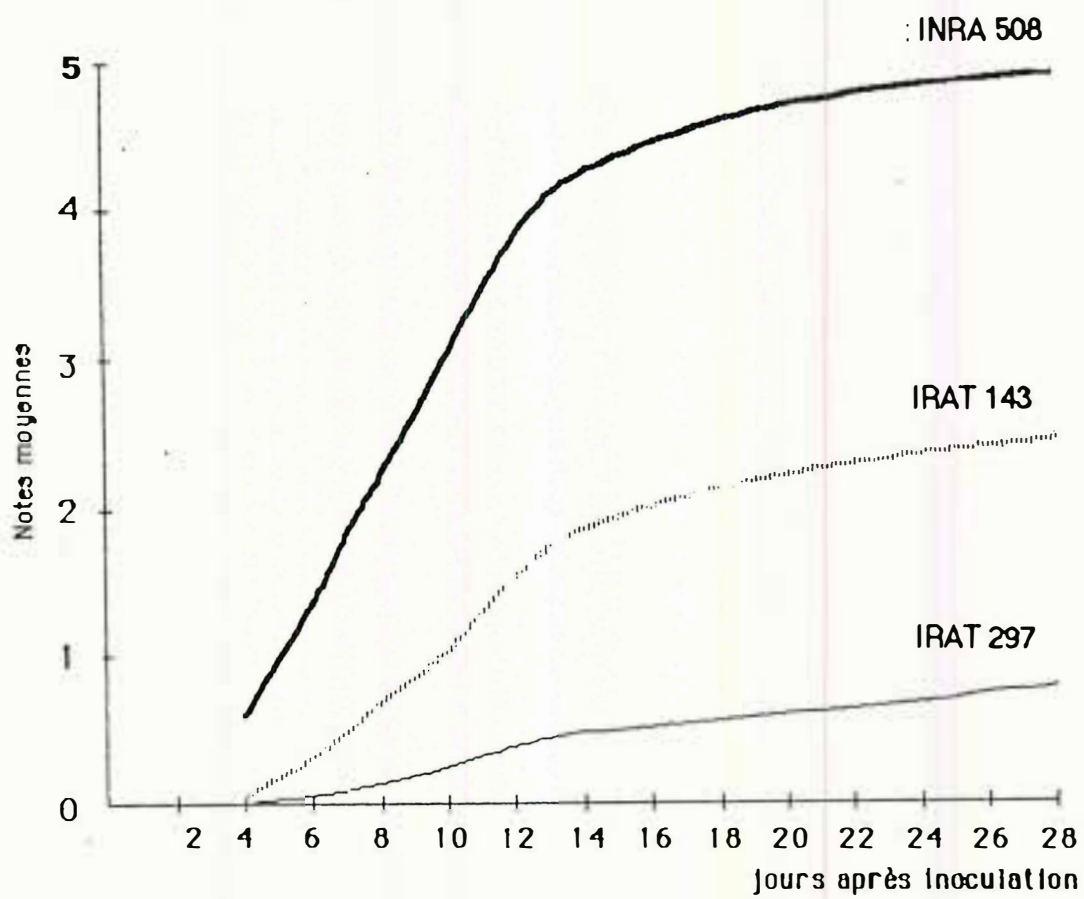


Fig. 64 : Evolution de la moyenne des notes plant de Stripe selon les variétés INRA 508, IRAT 143 et 297.

Il a été réalisé en unité "insect-proof" selon un dispositif en trois blocs aléatoires complets. Chaque variété est semée à raison de 18 plants par ligne et 4 lignes par variété. Les deux lignes centrales de chaque parcelle sont inoculées.

Des jeunes adultes de *P. maidis* provenant de l'élevage de masse ont effectué une acquisition alimentaire sur du maïs fortement virosé par le MCStpV 15 jours auparavant. Leur capacité intrinsèque de transmission étant d'environ 20 %, on dépose 20 insectes par plant pour obtenir une probabilité théorique de réussite de 99 %. Le dépôt est effectué 16 jours après semis. Pour une répétition, il est réalisé sur des plants mis sous bonnettes pendant 24 h.

Les insectes sont comptés 6 h après le dépôt pour les plants découverts et 24 h après pour l'ensemble.

Des notations symptomatologiques ont été effectuées 4, 6, 7, 8, 10, 14, 21 et 28 jours après inoculation. Selon une échelle de 0 à 5, la notation des feuilles a été définie comme suit (planche VII) :

- 0 : aucun symptôme
- 1 : quelques points ou tirets courts forment une ligne parallèle à la nervure centrale
- 2 : quelques lignes sont réunies et forment quelques bandes d'environ 5 mm d'épaisseur
- 3 : moins 50 % du limbe est entièrement strié par des lignes très rapprochées
- 4 : les lignes couvrent entièrement la feuille et se réunissent pour former de grandes bandes chlorotiques
- 5 : la feuille est entièrement chlorosée. Seules subsistent quelques traînées vertes.

La notation des plants intègre la notation de la feuille selon une méthode identique à celle utilisée pour la notation de la Striure.

2.1.2. Essai 2

Dans ce deuxième essai, seuls INRA 508 et IRAT 297 ont été étudiés.

Pour les besoins de conservation en milieu tropical, les semences du matériel local reçoivent un traitement insecticide alors que l'hybride INRA 508 importé en est exempt.

Pour vérifier l'absence de toute influence de ce traitement sur *P. maidis*, des lots de semences d'INRA 508 et d'IRAT 297 soit traités au lindane (50 g m.a./100 kg) et au captane (150 g m.a./100 kg), soit non traités, ont été semés.

Le dispositif expérimental est donc un essai factoriel à deux facteurs en huit blocs aléatoires. Chaque parcelle élémentaire est composée de deux lignes de cinq plants.

Les *P. maidis* proviennent également de l'élevage de masse. Ils sont déposés, 15 jours après acquisition alimentaire (5 jours) à raison de 20 insectes par plant. L'ensemble de l'essai est infesté 14 jours après semis.

Le comptage des *P. maidis* est réalisé 6 h, 24 h, 48 h et 96 h après le dépôt.

Une notation des symptômes de Stripe est faite uniquement 35 jours après semis.

2.2. Résultats

2.2.1. Essai 1

Le comptage des *P. maidis* sur chaque plant des lignes inoculées montre des variations importantes de niveaux de populations selon les variétés. Un jour après qu'un dépôt équivalent d'insectes ait été réalisé, les nombres d'insectes par plant sont plus faibles sur IRAT 297 et plus élevés sur INRA 508. L'hybride IRAT 143 présente un nombre d'insectes intermédiaire (tableau LXXXI).

La comparaison entre les nombres moyens de *P. maidis* par plant, avec ou sans bonnettes, nous montre également une différence significative de niveaux de population. Le départ des insectes disposés sur les plants serait donc beaucoup plus important que les taux de mortalité.

Par l'analyse de l'interaction entre variété et mode d'infestation, on retrouve globalement le

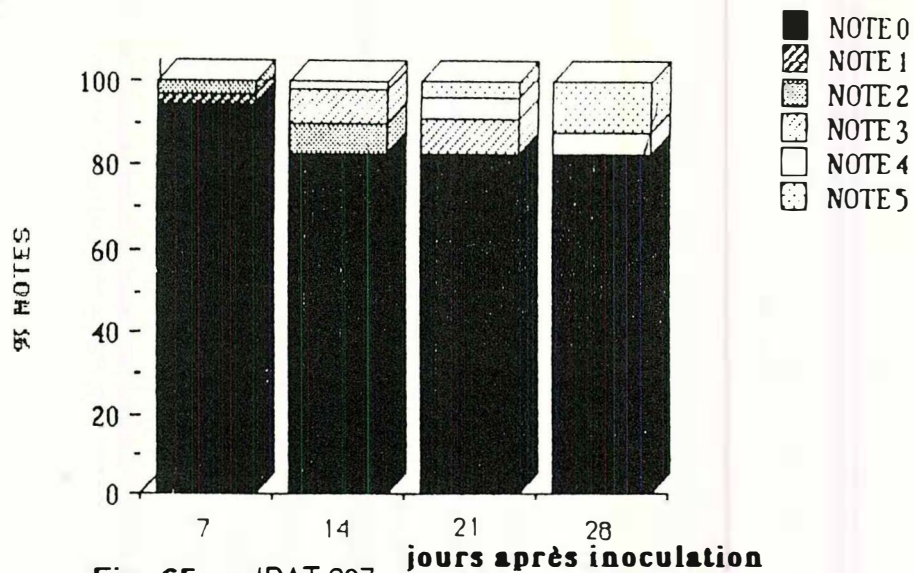


Fig. 65 a : IRAT 297

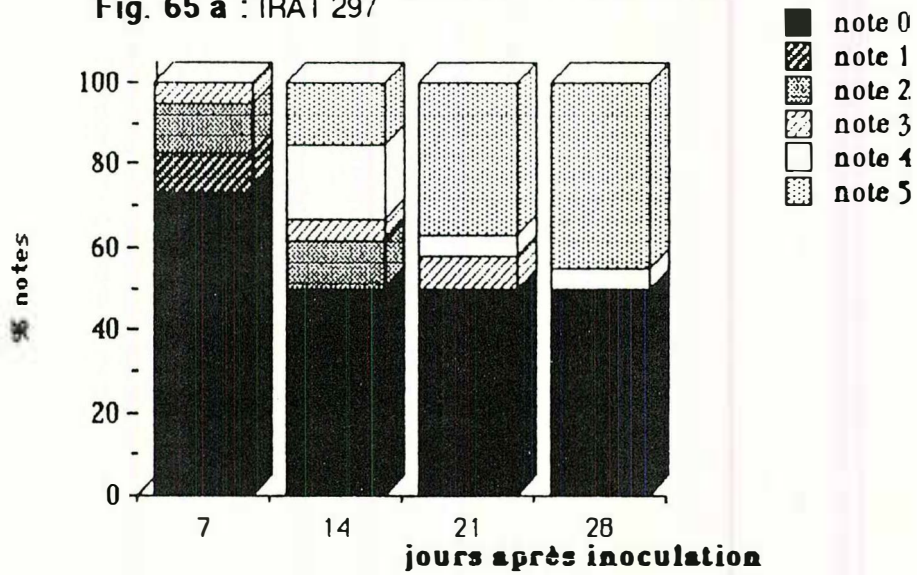


Fig. 65 b : IRAT 143

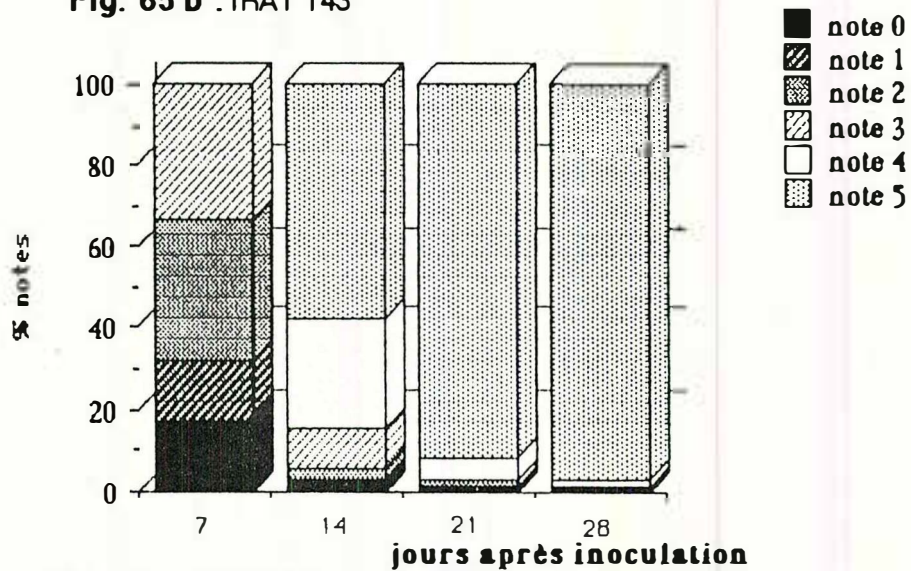


Fig. 65 c : INRA 508

Fig. 65 : Evolution de la fréquence des différentes notes de Stripe par plant selon les variétés INRA 508, IRAT 143 et IRAT 297.

même classement des variétés quel que soit le mode de dépôt ; mais sous bonnettes les différences sont faibles et non significatives, alors que dans l'autre cas elles sont élevées et séparent significativement les trois variétés de maïs.

En 24 h, en moyenne deux insectes par plant sont morts sur INRA 508 et environ cinq sur IRAT 297.

Lorsque le déplacement des insectes n'est pas entravé, on observe alors des tendances beaucoup plus marquées puisque même pas la moitié des *P. maidis* présents sur INRA 508 se trouve sur IRAT 297. Ainsi en 24 h, il s'est produit un déplacement important des populations, vraisemblablement en partie entre IRAT 297 et INRA 508.

Jusqu'à 98 % des plants d'INRA 508 présentent des symptômes de stripe. Ce taux est identique au taux théorique espéré. Une excellente réussite des inoculations artificielles est donc réalisable en unité "insect-proof".

Les symptômes de stripe se développent très rapidement ; dès le 14^e jour ils sont proches de leur gravité maximale (fig.64). Les notes moyennes obtenues sont très différentes selon les variétés. IRAT 297 obtient une note très faible par rapport à celle d'IRAT 143 et surtout d'INRA 508.

L'observation des effectifs de plants pour chaque catégorie de note montre que la totalité des plants infectés évoluent vers une forte sensibilité (note 4 à 5) quelle que soit la variété (fig. 65). Il existe néanmoins des vitesses de développement des symptômes légèrement différentes. Sur INRA 508, tous les plants sont très affectés (note 5) dès le 21^e jour alors que pour IRAT 297, il faut attendre au moins 28 jours après l'inoculation. La résistance au Stripe chez IRAT 297 s'apparente donc à une résistance complète. Le composite se démarque des variétés sensibles par ses effectifs de plants sains. L'inoculation étant réussie à 100 %, celle-ci permet de juger la fréquence des plants résistants chez IRAT 297. En effet, INRA 508 présente 1 % de plants sains, IRAT 143, 50 %, et IRAT 297, 83 %.

Les plants peuvent être résistants à l'inoculation mais également y avoir échappé en l'absence d'insectes infectieux.

La comparaison des pourcentages de plants sensibles sous bonnettes et à découvert montrent, contrairement à toute attente, que ce sont les premiers qui sont significativement les plus élevés.

Malgré la présence d'insectes en quantité encore plus faibles, c'est sur les variétés résistantes que la différence entre les deux modes d'infestation est la plus importante.

Ce résultat peut s'expliquer soit par une dépendance des deux caractères de résistance, les plants sensibles recevant un nombre beaucoup plus important d'insectes et sont infectés, soit le fait que la résistance provoque le départ de l'insecte après son alimentation et donc multiplie les déplacements d'insectes infectieux sans les empêcher d'inoculer le MStpV.

2.2.2. Essai 2

Dans cet essai, l'ensemble des plants contenus dans l'unité "insect-proof" ont été infestés. Ainsi les déplacements d'insectes ne sont pas justifiés par des différences de densité de populations mais par d'autres facteurs agissant principalement sur le comportement de *P. maidis*.

Les comptages réalisés dès la 6^e h après le dépôt permettent de connaître les déplacements préférentiels des insectes.

Quelle que soit la durée après le dépôt, aucune différence significative entre les parcelles issues de semences traitées et celles issues de semences non traitées n'est mise en évidence, toutes variétés confondues (tableau LXXXII). Les plants d'IRAT 297 provenant de semences traitées reçoivent même légèrement plus d'insectes au cours de l'infestation quelle que soit la durée après le dépôt.

Par contre, les niveaux de populations sont significativement différents sur les deux variétés pour tous les comptages.

Dès la 6^e h après le dépôt, on observe deux insectes de plus par plant d'INRA 508. Cette différence s'accroît au cours du temps. Après un jour, les plants d'IRAT 297 hébergent un nombre deux fois plus faible de *P. maidis* que ceux d'INRA 508 et après quatre jours, cinq fois moins.

Sur INRA 508, un nombre quasi constant de *P. maidis* est observé entre la 6^e h et la 96^e h après le dépôt. Les mortalités naturelles doivent être compensées par l'apport d'émigrants provenant des lignes d'IRAT 297.

Les blocs ont été disposés perpendiculairement au vent dominant. Cette disposition correspond bien à un gradient de densité dans l'unité "insect-proof". Les blocs 1 et 5 sont placés au vent mais protégés par le muret de soubassement ; leurs plants sont les plus abrités. Ils reçoivent

Tableau LXXXIII: Taux de plants sensibles au MStpV dans la variété Tuxpenio et dans ses plants F1 et familles F2 issus d'un croisement avec IRAT 297 sous infestations artificielles par *P. maidis* au champ et en unité "insect-proof"

	Essai en unité "insect-proof"			Essai au champ		
	Plants testés	Plants virosés	% Plant sensible	Plants testés	Plants virosés	% Plant sensible
Variété sensible Tuxpenio	133	131	98,5	95	71	75
Tuxpenio X IRAT 297 (F1)	143	14	10	160	25	16 (21) [✕]
F2	335	97	27	144	13	9 (12) [✕]

✕ : pourcentages obtenus après correction due à la mauvaise inoculation

globalement plus d'insectes. Cette migration est néanmoins beaucoup plus tardive que celle entre les deux variétés. A la 6^e h, les quantités d'insectes sont similaires dans les différents blocs. Par contre 24 h après le dépôt, le bloc 1 contient près d'un tiers d'insectes de plus que les blocs 2, 3, 4 disposés dans son prolongement.

La notation symptomatologique montre l'excellente réussite des inoculations avec plus de 99 % de plants d'INRA 508 virosés. Comme pour les populations d'insectes, aucune différence significative n'est observée entre les lots traités et ceux non traités. IRAT 297 traité présente néanmoins un pourcentage de plants virosés plus faible.

Le taux de plants virosés est d'ailleurs assez bas sur le composite : à peine 18 % des plants présentent des symptômes de Stripe 26 jours après semis.

2.3. Discussion

L'excellente réussite des inoculations sur INRA 508, montre que la méthode des infestations en unité "insect-proof" est totalement satisfaisante malgré le faible pourcentage d'insectes infectieux.

Les deux essais confirment la résistance d'IRAT 297 tant au niveau de l'insecte qu'au niveau du virus. La mortalité de *P. maidis* est plus élevée lors d'alimentation forcée sur IRAT 297, ce qui révèle une antibiose chez cette variété. Son effet est limité sur la transmission du MStpV car il est quantitativement faible durant la période d'alimentation nécessaire à l'inoculation. Par contre, le transfert des *P. maidis* des plants d'IRAT 297 vers ceux, plus attractifs, d'INRA 508 est important et rapide. Ce comportement de *P. maidis* exprime une non-préférence élevée pour le composite local. Si son influence sur l'inoculation virale semble faible en unité "insect-proof" où les insectes ne peuvent s'échapper, elle pourrait être beaucoup plus importante en situation de choix lors d'infestation en plein champ. En se basant sur nos résultats de transmission en fonction de la période d'inoculation (3^e partie, chapitre II, 1) et les comptages réalisés dans le second essai, on peut estimer le taux de plants échappant à l'inoculation :

$$H = (1 - p)^i$$

$$\text{soit } H = (1 - 0,8)^{(10,8 \times 0,8)} \\ = 14,5 \%$$

Aussi la résistance des plants à l'insecte vecteur ne pourrait être que pour 15 %, au plus, responsable de la résistance complète au Stripe.

La comparaison des taux de plants virosés entre INRA 508 et IRAT 297 montre que le niveau de résistance du composite est beaucoup plus élevé. L'existence de la résistance complète est confirmée par l'absence d'observation de symptômes atténués et par l'évolution de tous les plants virosés vers une forte sensibilité, alors qu'une large proportion de plants ne présente aucun symptôme. La réussite totale des infections sur INRA 508 permet de déterminer la fréquence de ce caractère chez le composite. Celle-ci est relativement élevée car plus de 80 % des plants s'avèrent indemnes dans les deux essais. Le taux de 50 % de plants résistants chez IRAT 143 montre la bonne héritabilité de ce caractère et sa forte dominance.

3 - RECHERCHE DU GENOTYPE DE LA RESISTANCE AU MStpV CHEZ LE COMPOSITE IRAT 297

La réussite des infestations artificielles en unité "insect-proof" rend possible l'étude du déterminisme de la résistance au MStpV chez IRAT 297. Celle-ci a été réalisée selon deux approches différentes. Tout d'abord, les descendances des croisements entre une variété sensible et le donneur de résistance ont été testées en F1 et en F2 pour étudier les disjonctions génétiques.

D'autre part, après un premier tri dans IRAT 297 sous infestations artificielles, des autofécondations de plants sensibles ou résistants et des croisements résistants sensibles ont été effectués.

Tableau LXXXIV : Evolution du nombre et du pourcentage de plants virosés par épi testé dans l'essai 1

EPI	Nombre de plants par épi	NOTATION DES PLANTS VIROSES A									
		7 jours		14 jours		21 jours		28 jours		35 jours	
		pv	%	pv	%	pv	%	pv	%	pv	%
1	53	6	11	12	23	12	23	12	23	12	23
2	45	0	0	1	2	1	2	2	4	4	9
3	45	3	7	6	13	8	18	8	18	8	18
4	45	2	4	13	29	18	40	19	42	20	44
5	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	51	2	4	8	16	11	22	16	31	16	31
7	53	1	2	4	8	4	8	4	8	4	8
8	50	1	2	5	10	9	18	11	22	12	24
9	43	3	7	10	23	12	28	13	30	13	30
INRA 508	49	31	63	47	96	47	96	47	96	47	96
IRAT 297	52	1	2	2	4	5	10	5	10	5	10

Tableau LXXXV : Evolution du nombre et du pourcentage de plants virosés par épi testé dans l'essai 2

EPI	Nombre de plants par épi	NOTATION DES PLANTS VIROSES A									
		21 jours		28 jours		35 jours		42 jours		49 jours	
		pv	%	pv	%	pv	%	pv	%	pv	%
10	54	14	26	16	30	18	33	18	33	19	35
11	39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	48	19	40	21	44	22	46	23	48	23	48
13	41	6	15	9	22	10	24	10	24	10	24
14	52	0	0	2	4	5	10	5	10	5	10
15	52	8	15	14	27	19	37	21	40	22	42
2	48	0	0	2	4	4	8	4	8	4	8
4	49	1	2	16	33	16	33	16	33	16	33
7	54	9	17	15	28	15	28	15	28	15	28
T : INRA 508	47	47	100	47	100	47	100	47	100	47	100

Les descendances de quelques épis autofécondés appartenant aux trois types de croisements ont été observées après inoculation par le MStpV en unité "insect-proof".

Ainsi, la connaissance du déterminisme génétique permettra d'élaborer un schéma de sélection pour l'amélioration de la résistance au stripe dans IRAT 297 et, ensuite, pour intégrer le transfert de cette résistance au schéma général pour l'obtention de variétés multi-résistantes.

3.1. Matériels et méthodes

3.1.1. Importance de la résistance dans les descendances d'un croisement d'une variété sensible avec le composite IRAT 297

Les descendances d'épis F1 et F2 issues du croisement Tuxpeno x IRAT 297 ont été testées en parallèle en unités "insect-proof" et au champ.

* Dans l'unité "insect-proof", 8 familles F1 et 20 familles F2 ont été semées, à raison de 18 plants, sur une ligne de goutteurs. Une ligne intercalaire d'INRA 508 est semée toutes les quatre lignes pour contrôler la validité de l'inoculation.

* Au champ, 8 familles F1 et 8 familles F2 ont été semées à raison de 21 plants par ligne. Le témoin INRA 508 est également intercalé toutes les quatre lignes.

De jeunes adultes de *P. maidis*, ayant subi une acquisition alimentaire 15 jours auparavant, sont prélevés dans l'élevage de masse. Douze jours après le semis, chaque plant reçoit 20 insectes, le pourcentage théorique de réussite des inoculations étant alors de 96 %. La notation des symptômes est effectuée 28 jours après l'inoculation.

3.1.2 Génétique de la résistance dans IRAT 297 *

En unité "insect-proof", les parcelles (une ligne de 18 plants par épi origine) ont été disposées en trois blocs aléatoires complets. De jeunes adultes provenant de l'élevage de masse et ayant subi une acquisition alimentaire 15 jours avant sont utilisés pour l'inoculation. Le pourcentage d'insectes infectieux est d'environ 15 %. Vingt insectes par plant sont donc nécessaires pour obtenir une réussite théorique des inoculations de 96 %.

L'infestation est réalisée 15 jours après semis.

* Essai 1 :

Neuf épis provenant des autofécondations de plants résistants ont été comparés au témoin sensible INRA 508 et au composite IRAT 297.

Des comptages d'insectes 6, 24 et 48 h après dépôt ont permis de vérifier la qualité de l'inoculation et d'observer la répartition des insectes sur l'essai. Les lectures de symptômes ont été faites à une fréquence hebdomadaire jusqu'à cinq semaines après inoculation.

* Essai 2 :

Neuf épis de plants résistants autofécondés, dont trois déjà utilisés dans l'essai 1, ont été testés et comparés à INRA 508. Un comptage des insectes 24 h après leur dépôt a permis de compléter l'infestation sur les plants ayant peu d'insectes. Les lectures des symptômes ont été faites de façon hebdomadaire de la troisième à la septième semaine.

* Ce travail a été réalisé grâce à l'appui de P. SAUGER et a fait l'objet de son mémoire de D.A.A. (SAUGER, 1988).

Tableau LXXXVI : Evolution du nombre et du pourcentage de plants virosés par épi testé dans l'essai 3

EPI	Nombre de plants TOTAL	NOTATION DES PLANTS VIROSES A					
		15 jours		21 jours		28 jours	
		pv	%	pv	%	pv	%
18	35	3	9	7	20	6	17
19	53	3	6	6	11	8	15
20	54	8	15	15	28	7	28
21	33	5	15	7	21	7	21
22	42	21	50	23	55	25	60
23	35	5	14	14	40	15	43
24	53	17	32	22	42	24	45
17	36	0	0	0	0	0	0
INRA	51	0	100	51	100	51	100

* Essai 3 :

Nous avons testé dans ce dernier essai sept épis issus des autofécondations de plants sensibles. INRA 508 servait de témoin sensible. Les quatre dernières lignes du troisième bloc n'ont pu être inoculées par manque d'insectes. Les notations ont été effectuées à deux, trois et quatre semaines plus tard.

3.2. Résultats

3.2.1. Importance de la résistance dans les descendances du croisement de la variété sensible Tuxpeno avec le composite IRAT 297

En unité "insect-proof", la quasi-totalité des plants de la variété Tuxpeno présentent des symptômes forts 28 jours après inoculation. Cette variété est donc totalement sensible au Stripe (tableau LXXXIII). Au champ, par contre, 25 % des plants sont indemnes ; cette différence est vraisemblablement due à une mauvaise réussite des inoculations.

La majorité des plants issus des croisements entre Tuxpeno et IRAT 297 sont résistants au MStpV en unité "insect-proof" connue au champ.

Ces résultats confirment la bonne héritabilité et la forte dominance de la résistance. Néanmoins, ils ne sont pas conformes à l'hypothèse simple d'un ou deux gènes dominants. En effet, si à la suite des résultats précédents (cf. III, 3) on considère que le composite IRAT 297 présente 90 % de génotypes résistants et 10 % de génotypes sensibles, on devrait obtenir :

- avec un gène dominant en F1 et F2 respectivement 40 % et 33 % de plants sensibles.
- avec deux gènes dominants en F1 60 % de plants sensibles.

Après correction des pourcentages de plants sensibles observés au champ pour les ramener au niveau de réussite des inoculations obtenues en unité "insect-proof", seul le résultat obtenu pour les F2 en unités "insect-proof" peut être rapproché de celui théorique pour un gène dominant.

3.2.2. Importance des taux de plants virosés et de plants sains dans les descendances des épis

* Essai 1 :

Les taux de plants virosés par épi sont très variés (tableau LXXXIV). Seul l'épi 5 est entièrement résistant. Tous les autres ont des pourcentages de plants sensibles qui varient respectivement de 8 % pour l'épi 7 à 44 % pour l'épi 4 à 35 jours. Or, dans l'hypothèse d'un gène dominant de résistance au MStpV, on devrait obtenir par autofécondation de plants résistants :

- 100 % de plants résistants si le parent est homozygote.
- 75 % de plants résistants si le parent est hétérozygote.

Le test du KHI-2, appliqué aux notations au 35^e jour, montre que les épis 2, 4 et 7 ont des pourcentages de plants virosés significativement différents de 25 % (tableau LXXXVII).

Les résultats de ce premier essai ne permettant pas de vérifier l'hypothèse d'un gène dominant pour la résistance au Stripe, nous avons décidé de tester à nouveau les épis 2, 4 et 7 dans un deuxième essai avec d'autres épis de plants résistants autofécondés.

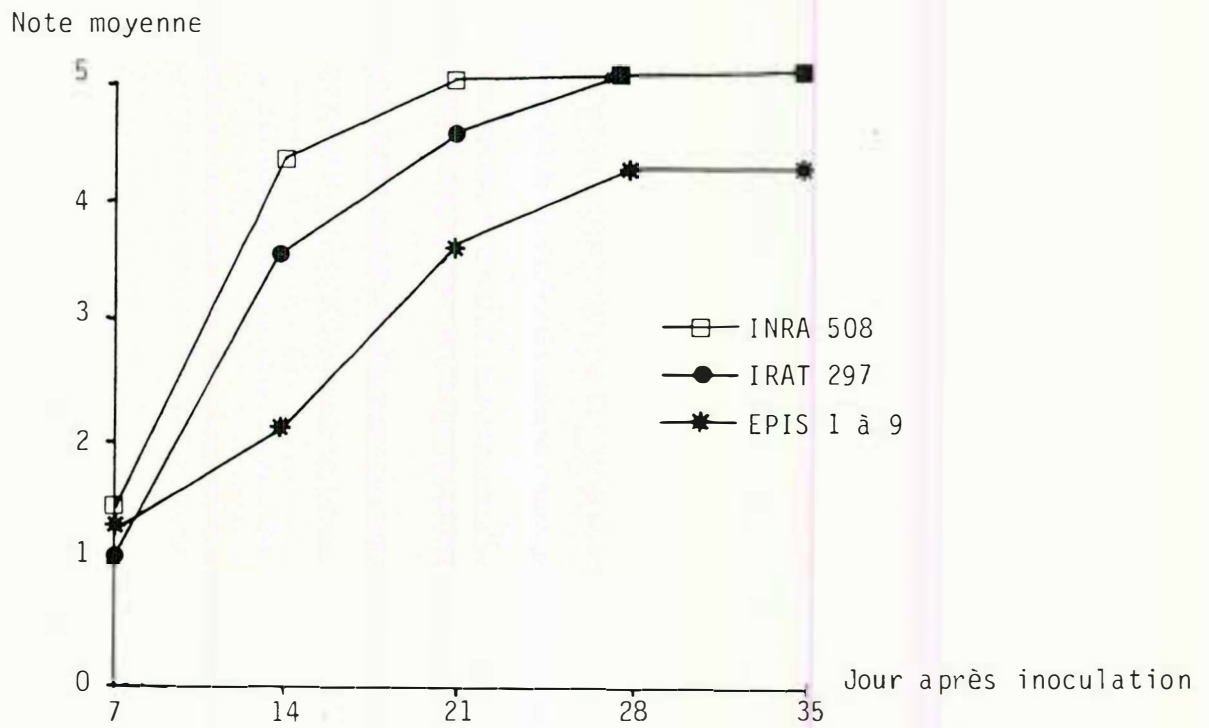


Fig. 66 : Evolution de la note moyenne des plants virosés dans les épis 1 à 9 comparée à celle des variétés IRAT 297 et INRA 508

* Essai 2 :

Comme pour l'essai 1, les pourcentages de plants virosés sont très hétérogènes (tableau LXXXV) : seul l'épi 11 est totalement résistant. Le test du KHI-2 effectué à partir des notations après 7 semaines, montre que les épis 12, 14, 15 et 2 présentent des taux de plants virosés significativement différents des 25 % théoriques attendus. En supposant que la résistance au Stripe est gouvernée par deux gènes dominants, les autofécondations de plants résistants peuvent donner dans leur descendance 0 % (classe 1), 25 % (classe 2) ou 44 % (classe 3) de plants sensibles. Les épis 10, 12 et 15 testés par KHI-2 correspondent alors à la classe 3.

Les épis 2 et 14 ne vérifient aucune des deux hypothèses émises. L'analyse de variance effectuée sur le dénombrement des insectes présents 24 h après l'inoculation, ne met en évidence aucune différence significative entre les épis et entre les blocs. Le témoin étant virosé à 100 %, on ne peut donc suspecter la qualité de l'inoculation.

* Essai 3

Dans la notation à 28 jours, les taux de plants virosés par épi varient de 0 à 60 %, le taux du témoin étant de 100 % (tableau LXXXVI). Même en supposant que des symptômes puissent encore apparaître sur des plants sains, il est peu probable que l'on obtienne des épis dont la descendance soit virosée au taux de 100 %. Or, dans l'hypothèse de l'existence de gènes dominants pour la résistance, les plants sensibles, sont homozygotes récessifs. Leur descendance par autofécondation devrait être sensible au taux de 100 %, ce qui ne se vérifie pas dans cet essai. Le témoin INRA 508, entièrement virosé, ne permet pas de mettre en doute la qualité de l'inoculation.

3.2.3 Vitesse d'apparition et évolution des symptômes

La note moyenne de symptômes pour l'ensemble des épis est toujours inférieure à celle du témoin sensible INRA 508 dans les trois essais. Ce résultat s'explique par la combinaison de deux facteurs qui sont la date d'apparition des symptômes sur les plants et la vitesse de développement de ces symptômes. La courbe (fig. 66) réalisés pour les plants virosés des épis testés dans l'essai 1 montrent l'importance de ces deux phénomènes par rapport aux deux témoins.

3.3. Discussion

L'hypothèse génétique la plus simple serait que la résistance au Stripe est gouvernée par un seul gène dominant. Les répartitions de plants sensibles et résistants dans les descendance du croisement de Tuxpeno avec IRAT 297 ne correspondent pas vraiment à cette hypothèse. Néanmoins, l'hétérogénéité du composite rend difficile toute affirmation. Par contre, dans les plants résistants autofécondés, on devrait obtenir dans les essais 1 et 2, 33 % d'épis entièrement résistants et 67 % d'épis ayant dans leur descendance 25 % de plants sensibles. Or, sur 15 épis testés, 2 seulement sont entièrement résistants, soit 13 %, et 3 épis présentent un taux de plants virosés significativement supérieur à 25 %.

On a donc testé l'hypothèse simple de deux gènes dominants qui détermineraient la résistance au Stripe. On devrait alors obtenir pour les essais 1 et 2, 11,2 % d'épis résistants correspondant au génotype homozygote, 44,4 % d'épis hétérozygotes pour un gène, donnant dans leur descendance 25 % de plants sensibles, et 44,4 % d'épis hétérozygotes pour les deux gènes, présentant alors 44 % de plants sensibles dans leur descendance. Effectivement, 13 épis sur 15 peuvent être répartis respectivement dans ces trois classes avec des pourcentages de 15, 32, et 53 %, acceptés par le test du KHI-2 (tableau LXXXVII). Les épis 4, 6, 9 et 10 peuvent correspondre aux deux hypothèses, tout en se rapprochant plus de l'une que de l'autre.

Tableau LXXXVII : Test du KHI-2 appliqué aux résultats des essais 1 et 2

EPI	HYPOTHESE 1 = 25 % DE PLANTS SENSIBLES		HYPOTHESE 2 = 43 % DE PLANTS SENSIBLES	
	Valeur du KHI-2	Probabilité	Valeur du KHI-2	Probabilité
1	0.157	1.00		
2	6.230	0.01 *		
3	1.252	0.32		
4	9.074	0.00 *	0.038	1.00
6	1.105	0.32	2.813	0.08
7	8.610	0.00 *		
8	0.027	1.00		
9	0.628	0.32	2.860	0.08
10	2.988	0.08	1.703	0.15
12	13.444	0.00 *	0.473	1.00
13	0.008	1.00		
14	6.564	0.01 *		
15	8.308	0.00 *	0.060	1.00
2 bis	7.111	0.01 *		
4 bis	1.531	0.15	2.140	0.15
7 bis	0.222	1.00	5.105	0.02 *

PS : Test du KHI-2 : 1 ddl, degré de signification supérieur à 0,05 %
 * Différence significative.

Ces résultats se basent sur des pourcentages discutables puisque quatre épis peuvent appartenir statistiquement aux classes 2 et 3. De plus, deux épis provenant des autofécondations de plants résistants sont virosés à moins de 10 %. D'autre part, les résultats du troisième essai ne correspondent pas à l'hypothèse d'un seul déterminisme de deux gènes dominants pour la résistance.

Il semblerait donc, que le déterminisme génétique de la résistance au Stripe soit plus complexe. La résistance serait gouvernée par un système d'un ou de deux gènes majeurs dominants et de plusieurs gènes mineurs récessifs. Ceux-ci s'expriment dans les plants virosés des autofécondations des épis résistants, entraînant une apparition tardive des symptômes et un ralentissement de leur développement par rapport au témoin parent IRAT 297 (fig. 66). Les taux importants de plants résistants dans les autofécondations de plants sensibles peuvent résulter de l'action combinée de plusieurs gènes mineurs de résistance ou d'une résistance incomplète des gènes majeurs.

4 - CONCLUSION

La comparaison, en conditions naturelles, du comportement du composite IRAT 297 avec celui de l'hybride sensible INRA 508 a permis la mise en évidence d'un important niveau de résistance dans le composite local. Cette résistance au champ met en évidence une résistance complète au MStpV et au MMV qui est exprimée par plus de 80 % de plants.

Malgré la présence de ces virus dans les mêmes zones géographiques et leur transmission par la même espèce vectrice, les déterminismes génétiques pour ces résistances semblent totalement indépendants.

Une résistance au vecteur est également exprimée par IRAT 297. Elle confirme l'antibiose mise en évidence lors de l'étude de la biologie de l'insecte sur différentes variétés de maïs. Les études de comportement de *P. maidis* en unités "insect-proof" montrent que ce niveau de résistance est élevé. Les mécanismes mis en jeu s'apparentent bien à des phénomènes d'antibiosis mais aussi d'antixenosis. La fuite des insectes adultes est quantitativement beaucoup plus importante que la mortalité.

Le déterminisme génétique semble également totalement indépendant des résistances spécifiques aux virus, comme le montre l'homogénéité des infestations sur les descendances d'autofécondations des plants sensibles ou résistants au MStpV.

Les niveaux d'infestation intermédiaires observés sur IRAT 143 mettent en évidence une certaine héritabilité de la résistance à *P. maidis*. L'absence de différence significative entre les différents épis autofécondés indiquerait le caractère assez polygénique de cette résistance.

Une lutte contre les dégâts directs provoqués par le Delphacide n'étant pas recherchée pour le maïs, la valeur de cette résistance à la transmission virale ne semble pas évidente. En unité "insect-proof", l'existence de taux d'infection plus élevés sur des plants moins infestés par les insectes montrent que les niveaux d'infestation ne permettent pas d'évaluer la résistance. Sans affirmer que la résistance au vecteur provoquerait une augmentation de la mobilité des insectes et favoriserait ainsi les infections (MARAMOROSH, 1981), on peut penser que la résistance d'IRAT 297 est essentiellement une résistance à la transmission (échec de l'alimentation au niveau du phloème) dont l'antibiose révélerait l'existence.

Ceci expliquerait que le contrôle des niveaux d'infestation ne permette pas d'évaluer cette résistance.

Chez le riz, les résistances à *Nilaparvata lugens* (Stal) et *S. orizicola* assurent respectivement une résistance élevée au "rice grassy stunt virus" (RGSV) (HEINRICHS, 1979) et au "rice hoja blanca virus" (RHBV) (JENNINGS & PINEDA, 1970). Ces observations ont été faites au champ grâce à l'existence de variétés résistantes au Delphacide mais sensibles au virus. Pour *P. maidis*, la création de lignées résistantes à l'insecte et sensibles au virus ainsi qu'une connaissance plus approfondie de l'épidémiologie sont nécessaires pour déterminer l'effet de la résistance sur le développement primaire et secondaire du Stripe et de la Mosaïque.

Faute d'éléments suffisants pour mesurer l'intérêt de la résistance à l'insecte, nous sommes amenés dans un premier temps à privilégier la résistance aux virus.

Pour le MStpV, les croisements entre le donneur de résistance IRAT 297 et des variétés sensibles ont montré la bonne héritabilité, la forte dominance et le déterminisme vraisemblablement oligogénique de cette résistance. Les études sur les descendances d'autofécondation montrent que la

résistance du MStpV serait contrôlée par une combinaison d'un ou plutôt deux gènes majeurs dominants et de gènes mineurs récessifs modificateurs.

Ainsi, en plus de la forte proportion de plants exprimant une résistance complète, un niveau non négligeable de résistance partielle a pu être mis en évidence. Cette diversité est garante de la durabilité de la résistance. Celle-ci est d'autant plus nécessaire qu'IRAT 297 est actuellement la seule source connue de résistance au Stripe.

Pour le MMV, un niveau élevé de résistance complète, mais aussi de résistance partielle mis en évidence par l'apparition de symptômes atténués, a été observé. Cette résistance d'IRAT 297 pourrait s'apparenter à celle déjà identifiée aux îles d'Hawaï (BREWBAKER & AQUILIZAN, 1965) dans un matériel originaire des Caraïbes, d'autant que de nombreux écotypes africains proviennent de cette région.

IV CONCLUSION

Les études épidémiologiques ont confirmé que les viroses à stries sont le premier problème pathologique de la maïsiculture à la Réunion. Seuls, les semis réalisés en tout début de la saison chaude dans les régions d'altitude peuvent échapper aux fortes épidémies. Les variétés résistantes sont donc d'une utilisation généralisée. Cette situation particulière explique le niveau de résistance contracté par les écotypes locaux et font de la Réunion une base idéale pour développer un programme d'amélioration variétale du maïs pour la résistance aux viroses à stries.

La Striure est la maladie la plus grave à basse altitude où, durant plusieurs mois, les semis sont totalement infectés.

Cette nuisibilité particulièrement élevée est due à des conditions locales qui ont pu être définies comme particulièrement favorables aux populations de vecteurs et aux sources d'inoculum. La Striure est susceptible d'engendrer des risques épidémiques importants comme l'ont montré les dégâts très graves contractés en 1983-1984 en Afrique de l'ouest. Ces risques font de la sélection pour la résistance au MSV l'objectif prioritaire du programme.

Le Stripe est également une maladie très importante à la Réunion où les niveaux des épidémies sont les plus élevés jamais observés. Le Stripe nécessite des densités de populations de vecteurs plus fortes que celles pour la Striure. Aussi cette maladie sera surtout grave dans les zones où le maïs est cultivé de manière intensive et à semis échelonnés. La récente recrudescence de cette maladie, essentiellement sur le continent américain, rend l'obtention de variétés résistantes à cette virose également impérative.

La Mosaïque du maïs apparaît comme la virose la moins dommageable. La faible capacité intrinsèque de transmission du MMV par populations de *P. maidis* vont dans le sens de cette observation. Néanmoins, l'existence des surinfections ne permet pas de juger de la réelle importance de cette maladie. La sélection pour la résistance au virus est nécessaire mais présente un caractère moins urgent.

Au cours de trois années d'observations, la composite IRAT 297 a exprimé un excellent niveau de résistance au champ pour les trois viroses.

L'enjeu du programme de création variétale était de réussir la concentration de cette résistance dans le composite et son transfert dans des variétés sensibles mais agronomiquement intéressantes.

La production intensive de populations de *C. mbila*, et vraisemblablement celle de *P. maidis* à capacité intrinsèque de transmission élevée, a facilité la mise au point d'infestations artificielles a permis une excellente réussite des inoculations.

La nécessité de travailler en conditions contrôlées et la volonté de réaliser un travail d'intérêt plus général demandent une excellente connaissance de la variabilité des agents infectieux. La caractérisation du MSV au double point de vue sérologique et pouvoir pathogène a permis de définir déjà trois sérotypes différents à l'aide d'anticorps monoclonaux et deux groupes de virulences au sein desquels existent des variations importantes d'agressivité. Grâce à la relative homogénéité sérologique entre les souches présentes à la Réunion et en Afrique ainsi qu'au choix d'isolats très agressifs, une sélection rigoureuse de matériel résistant d'intérêt régional peut être possible.

Les conditions nécessaires à la création variétale étant réunies, le choix d'un schéma de sélection ne pouvait être raisonné sans une certaine connaissance du déterminisme génétique de chaque résistance.

Pour la Striure, la combinaison d'une résistance totale oligogénique et d'une résistance partielle polygénique très élevée a déjà été mis en évidence. Pour le Stripe nous avons dû étudier précisément le génotype de la résistance. Il s'avère également de nature oligogénique pour la résistance complète, qui est prédominante, et polygénique à caractère récessif pour un certain niveau de résistance partielle. Enfin, pour la Mosaïque, nos observations en conditions naturelles ne paraissent pas contradictoires avec celles de BREWBAKER & AQUILIZAN (1965) qui font état d'une résistance plurifactorielle qui pourrait se transmettre comme un caractère monofactoriel à dominance partielle.

Pour conserver la variabilité génétique de ces résistances, garantie de leur durabilité, l'emploi de méthodes de sélection récurrente est préférable. Elles paraissent compatibles avec la création de variétés mais la définition précise des schémas de sélection était nécessaire pour permettre un transfert rapide d'un niveau de résistance élevé et durable.

Le critère de sélection doit être représentatif de l'expression la plus complète possible de la résistance. Ainsi pour *P. maidis* le niveau d'infestation ne peut être retenu et un autre critère devra être recherché pour évaluer la résistance à l'insecte. L'utilisation d'une échelle de notation

symptomatologique a été généralement choisie. Pour la Striure, la validité de ce critère a été montrée en vérifiant qu'elle correspondait proportionnellement à un mécanisme de limitation de la multiplication virale et à une perte de rendement de la culture.

La détermination de l'intensité de sélection est également délicate. Pour la Striure, ce choix a pu être raisonné en comparant les pertes occasionnées au niveau de résistance exprimé pour différentes variétés et hybrides expérimentaux. Ce niveau de sélection devra être adapté en fonction du nombre de résistances à incorporer et des priorités pour chaque création variétale qui correspond à une cible donnée (région géographique et niveau d'intensification de la culture).

Pour les régions où l'acuité des risques d'épidémies de Striure demande la création rapide de variétés hautement résistantes, trois cycles de la sélection récurrente, avec un criblage par plant sous infestation artificielle dès la F1 et, en F2, avec un choix par plant et un brassage simultané, devraient permettre l'obtention de ces variétés.

Pour de nombreuses régions d'Afrique et de l'océan Indien où la résistance au Stripe est nécessaire, la réalisation d'autofécondations sur les plants retenus en F2 et le choix, sous infestation artificielle de *P. maidis*, de familles homozygotes en S1 pour les gènes fort de résistance complète seraient à intégrer dans le premier schéma.

Ces deux exemples montrent qu'une optimisation des modes de transfert de la résistance est maintenant possible.

Les principaux problèmes étant résolus, le choix d'une stratégie pour la création variétale pourra donc être arrêté.

CONCLUSION GENERALE

CONCLUSION GENERALE

L'ensemble des thèmes soulevés pour la mise en place à la Réunion d'un programme de création variétale pour la résistance aux viroses du maïs ont été abordés.

L'influence de la température et des plantes-hôtes a été précisée.

Ainsi, les deux insectes présentent une stenothermie comparable entre 15°C et 30°C. Néanmoins, *C. mbila* est plus sensible aux températures basses et *P. maidis* aux températures plus élevées. Bien que ces deux insectes se développent uniquement sur Poacées, *C. mbila* s'avère plus généraliste que *P. maidis*. Le mil et le maïs doux sont les plantes les plus favorables respectivement pour *C. mbila* et pour *P. maidis*. Ces données biologiques ont permis la mise en place d'élevages de masse en conditions contrôlées et certaines explications de la dynamique des populations dans les cultures de maïs. Une forte augmentation des niveaux de populations des deux insectes est observée au cours de la saison chaude. La pluviométrie et la température sont les principaux facteurs responsables des variations de populations de *C. mbila*. Pour *P. maidis*, l'existence d'un contrôle biologique important dans lequel interviendraient plusieurs micro-organismes est suspectée. La pathogénie des procaryotes observés reste néanmoins à confirmer.

L'étude des trois complexes infectieux a montré des difficultés très différentes pour l'obtention d'un outil permettant le criblage variétal.

Les facteurs d'inefficacité circonstancielle sont beaucoup plus importants pour *P. maidis* que pour *C. mbila*.

La période d'inoculation relativement courte et la persistance du pouvoir infectieux permettent, malgré la longueur de la période de latence pour le MStpV et le MMV, d'obtenir un taux optimal d'insectes infectieux dans les populations d'élevage.

La révélation d'une capacité intrinsèque de transmission de *P. maidis*, très faible pour le MStpV et surtout pour le MMV, reste le handicap le plus fort pour les infestations artificielles. La recherche des barrières à la transmission montre que la multiplication de l'agent infectieux dans le vecteur ne constitue pas l'une des causes de blocage.

L'absence de multiplication est établie pour *C. mbila* mais l'efficacité de ce vecteur réside dans sa capacité à accumuler rapidement le virus et à le transmettre à de faibles concentrations, d'où la persistance de son pouvoir infectieux. En revanche, tous les individus des populations de *P. maidis* semblent aptes à multiplier le MMV comme le MStpV. Lors de la transmission verticale chez ce dernier, la multiplication peut être réalisée dès l'incubation des oeufs et ne paraît pas perturber le développement de l'insecte.

L'existence d'autres barrières à la transmission, à spécificité encore plus étroite, a été mise en évidence et leur importance relative dans les populations de vecteur, déterminée.

La barrière à la pénétration de la paroi intestinale est la plus fréquente et la plus importante. Son existence a été confirmée pour le MSV et mise en évidence pour le MMV et le MStpV. L'existence d'une seconde barrière limitant l'accès au site d'inoculation a pu également être démontrée pour le MStpV et le MMV. Enfin, pour le MStpV, une troisième barrière affecte la transmission verticale qui s'avère d'origine ovarienne.

La localisation et le mode d'action de ces blocages restent à préciser car nous sommes surtout attaché à rechercher ensuite le déterminisme génétique pour chacune des barrières chez le vecteur. Le génotype de la transmission a aussi été confirmé pour *C. mbila* et déterminé pour *P. maidis*. Un gène récessif et deux gènes dominants contrôlent la transmission du MStpV alors que pour le MMV, deux gènes récessifs seraient responsables pour les populations de la Réunion.

Cette connaissance de la génétique de la transmission chez les insectes permet la sélection de populations à capacité intrinsèque de transmission élevée pour réaliser les criblages variétaux. Cela permet aussi une meilleure approche de l'épidémiologie de ces maladies et conduit à la recherche de nouveaux moyens de lutte.

Les études épidémiologiques ont permis le classement par ordre d'importance des maladies virales. La Striure est de loin la plus grave ; vient ensuite le Stripe et enfin la Mosaïque.

Le composite IRAT 297 a exprimé un excellent niveau de résistance pour les trois viroses. La réussite des élevages de masse à capacité intrinsèque de transmission élevée a facilité la mise au point d'infestations artificielles. La mise au point d'une méthode de transfert des résistances a donc pu être faite.

Une excellente connaissance de la variabilité des agents infectieux est nécessaire. Ainsi, la

caractérisation du MSV a permis de définir trois sérotypes différents en Afrique et dans l'océan Indien et deux groupes de virulence au sein desquels existent des variations importantes d'agressivité pour les isolats de la Réunion. Ces résultats montrent qu'une excellente sélection de matériel résistant d'intérêt plus général est possible à la Réunion.

La combinaison d'une résistance totale oligogénique et de résistances partielles polygéniques est observée pour les trois maladies mais leur part relative varie selon les viroses.

Le niveau des résistances partielles polygéniques est très élevé pour la Striure, alors que pour le Stripe la résistance complète, vraisemblablement gouvernée par deux gènes, est prédominante.

Pour conserver la variabilité génétique de ces résistances, l'adaptation des méthodes de sélection récurrente a dû être recherchée.

Des notations à partir d'échelles symptomatiques ont été choisies après avoir vérifié qu'elles étaient corrélées avec des pertes de rendement de la culture.

Ainsi, l'absence de critère représentatif de la résistance à *P. maidis* intervenant dans la résistance au Stripe, n'a pas permis de prendre en compte les mécanismes d'antibiosis et de non préférence observés chez IRAT 297.

La comparaison des pertes occasionnées au champ dans les essais variétaux avec le niveau de résistance exprimé a facilité le choix raisonné de l'intensité de sélection.

Plusieurs schémas de sélection ont été établis, et dès à présent, le choix d'une stratégie de création variétale doit être défini en fonction des axes prioritaires d'intervention pour la lutte contre les viroses à stries du maïs.

En effet, même si, pour les trois complexes infectieux, tous les problèmes ne sont pas résolus, les résultats obtenus et la démarche adoptée devraient permettre prochainement le passage de la totalité du programme dans sa phase opérationnelle.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGARWAL R. K., VERMA R.S., BHANRAJ G.S., 1978. Screening of *Sorghum* lines for resistance against shoot bug *Peregrinus maidis* (Ashmead) (Homoptera: Delphacidae). *JNKVV Res. J.*, **12**.
- AGOSSOU Y., LATRILLE E., ROESCH M., 1983. Note sur les viroses à stries du maïs et leur développement en 1983 au Togo. *Rapport du Ministère du Développement Rural*, 12 p.
- AMMAR E.D., 1977. Biology of *Cicadulina bipunctella zae* (CHINA) in Giza, Egypt (Homoptera, Cicadellidae). *Dtsch. Ent. Z.*, **24**, 345-352.
- AMMAR E.D., 1983. Virus diseases of sugar cane and maize in Egypt. p. 122-126. In D.T. GORDON, J.K. KNOKE, L.R. NAULT, R.M. RITTER, *Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop*, Ohio, August 2-6, 1982. Ohio State Univ., Ohio Agric. Res. & Dev. Center. Wooster, Ohio.
- AMMAR E.D., 1986. Ultrastructure of the salivary glands of the planthopper *Peregrinus maidis* (Ashmead) (Homoptera: Delphacidae). *Int. J. Insect. Morphol. Embryol.*, **15**, 5, 417-428.
- AMMAR E.D., GINGERY R.E., NAULT L.R., 1985. Two types of inclusions in maize stripe virus. *Phytopathology*, **75**, 1, 84-89.
- AMMAR E.D., GINGERY R.E., NAULT L.R., 1987. Interactions between mosaic and maize stripe virus in their insect vector, *Peregrinus maidis* and in maize. *Phytopathology*, **77**, 7, 1051-1056.
- AMMAR E.D., NAULT L.R., 1985. Assembly and accumulation sites of maize mosaic virus in its planthopper vector. *Intervirology*, **24**, 33-41.
- AMMAR E.D., NAULT L.R., STYER W.E., SAIF Y.M., 1987. Staphylococcus, Paramyxovirus-like, Rickettsia-like and other structures in *Peregrinus maidis* (Homoptera, Delphacidae). *J. Invert. Pathol.*, **49**, 209-217.
- ANONYME, 1976. *Maize pathology* In *Ann. Report.*, 1974, MSRI, Le Réduit.
- ANONYME, 1988. *Annuaire de Statistique Agricole du Département de la Réunion*, D.A.F. (Service de la Statistique Agricole) Sainte Clotilde.
- ANONYME, 1986. *Maize Research Programm, Annual Report 1985* IITA, Ibadan, 167 p.
- ASHMEAD W.H., 1980. The corn delphacid, *Delphax maidis*. *Psyche*, **5**, 321-324.

- AUTREY L.J.C., 1980. Studies on maize mosaic virus, its strains and economic importance. *PhD. Thesis, University of Exeter.*
- AUTREY L.J.C., 1983. Maize mosaic virus and other maize virus diseases in the islands of the Western Indian Ocean. p. 167-181 in D.T. GORDON, J.K. KNOKE, L.R. NAULT, R.M. RITTER. *Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop, August 2-6*. Ohio State University, Ohio Agric. Res. and Dev. Center, Wooster.
- AUTREY L.J.C., 1984. On assessing yield losses due to maize mosaic virus in the field. *Maize Virus Diseases Newsletter*, **1**, 39-45.
- AUTREY L.J.C., MAWLAH N., 1984. Syndromes associated with maize chlorotic Stripe and maize viruses. *Maize Virus Diseases Newsletter*, **1**, 26-29.
- AUTREY L.J.C., RICAUD C., 1983. The comparative epidemiology of two diseases of maize caused by leafhopper-borne viruses in Mauritius. p. 277-285. In R.T. PLUMB, J.M. THRESH. *Plant Virus Epidemiology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- AUTREY L.J.C., RICAUD C., 1985. Search for genotypes resistant to the three strains of maize mosaic virus. *Pro. 6th. South. Afri. Maize Breed. Symp.*, **56**.
- BAK J.C., 1987. Contribution à la mise au point d'une méthode de notation applicable à la sélection pour la résistance aux viroses du maïs présentes à la Réunion. *Mémoire de fin d'études*, ISTOM, 109 p.
- BAUDIN P., 1976. Problèmes pathologiques de la canne à sucre et du maïs à l'île de La Réunion. *Rapport de mission IRAT*, 18 p.
- BAWDEN F.C., 1964. Transmission by animals while feeding. *Plant Viruses and Virus Diseases*, Ronald Press Company New-York Fourth edition, 361 p.
- BEHNCKEN G.M., 1971. Relationship of sowthistle yellow vein virus to an efficient aphid vector, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). *PHD. Thesis, University of California, Berkeley, California.*
- BEHNCKEN G.M., 1973. Evidence of Multiplication of Sowthistle yellow vein virus in an inefficient aphid vector, *Macrosiphum euphorbiae*. *Virology*, **53**, 405-412.
- BLACK L.M., 1959 - Biological cycles of plant viruses in insect vectors p. 157-187. In F.M. BURNET, W.M. STANLEY, *The Viruses*, Vol. 2, Academic Press, New-York.
- BLACK L.M., 1984. The controversy regarding multiplication of some plant viruses in their insect vectors p. 1-30. In K.F. HARRIS. *Current topics in vector research*, Vol. 2., Praeger, New York.

- BOCK K.R., 1980. p. 1-6, Maize Viruses in *Crop Virology research project*, Agri. Res. Dep.
- BOCK K.R., GUTHRIE E.J., MEREDITH G., 1977. RNA and protein components of maize streak and cassava latent viruses. *Ann. appl. Biol.*, **85**, 305-308.
- BOCK K.R., GUTHRIE E.J., MEREDITH G., AMBETSA T., 1975. Maize streak virus. *E.A.A.F.R.O. Record of Res. 1975*, 118-119.
- BOCK K.R., GUTHRIE E.J., MEREDITH G., AMBETSA T., 1976. Maize viruses. *E.A.A.F.R.O. Record of Res. 1976*, 135-136.
- BOCK K.R., GUTHRIE E.J., WOODS R.D., 1974 - Purification of maize streak virus and its relationship to viruses associated with streak diseases of sugar cane and *Panicum maximum*. *Ann. App. Biol.*, **77** : 289-297.
- BOULTON M.I., MARKHAM P.G., 1986. The use of squash-blotting to detect plant pathogens in insect vectors. p. 55-69 In R.A.C. JONES, L. TORRANCE. *Developments and applications in Virus Testing*. Vol. 1, The Lavenham Press Ltd., Suffok.
- BRADFUTE O.E., ROBERTSON, D.C., 1977. Electron microscopy as a means for discovery of new maize viruses and viruslike pathogens. p. 103-107. In L.E. WILLIAMS, D.T. GORDON, L.R. NAULT., *Proc. Int. Maize Virus Dis. Colloq. Workshop*, August 16-19, 1976. Ohio Agric. Res. Dev. Center, Wooster.
- BRADFUTE O.E., TSAI J.H., 1983. Identification of maize mosaic virus in Florida. *Plant Disease*, **67**, 12, 1339-1342.
- BREWBAKER J.L., 1974 - Continuous genetic conversions and breeding of corn in a neutral environment. *Proc. 29th Ann. corn and sorghum conf.*, Am. Seed Trade Assoc. Washington, D.C.
- BREWBAKER J.L., 1979. Diseases of maize in the wet lowland tropics and the collapse of the classic Maya civilization. *Econ. Bot.* **33** : 101-118.
- BREWBAKER J.L., AQUILIZAN F., 1965 - Genetics of resistance in maize to a mosaic-stripe virus transmitted by *Peregrinus maidis*. *Crop Science*, **5**, 412-415.
- BUDDENHAGEN I.W., 1981. Conceptual and practical considerations when breeding for tolerance or resistance, p. 221-234. In R.C. STAPLES, G.H. TOENNIESSEN. *Plant disease control*. Wiley Interscience.
- BURGDORFER W., 1984. Vertical transmission of spotted fever group and scrub typhus rickettsiae, p. 77-92 in K.F. HARRIS. *Current Topics in Vector Research*, **Vol. 2**. Preager, New-York, 276 p.

- CACIAGLI P., ROGGERO P., LUISONI E., 1985 - Detection of maize rought dwarf virus by enzyme-linked immunosorbent assay in plant hosts and in the planthopper vector. *Ann. Appl. Biol.*, **107**, 463-471.
- CALDWELL J.S., MARTORELL L.F., 1952. Review of the *Auchenorynchus Homoptera* of Puerto Rico Part II, the *Fulgoroidea* except *Kinnaridae*. *J. Agric. Univ. Puerto Rico*, **34**, 2 : 133-269.
- CALLAGHAN R.A., HOLBROOK F.R., SHAW F.R., 1966. A comparaison of sweeping and certain insects affecting forage crops. *J. Eco. Ent.*, **59**, 2 : 478-479.
- CALVACHE H., GUERRERO O., MARTINEZ-LOPEZ G., 1975. Relationship studies between the leafhopper *Cicadulina pastusae* and the transmission of 2 disease agents to barley and wheat in southwestern Colombia. *Proc. Am. Phytopathol. Soc.* **2**, 74 p.
- CAPCO S.R., 1959. List of plant pests (rice). *Phil. J. Agr.*, **22**, 7-11.
- CARTER W., 1941. Pregrinus maidis (ASHM) and the transmission of corn mosaic I. Incubation period and longevity of the virus in the insect. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **34** : 551-556.
- CHATTERJEE S.N., NIMBALKAR M.R., 1977. Occurrence of maize stripe disease in Maharashtra. *Indian J. Agric. Sci.*, **47**, 9, 427-429.
- CHELLIAH S., BASHEER M., 1966. Biological studies of Peregrinus maidis (ASHMEAD) (ARAEOPIDAE : HOMOPTERA) on sorghum. *Indian J. Ent.*, **27**, 466-471.
- CHERIAN M.S., KYLASAM M.S., 1936. Preliminary studies on the "fieckled yellow" and "Stripe" diseases of cholam. *Proc. Assoc. Econ. Biol. Coimbatore 1936*, 1-7.
- CHINA W.E., 1928. Two new species of Cicadulina, CHINA (Homoptera, Jassidae) from the Gambia, West Africa. *Bull. Entomol. Res.*, **19**, 61-63.
- CLERC J.M., 1987. Approche méthodologique des prospections hydrogéologiques en milieu insulaire volcanique : île de La Réunion, Océan Indien, France. Applications de la télédétection infrarouge aéroportée. *Thèse de Doctorat U.S.T.L., Montpellier*.
- COOPER J.I., JONES A.T., 1983. Response of plants to viruses proposal for the use of terms. *Phytopathology*, **73**, 127-128.
- CURTIS C.F., GRAVES P.M., 1983. Genetic variation in the ability of insects to transmit filariae, trypanosomes, and malarial parasites. p 31-62 In K.F. HARRIS *Current topics in vector research*, **1**, 326p
- DABROWSKI Z.T., 1983. Identifying and collecting Cicadulina for maize streak resistance screening. *IITA Research Briefs*, **4**, 4, 2-3.

- DABROWSKI Z.T., 1985. The biology and behaviour of *Cicadulina triangula* in relation to maize streak virus resistance screening. *Insect. Sci. Applic.*, **6**, 3 : 417-424.
- DABROWSKI Z.T., 1987. Comparative studies of *Cicadulina* leafhoppers in West Africa, p. 35-39 in M.R. WILSON L.R. NAULT. *Proceedings of 2nd International Workshop on Leafhoppers and Planthoppers of Economic Importance*, Brigham Young University, Provo, Utah, USA, 28th July-1st August 1986. CAB Int. Inst. Ent. London.
- DAMSTEEGT V.D., 1980. Investigations of the vulnerability of U.S. maize to maize streak virus. *Prot. Ecol.*, **2**, 231-238.
- DAMSTEEGT V.D., 1983. Maize streak virus I. Host range and vulnerability of maize germplasm. *Plant Disease*, **67**, 734-737.
- DAMSTEEGT V.D., 1984. Maize streak virus : effect of temperature on vector and virus. *Phytopathology*, **74**, 11, 1317-1319.
- DEKKER E.L., PINNER M.S., MARKHAM P.G., VAN REGENMORTEL M.H.V., 1988. Characterization of maize streak virus isolates from different plant species by polyclonal and monoclonal antibodies. *J. Gen. Virol.* (sous presse).
- DELPUECH I., 1985. Les cicadelles vectrices de viroses du maïs à l'île de La Réunion. Etude préliminaire. *Thèse de Docteur Ingénieur de l'U.S.T.L.* Montpellier, 132 p.
- DELPUECH I., BONFILS J., LECLANT F., 1986. Contribution à l'étude des virus du maïs transmis par homoptères auchenorrhynques à l'île de La Réunion. *Agronomie*, **6**, 6, 549-554.
- DEN BIEMAN C.M.F., 1988. Karyotypic variation in bisexual species pseudogamous forms of the planthopper genus *Ribautodelphax* (Homoptera, Delphacidae). *Genetica*, **76**, 101-110.
- DIETRICK E.J., SCHLINGER E.I., GARBER M.J., 1960. Vacuum cleaner principle applied in sampling insect populations in alfalfa fields by new machine method. *Calif. Agric.*, **14**, 1, 9-11.
- DIETRICK E.J., SCHLINGER E.I., VAN DER BOSCH R., 1959. A new method for sampling arthropods using a suction collecting machine and modified Berlese funnel separator. *Econ. Ent.*, **52**, 6 1085-1091.
- DISTANT W.L., 1914. Notes on some injurious african rhynchota. *Bull. Ent. Res.*, **5**, 241-242.
- DOEBLEY J.F., ILTIS H.H., 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae) I. A subgeneric classification with key to taxa. *Amer. J. Bot.*, **67**, 6, 982-993.
- DOLLET M., ACCOTO G.P., LISA V., MENISSIER J., BOCCARDO G., 1986. A geminivirus serologically related to maize streak virus from *Digitaria sanguinalis* from Vanuatu. *J. Gen. Virol.*, **67**, 933-937.
- DONSON J., ACCOTTO G.P., BOULTON M.I., MULLINEAUX P.M., DAVIES J.W., 1987. The nucleotide sequence of a geminivirus from *Digitaria sanguinalis*. *Virology*, **161**, 160-169.

- DRINKWATER T.W., WALTERS M.C., VAN RENSBURG J.B.J., 1979. The application of systemic insecticides to the soil for the control of the maize stalk borer, *Busseola fusca* (FULLER) (Lep Noctuidae) and of *Cicadulina mbila* (NAUDE) (Hem : Cicadellidae) the vector of maize streak virus. *Phytophylactica*, **11**, 5-12.
- ENGELBRECHT A.H.P., 1982. Chloroplast development in streak infected *Zea mays*. *S. Afr. J. Bot.* **1**, 3, 80.
- ETIENNE J., RAT B., 1973. Le stripe : une maladie importante du maïs à La Réunion. *Agro. Trop.*, **28**, 1, 11-17.
- FAJEMISIN J.M., KIM S.K., EFRON Y., ALAM M.S., 1984. Breeding for durable disease resistance in tropical maize with special reference to maize streak virus. *FAO Plant Production and protection paper*, **55**, 71 p.
- FALK B.W., TSAI J.H., 1983. Assay for maize stripe virus infected plant by using antiserum produced to a purified noncapsid protein. *Phytopathology*, **73**, 1259-1262.
- FALK B.W., TSAI J.H., 1983. Physicochemical Characterization of maize mosaic virus. *Phytopathology*, **73**, 1536-1539.
- FALK B.W., TSAI J.H., 1984. Identification of single and double-stranded RNAs associated with maize stripe virus. *Phytopathology*, **74**, 909-915.
- FALK B.W., TSAI J.H., 1985. Serological detection and evidence for multiplication of maize mosaic virus in the planthopper, *Peregrinus maidis*. *Phytopathology*, **75**, 7, 852-855.
- FALK B.W., TSAI J.H., 1986. *Peregrinus maidis* and maize viruses and spiroplasmas in southern Florida. *Workshop Plant Virus Diseases Committee of the Intern. Soc. Plant. Path.*, Orlando.
- FAUQUET C., THOUVENEL J.C., 1980. Maladies virales des plantes cultivées en Côte d'Ivoire. *ORSTOM*, Paris, 128 p.
- FLOR H.H., 1942. Inheritance of pathogenicity in cross between physiologic races 22 and 24 of *Melampsora lini*. *Phytopathology*, **32**, 5 (Abstr.)
- FLOR H.H., 1955. Host-parasite interaction in flax rust. Its genetic and other implications. *Phytopathology*, **45**, 680-685.
- FRANCKI R.I.B., MILNE R.G., HATTA T., 1985. Plant Rhabdoviridae, p. 73-100 in *Atlas of Plant Viruses*, **1**, 5.
- FRANCKI R.I.B., RUYAN C.C., HATTA T., ROHOZINSKI J., GRIVELL C.J., 1986. Serological detection of Fiji disease virus antigens in the planthopper *Perkinsiella saccharicida* and its inefficient ability to transmit the virus. *Plant Pathol.*, **35**, 324-328.

- FRASER R.S.S., LOUGHLIN S.A.R., 1980. Resistance to tobacco mosaic virus in tomato : effects of the Tm-1 gene on virus multiplication. *J. Gen. Virol.*, **48**, 87-96.
- FREITAG J.H., 1969. Interactions of plant viruses and virus strains in their insect vectors, p. 303-325 In K. MARAMOROSCH., *Viruses, Vectors, Vegetation*, Wiley Interscience, New-York.
- FUKUSHI T., SHIKATA E., 1976. Localization of rice dwarf virus in its insect vector. *Virology*, **18**, 192-205.
- FUKUSHI T., 1933. Transmission of the virus through the eggs of an insect vector. *Proc. Imp. Acad. (Japan)*, **9**, 457-460.
- FULLAWAY D.T., 1918. The corn planthopper, *Peregrinus maidis* (Ashmead). *Terr. Hawai Bd. Comm. Agr. For. Div. Ent. Bull.*, **4**, 16 p.
- FULLER C., 1901. Mealie variegation, p. 17-19, In *1st Report of the government entomologist*, Natal, 1899-1900.
- GALLAIS A., 1981. Amélioration des populations en vue de la création de variétés. *Le sélectionneur Français*, **29**, 5-23.
- GALVEZ G.E., 1968. Transmission studies of the hoja blanca virus with highly active virus-free colonies of *Sogatodes oryzicola*. *Phytopathology*, **58**, 818-821.
- GAY J.P., 1984. Fabuleux maïs : histoire et avenir d'une plante. *A.G.P.M., Pau*, 295 p.
- GINGERY R.E., 1983. Maize stripe virus, p. 69-74 In D.T. GORDON, J.K. KNOCKE, L.R. NAULT, R.M. RITTER. *Proc. Int. Maize Virus Dis. Colloq. and Workshop*, August 2-6, 1982. Ohio State Univ., Ohio Agric. & Dev. Cent. Wooster,.
- GINGERY R.E., 1985. Maize stripe virus. *CMI/AAB Description Plant Viruses*, **300**, 4 p.
- GINGERY R.E., AUTREY L.J.C., 1984. Relationship between maize chlorotic stripe and maize stripe viruses. *Maize Virus Diseases Newsletter*, **1**, 49-50.
- GINGERY R.E., GORDON D.T., NAULT L.R., 1982. Purification and properties of an isolate of maize rayado fino virus from the United States. *Phytopathology*, **72**, 1313-1318.
- GINGERY R.E., NAULT L.R., BRADFUTE O.E., 1981. Maize stripe virus characteristics of a member of a new virus class. *Virology*, **112**, 99-108.
- GINGERY R.E., NAULT L.R., TSAI J.M., LASTRA R.J., 1979. Occurrence of maize stripe virus in the united states and Venezuela. *Plant Dis. Reprt.* **63**, 4, 341-343.

- GOODMAN M.M., BIRD R.Mck., 1977. The races of maize : IV Tentative grouping of 219 Latin American races. *Econ. Bot.*, **31**, 204-221.
- GOODMAN R.N., KIRALY Z., WOOD K.R., 1986. *The biochemistry and Physiology of plant disease*. University of Missouri Press, Columbia, 433 p.
- GORDON D.T., NAULT L.R., GORDON N.H., HEADY S.E., 1985. Serological detection of corn stunt spiroplasma and maize rayado fino virus in Field-Collected *Dalbulus spp.* from Mexico. *Plant Disease*, **69**, 12, 108-111.
- GORTER G.J.M.A., 1953. Studies on the spread and control of the streak disease of maize. *Sci. Bull. Dep. Agric. for Union of S. Afr.*, **341**, 18, 20 p.
- GRAHAM C.L., 1979. Inability of certain vectors in North America to transmit maize streak. *Environ. Entomol.*, **8**, 228-230.
- GRANADOS R.R., HIRUMI H., MARAMOROSCH K., 1967. Electron microscopic evidence for wound-tumor virus accumulation in various organs of an inefficient leafhopper vector *Agalliopsis novella*. *J. invert. Pathol.*, **9**, 147-159.
- GREBER R.S., 1981. Maize stripe disease in Australia. *Aust. J. Agric. Res.*, **32**, 27-36.
- GREBER R.S., 1982. Maize sterile stunt : a delphacid transmitted rhabdovirus disease affecting some maize genotype in Australia. *Aust. J. Agric. Res.*, **33**, 13-23.
- GREBER R.S., 1983. Characteristics of viruses affecting maize in Australia, p. 206-218, In D.T. GORDON, J.K. KNOKE, L.R. NAULT, R.M. RITTER. *Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop*, Wooster, Ohio. August 2-6, 1982, Ohio, Ohio State Univ., Ohio Agric. Res. Dev. Center. Wooster.
- GRIMSLEY N., HONN T., DAVIES J.W., HONN B., 1987. *Agrobacterium*-mediated delivery of infectious maize streak virus into maize plants. *Nature*, **325**, 177-179.
- GUTHRIE E.J., 1978. Measurement of yield losses caused by maize streak disease. *Plant Dis. Repr.*, **62**, 10, 839-840.
- HAINZELIN E.M., MARCHAND J.L., 1986. Registration of IRAT 297 maize germplasm. *Crop Science*, **26**, 1090-1091.
- HAMILTON K.G.A., 1983. Classification, morphology and phylogeny of the family cicadellidae (rhynchota : homoptera), p. 15-37 in W.J. KNIGHT, N.L. PANT, T.S. ROBERTSON, M.R. WILSON. *Proc. Int. Workshop on Biotaxonomy, classification and Biol. of leafhoppers and planthoppers (Auchenorrhyncha) of Economic Importance*. October 4-7. 1982. London.

- HARDY J.L., ROSEN L., KRAMER L.D., PRESSER S.B., SHROYER D.A., TURELL M.J., 1980. Effect of rearing temperature on transovarial transmission of St. Louis encephalitis virus in mosquitoes. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **29**, 963-968.
- HARRIS K.F., 1979. Leafhoppers and aphids as biological vectors vector-virus relationships p. 217-308, In K.F. HARRIS, K. MARAMOROSCH. *Leafhopper vectors and plant disease agents*. Academic Press, New-York.
- HARRISON B.D., 1985. Advances in geminivirus research. *Ann. Rev. Phytopathol.*, **23**, 55-82.
- HEINRICHS E.A., 1979. Control of leafhopper and planthopper vectors of rice viruses. p 529-560. In K. MARAMOROSCH, K.F. HARRIS. *Leafhopper vectors and plant disease agents*, Academic press, New-york.
- HEROLD F., 1972. Maize mosaic virus. Descriptions of plant viruses n°94, Common. Mycol. Inst. Assoc. Appl. Biol., Kew Surrey, England. 4 p.
- HEROLD F., BERGOLD G.H., WEIBEL J., 1960. Isolation and electron microscopic demonstration of a virus infecting corn (*Zea mays* L.). *Virology*, **12**, 335-347.
- HEROLD F., HUNZ K., 1965. Electron microscopic demonstration of virus like particles in *Peregrinus maidis* following acquisition of maize mosaic virus. *Virology*, **25**, 412-417.
- HEROLD F., MUNZ K., 1967. Virus particles in apparently healthy *Peregrinus maidis*. *J. Virology*, **1**, 5, 1028-1036.
- IZADPANAH K., AHMADI A.A., PARVIN S., JAFARI S.A., 1983. Transmission, particle size and additional hosts of the rhabdovirus causing maize mosaic in Shiraz, Iran. *Phytopath. Z.*, **107**, 283-288.
- JACKSON A.O., MILBRATH G.M. & JEDLINSKI H., 1981. Rhabdovirus diseases of the Gramineae, p. 51-76, In D.T. GORDON, J.K. KNOKE, G.E. SCOTT. *Virus and viruslike diseases of maize in the United States*. Ohio, Ohio Agric. Res. Dev. Center (Southern Cooperative Series Bulletin n°247). Wooster.
- JENNINGS P.R., PINEDA A.T., 1970. Effect of resistant rice plants on multiplication of the planthopper, *Sogatodes oryzicola* (M) *Crop Science*, **10**, 689-690.
- JOHNSON R., 1981. Durable resistance : definition of genetic control and attainment in plant breeding. *Phytopathology*, **71**, 567-568.
- KIMURA M., SEVENS L., MARAMOROSCH K., 1975. Ferritin in insect vectors of the maize streak disease agent. Electron microscopy and electron microprobe analysis. *J. Ultrastructure Res.*, **53**, 366-373.

- KIRKALDY G.W., 1904. Some new Oahuan (Hawaiian) Hemiptera. *Entomologist*, **37**, 175-179.
- KIRKALDY G.W., 1910. Supplement by G.W. KIRKALDY to Hemiptera. *Fauna Hawaiiensis*, **2**, 531-599.
- KISIMOTO R., 1981. Development, behaviour, population dynamics and control of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Rev. Plant Protec. Res.*, **14**, 26-58.
- KITAJIMA E.W., COSTA A.S., 1982. The ultrastructure of the corn chlorotic vein banding (brazilian maize mosaic) virus-infected corn leaf tissues and viruliferous vector. *Fitopatologia Brasileira*, **7**, 247-259.
- KOGANEZAWA H., 1977. Purification and properties of rice stripe virus, p. 151-154 in *Symposium on Virus Diseases of Tropical Crops*. Trop. Agric. Res. Ser. n°10. Kitanakuzuma, Japan.
- KOPP A., D'EMMEREZ DE CHARMOY D., 1932. Observations nouvelles concernant la mosaïque de la canne à sucre et le streak du maïs à La Réunion. *Stat. Agron. Réunion. Travaux Techniques. Bull.*, **3**, 1-10.
- KULKARNI H.Y., 1973. Comparison and characterization of maize stripe and maize line viruses. *Ann. Appl. Biol.*, **75**, 2, 205-216.
- KUNKEL L.O., 1921. A possible causative agent for the mosaic disease of corn. *Bull. Hawaiian Sug. Plrs. Ass. Exp. Stn. Bot. Ser.*, **3**, 44-58.
- KUNKEL L.O., 1927. The corn mosaic of Hawaiï distinct from sugar cane mosaic. *Phytopath.*, **17**, 41.
- LARSEN R.C., DUFFUS J.E., 1984. A simplified procedure for the purification of curly top virus and the isolation of its monomer and dimer particles. *Phytopathology*, **74**, 114-118.
- LASTRA R., ACOSTA J.M., 1975. Purification and partial characterization of maize mosaic virus. *Proc. Inter. Congr. Virol.*, **3**, 244.
- LASTRA R., ACOSTA J.M., 1979. Purification and partial characterization of maize mosaic virus. *Intervirology*, **11**, 215-220.
- LASTRA R., CARBALLO O., 1983. Maize virus disease problems in Venezuela, p. 83-86, In D.T. GORDON, J.K. KNOKE, L.R. NAULT, R.M. RITTER. *Proc. Int. Maize Dis. Colloq. and Workshop*, August 2-6. 1982. Ohio State Univ. Ohio Agric. Res. Dev. Cent., Wooster.
- LASTRA R., CARBALLO O., 1985. Mechanical transmission, purification and properties of an isolate of maize stripe virus from Venezuela. *Phytopath. Z.*, **114**, 168-179.

- LASTRA R., TRUJILLO G.E., 1976. Enfermedades del maiz en Venezuela causadas por virus y micoplasmas. *Agronomia Tropical.*, **16**, 5, 441-455.
- LASTRA R. , 1977. Maize mosaic and other maize virus and virus-like diseases in Venezuela, p. 30-39, In L.E. WILLIAMS, D.T. GORDON, L.R. NAULT. *Proc. Int. Maize Virus Dis. Colloq. and Workshop*, August 16-19, 1976. Ohio Agric. Res. Dev. Cent. Wooster.
- LE CONTE J., 1974. La virose du maïs au Dahomey. *Agron. trop.*, **XXIX**, **4**, 831-832.
- LEAKE C.J., 1984. Transovarial transmission of arboviruses by mosquitoes, p. 63-91, In MAYO M.A., K.A. HARRAP. *Vectors in virus biology*. Academic Press, London.
- LECLANT F., 1968. Connaissances actuelles sur les pucerons dans leurs relations avec les maladies à virus des plantes. *Ann. Epiphyties*, **19**, 455-482.
- MAC DANIEL L.L., AMMAR E.D., GORDON D.T., 1985. Assembly, morphology, and accumulation of a hawaiian isolate of maize mosaic virus in maize. *Phytopathology*, **75**, 1165-1172.
- MAC EVEN F.L., KAWANISHI C.Y., 1967. Insect transmission of corn mosaic : Laboratory studies in Hawai. *J. Eco. Entomo.*, **60**, 5, 1413-1417.
- MAC LEAN A.P.D., 1947. Some forms of streak virus occurring in maize, sugar-cane and wild grasses. *Sci. Bull. Dep. Agric. for Union of S. Afr.*, **265**, 12, 39 p.
- MALITHANO A.D., NIJIMBERE M., KAYIBIGI M., 1987. Breeding maize cultivars resistant to streak virus disease, in *Proceeding of the Second East. Central Southern Africa Regional Maize Workshop, Harare*, 15-21 March 1987, CIMMYT (Mexico) (sous presse).
- MARAMOROSCH K., CALICA C.A., AGATI J.A., PABLEO G., 1961. Further studies on the maize and rice leaf galls induced by *Cicadulina bipunctella*. *Entomologia exp. Appl.*, **4**, 86-89.
- MARAMOROSCH K., JERNBERG N., 1970. An adjustable multiple-insect holder for microinjection. *J. Econ. Ent.* **63**, 4, 1216-1218.
- MARAMOROSCH K., SHIKATA E., GRANADOS R.R., 1969. The fate of plant pathogenic viruses in insect vectors : electron microscopy observations, p. 417-431, In K. MARAMOROSCH. *Viruses, Vectors and Vegetations*. Wiley Interscience. New-York.
- MARCHAND J.L., 1975. La sélection récurrente. Objectifs et méthodes. *Agron. trop.*, **XXX**, **3**, 217-230.
- MARKHAM P.G., PINNER M.S., BOULTON M.I., 1984. *Dalbulus maidis* and *Cicadulina* species as vectors of diseases in maize. *Maize Virus Diseases Newsletter*, **1**, 33-34.

- MARKHAM P.G., TOWNSEND R., 1979. Experimental vectors of spiroplasmas, p. 413-445, In K. MARAMOROSCH, K.F. HARRIS. *Leafhopper vectors and Plant Disease Agents*. Academic Press, New-York.
- MARTELLI G.P., RUSSO M., MALAGLUTI G., 1975. Ultrastructural aspects of maize mosaic virus in the host cells. *Phytopath. medit.*, **14**, 140-142.
- MESSIAEN C.M., 1981. Les variétés résistantes : méthode de lutte contre les maladies et ennemis des plantes. *INRA, Paris*, 374 p.
- MIGLIORI A., LASTRA R., 1980. Etude d'une maladie de type viral présente sur maïs en Guadeloupe et transmise par le delphacide *Peregrinus maidis*. *Ann. Phytopathol.*, **12**, 3, 277-294.
- MIGLIORI A., LASTRA R., 1981. Mise en évidence du maïs mosaic virus chez le maïs en Guadeloupe et en Guyane. *Agronomie*, **1**, 3, 195-198.
- MOINEREAU J., HERRMANN P., FAVROT J.C., RIVIERE L.M., 1985. Les substrats inventaires, caractéristiques, ressources, p. 15-77. In "Les cultures hors-sol". *Les ATP de l'INRA, Vol. 2*, INRA Paris.
- MOLYNEUX D.H., 1984. Host-parasite relationships of trypanosomatidae in vectors, p. 117-148 in K.F. HARRIS. *Current Topics in Vector Research*, Vol. 1, Praeger, New York.
- MONESTIER P., LABONNE G., 1981. Etude des probabilités de transmission d'un virus dans le système plantes sources-vecteurs-plantes hôtes, p. 17-27, In J.M. LEGAY, R. TOMASSONE. *Biométrie et Epidémiologie*.
- MULLER H.J., 1979. Effects of photoperiod and temperature on leafhopper vectors, p. 29-94, In K. MARAMOROSCH, K.F. HARRIS. *Leafhopper Vectors and Plant Disease Agents*. Academic Press. London.
- MULLINEAUX P.M., DONSON J., MORRIS-KRISNICH B.A.M., BOULTON M.I., DAVIES J.W., 1984. The nucleotide sequence of maize streak virus DNA. *The Embo Journal*, **3**, 13, 3063-3068.
- NAMBA R., HIGA S.Y., 1971. Host plant studies of the corn planthopper *Peregrinus maidis* (Ashmead), in Hawaï. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.*, **21**, 1, 105-108.
- NAPOMPETH B., 1973. Ecology and population dynamics of the corn planthopper, *Peregrinus maidis* (Ashmead) (Homoptera Delphacidae), in Hawaï, *PhD. Thesis, University of Hawaï*. 257p.
- NAUDE T.J., 1924. A new jassid. *S. Afr. J. nat. Hist.*, **4**, 307.
- NAULT L.R., 1983. Origins of leafhopper vectors of maize pathogens in mesoamerica, p. 75-82 in D.T. GORDON, K. KNOKE, L.R. NAULT, R.M. RITTER. *Proc. Int. Maize Dis. Colloq. and Workshop*, August 2-6, 1982. Ohio State Univ. Ohio Agric. Res. Dev. Cent. Wooster.

- NAULT L.R., GORDON D.T., GINGERY R.E., BRADFUTE O.E., CASTILLO LOAYZA J., 1979. Identification of maize viruses and mollicutes and their potential insects vectors in Peru. *Phytopathology*, **69**, 824-828.
- NAULT L.R., MADDEN L.V., 1985. Ecological strategies of *Dalbulus* leafhoppers. *Ecological Entomology*, **10**, 57-63.
- NIELSON M.W., 1968. The leafhopper vectors of phytopathogenic viruses (Homoptera, Cicadellidae) taxonomy, biology, and virus transmission. *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric. n°1382*, 1-386.
- NISHIDA T., 1978. Lutte aménagée contre *Peregrinus maidis* aux îles Hawaii. *Bulletin phytosanitaire de la FAO*, **26**, 5-9.
- OKOTH V.A.O., 1985. Some characteristics of *Cicadulina spp.* populations associated with maize and streak virus in Nigeria. *PhD Thesis, University of Reading*, 132 p.
- OKOTH V.A.O., DABROWSKI Z.T., 1987. Population density, species composition and infectivity with maize streak virus (MSV) of *Cicadulina spp.* leafhoppers in some ecological zones in Nigeria. *Acta Oecologica Oecol. Applic.*, **8**, 3, 191-200.
- PAINTER R.H., 1951. Insect resistance in crops plants. The Macmillan Co., New-York, 520 p.
- PARLEVIET R.H., ZADOKS J.C., 1977. The integrated concept of disease resistance, a new view including horizontal and vertical resistance in plants. *Euphitica*, **26**, 5-21.
- PETERSCHMITT M., 1988. Identification sérologique et dynamique du maize streak virus dans le maïs et dans le vecteur *Cicadulina mbila*. *Thèse de Docteur en sciences, Université de Paris-Sud, Orsay*.
- PETERSCHMITT M., CHATENET M., BAUDIN P., 1987. Application de la méthode ELISA au diagnostic des viroses du maïs. *L'Agron. Trop.*, **42**, 2, 131-137.
- PLAVSIC-BANJAC B., MARAMOROSCH K., 1972. Electron microscopy of african maize streak. *Phytopathology*, **62**, 671 (Abstract).
- POLSON A., VON WECHMAR M.B., 1980. A novel way to transmit plant viruses. *J. Gen. Virol.*, **51**, 179-181.
- QUAINTANCE A.L., 1988. The corn Delphax (*Delphax maidis*, Ashmead). *Bull. Fla. Agric. Exp. Stn.*, **45**, 61-67.
- RAGTLI H.W.J., 1967. Virus-host interactions with emphasis on certain cytopathic phenomena. *Can. J. Bot.*, **45**, 1221-1234.

- RAO Y.R., 1923. Life history of *Pundaluya simplicia* Distant the cholam leafhopper. *Madras Agri. Dept. Year Book*, 27-31.
- RAYCHAUDHURI S.P., SETH M.L., RENFRO B.L., VARMA A., 1977. Principal maize virus diseases in India, p. 69-77 In L.E. WILLIAMS, D.T. GORDON, L.R. NAULT. *Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop, Ohio, August 16-19, 1976*. Ohio State Univ., Ohio Agric. Res. Dev. Center, Wooster.
- REDDY D.V.R., BLACK L.M., 1972. Increase of wound tumor virus in leafhoppers as assayed on vector cell monolayers. *Virology*, **50**, 412-421.
- RHODES A.M., LUCKMANN W.H., 1967. Survival and reproduction of the corn leaf aphid on twelve maize genotypes. *J. Econ. Entomol.*, **60**, 527-530.
- RICAUD C., FELIX S., 1978. Strains of streak virus infecting sugarcane. *Proc. Int. Soc. Sugar Cane Technol.*, **16**, 449-457.
- ROBERT R. , 1985. Climat et hydrologie à La Réunion étude typologique, étude régionale de l'alimentation et de l'écoulement. *Thèse d'Etat*, U.S.T.L., Montpellier, 438 p.
- ROBINSON R.A., 1969. Disease resistances terminology. *Rev. Appl. Mycol.* **48** : 539-605.
- ROBINSON R.A., 1976. *Plant pathosystems*. Springer-Verlag, Berlin, 184 p.
- ROBINSON R.A., 1979. Permanent and impermanent resistance to crop parasites a re-examination of the pathosystem concept with special reference to rice blast. *Z. Pflanzenzucht.*, **83**, 1-39.
- ROCHA-PENA M.A., MONREAL C.T., BECERRA E.N., RUIZ P., 1984. Presencia del virus del mosaico del maiz en el estado de Tabasco. Mexico. *Turrialba*, **34**, 2, 233-235.
- ROSE D.J.W., 1971. The biology and dispersal of *Cicadulina spp.* (Cicadellidae). *PhD Thesis, University of London*, 359 p.
- ROSE D.J.W., 1972. Times and sizes of dispersal flights by *Cicadulina* species (Homoptera cicadellidae) vectors of maize streak disease. *J. Anim. Ecol.*, **41**, 495-506.
- ROSE D.J.W., 1973a. Laboratory observations on the biology of *Cicadulina spp.* (Hom., Cicadellidae) with particular reference to the effects of temperature. *Bull. Ent. Res.*, **62**, 471-476.
- ROSE D.J.W., 1973b. Field studies in Rhodesia on *Cicadulina spp.* (Hem. Cicadellidae), vectors of maize streak disease. *Bull. Ent. Res.*, **62**, 477-495.
- ROSE D.J.W., 1974. The epidemiology of maize streak disease in relation to population densities of *Cicadulina spp.* *Ann. Appl. Biol.*, **76**, 199-207.

- ROSE D.J.W., 1978. Epidemiology of maize streak disease. *Ann. Rev. Entomol.*, **23**, 259-282.
- ROSE D.J.W., 1983. The distribution of various species of Cicadulina in different african countries, frequency of their attack and impact on crop production, p. 297-303. In W.J. KNIGHT, N.L. PANT, T.S. ROBERTSON, M.R. WILSON. *Proc. Int. Workshop on Biotaxonomy, classification and Biol. of leafhoppers and Planthoppers (Auchenorrhyncha) of Economic Importance London, October 4-7, 1982.*
- ROSSEL H.W., THOTTAPPILLY G., 1983. Maize chlorotic stunt in Africa : a manifestation of maize mottle virus, p. 158-160. In D.T. GORDON, K. KNOKE, L.R. NAULT, R.M. RITTER. *Proc. Int. Maize Dis. Colloq. and Workshop, August 2-6, 1982.* Ohio State University. Ohio Agric. Res. Dev. Center. Wooster.
- RUPPEL R.F., 1965. A review of the genus Cicadulina (Hemiptera, Cicadellidae). *Publications of Michigan State University museum, Series biology*, **2**, 8, 387-428.
- SAUGER P., 1988. Le stripe du maïs (*Zea mays*): genetique de la transmission par *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1890)(Homoptera: delphacidae) et de la resistance de la plante. *Memoire du D.A.A., protection des cultures, ENSA, Rennes*, 25 p.
- SAUVAIRE D., 1984. Travaux sur les viroses du maïs au Burkina Faso. Campagne 1984. *Rapport IRAT/Burkina Faso*, 6 p.
- SAXENA K.N., 1969. Patterns of insect-plant relationships determining suseptibility or resistance of different plants. *Ent. Exp. Appl.*, **12**, 751-766.
- SCHAFFER J.F., 1971. Tolerance to plant disease. *Ann. Rev. Phytopath.*, **9**, 235-252.
- SETH M.L., RAYCHAUDHURI S.P., SINGH D.V., 1971. A streak disease of Bajra *Pennisetum typhoides* (BURM) STAPF and HUBB) in India. *Current Science*, **10**, 272-273.
- SETH M.L., RAYCHAUDHURI S.P., SINGH D.V., 1972. Bajra (pearl millet) streak a leafhopper-borne cereal virus in India. *Plant Dis. Rep.*, **56**, 5, 424-428.
- SETH M.L., RAYCHAUDHURI S.P., SINGH D.V., 1972. Occurrence of maize streak viruses on wheat in India. *Curr. Sci. (Bangalore)*, **41**, 684.
- SHEPHERD E.F.S., 1929. Maize chlorosis. *Trop. Agric.*, **6**, 320.
- SHUKLE R.H., LAMPE D.J., LISTER R.M., FOSTER J.E., 1987. Aphid feeding behavior relationship to barley yellow dwarf virus resistance in *Agropyron* species. *Phytopathology*, **77**, 5, 725-729.
- SINHA R.C., 1963. Effect of Age of vector and of abdomen punctures on virus transmission. *Phytopathology*, **53**, 1170-1173.

- SINHA R.C., 1969. Localization of viroses in vectors serology and infectivity tests, p. 379-391 In K. MARAMOROSCH. *Viruses, Vectors and Vegetations*. Wiley Interscience, New-York.
- SINHA R.C., CHIYKOWSKI L.N., 1967. Initial and subsequent sites of aster yellows virus infection in a leafhopper vector. *Virology*, **33**, 702-708.
- SINHA R.C., REDDY D.V.R., BLACK L.M., 1964. Survival of insect vectors after examination of Hemolymph to detect virus antigens with fluorescent antibody. *Virology*, **24**, 666-667.
- SMITH J.C.S., GOODMAN M.M., KATO T.A., 1982. Variation within teosinte. II. Numerical analysis of chromosome knots data. *Economic Botany*, **36**, 100-112.
- SOTO P.E., BUDDENHAGEN I.W., ASNANI V.L., 1982. Development of streak virus-resistant maize populations through improved challenge and selection methods. *Ann. Appl. Biol.*, **100**, 539-546.
- STOREY H.H., 1924. The transmission of a new plant virus disease by insects. *Nature*, **114**, 2859, 245.
- STOREY H.H., 1925. The transmission of streak disease of maize by the leafhopper *Balclutha mbila* (NAUDE). *Ann. Appl. Biol.*, **12**, 4, 422-439.
- STOREY H.H., 1928. Transmission studies of maize streak disease. *Ann. Appl. Biol.*, **15**, 1, 1928.
- STOREY H.H., 1932. The inheritance by an insect vector of the ability to transmit a plant virus. *Proc. R. Soc.*, **112**, 46-60.
- STOREY H.H., 1933. Investigations of the mechanism of the transmission of plant viruses by insect vectors. I. *Proc. Roy. Soc. B.*, **113**, 463-485.
- STOREY H.H., 1936. Virus diseases of East African plants. IV. A survey of the viruses attacking the gramineae. *East Afr. Agric. J.*, **1**, 333-337.
- STOREY H.H., 1938. Investigations of the mechanism of the transmission of plant viruses by insect vector. II. The part played by puncture in transmission. *Proc. Roy. Soc. B.*, **125**, 455-477.
- STOREY H.H., 1939. Investigations of the mechanism of the transmission of plant viruses by insect vectors. III. The insect's saliva. *Proc. Roy. Soc. B.*, **127**, 526-542.
- STOREY H.H., HOWLAND A.K., 1967. Inheritance of resistance in maize to the virus of streak disease in East Africa. *Ann. Appl. Biol.*, **59**, 3, 429-436.
- STOREY H.H., MC LEAN A.P.D., 1930. The transmission of streak disease between maize, sugar cane and wild grasses. *Ann. Appl. Biol.*, **17**, 4, 691-719.

- STOREY H.H., THOMPSON G.M., 1961. Streak disease, In J.P. MARTIN, E.V. ABBOT, C.G. HUGHES. *Sugar cane diseases of the world. Vol. 1*, Elsevier, Amsterdam.
- SWEZEY O.H., 1942. Notes and exhibitions. *Proc. Hawai. Ent. Soc.*, **11**, 268.
- SYLVESTER E.S., 1954. Aphid transmission of non persistent plant viruses with special reference to the *Brassica nigra* virus. *Hilgardia*, **23**, 53-98.
- SYLVESTER E.S., RICHARDSON J., NICKEL J.L., 1973. An additional note on viruslike particles associated with maize streak disease. *Plant Dis. Reprt.*, **57**, 5, 414-416.
- TAKARA J., NISHIDA T., 1983. Spatial distribution of the migrants of the corn delphacid, *Peregrinus maidis* (ASHMEAD) (Homoptera : Delphacidae) in cornfield. *Proc. Hawai Ent. Soc.*, **24**, 2-3, 327-333.
- TANG C.Y., FAJEMISIN J.M., 1988. Use of MSV resistant gerplasm in national maize breeding programs. In *Proceedings of the second East Central Southern Africa Regional Maize Workshop*, Harare, March 15-21, 1987. CIMMYT, Mexico (à paraître).
- THOMAS W.A., 1914. A little known lantern fly injuring corn (*Peregrinus maidis*, Ashmead). *Bull. Sc. Agric., Exp. Stn.*, **174**, 3-7.
- THOTAPILLY G., ROSSEL H.W., 1987. Département de virologie : le maïs, p. 121-124, In *Rapport Annuel et Point de recherches de l'IITA, 1986*, IITA, Ibadan.
- TORRANCE L., PLUMB R.T., LENNON E.A., GUTTERIDGE R.A., 1986. A comparaison of ELISA with transmission tests to detect barley yellow dwarf virus-carrying aphids, p. 165-176. In *Developments and applications in Virus testing*. Proc. of Conference, Univ. Cambridge, April 10-12, 1985.
- TOWNSEND R., MARKHAM P.G., PLASKITT K.A., 1977. Multiplication and morphology of spiroplasma citri in the leafhopper *Euscelis plebejus*. *Ann. Appl. Biol.*, **87**, 307-313.
- TRUJILLO G.E., ACOSTA J.M., PINERO A., 1974. A new corn virus disease found in Venezuela. *Plant Dis. Rep.*, **58**, 122-126.
- TRUJILLO G.E., GUEVARA Y., COLINA R., 1978. *Peregrinus maidis* (Ashmead), transmisor de enfermedades virales en maiz. *Rev. Fac. Agron. (Maracay)*, **9**, 51-61.
- TSAI J.H., WILSON S.W., 1986. Biology of *Peregrinus maidis* with descriptions of immatures stages (Homoptera : Delphacidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **79**, 3, 395-401.

- TSAI J.H., WILSON S.W., FAAN H.C., 1986. *Peregrinus maidis* (Homoptera : Delphacidae) from Southern China. *J. New York Entomol. Soc.*, **94**, 3, 442-443.
- TSAI J.H., ZITTER T.A., 1982. Characteristics of maize stripe virus transmission by the corn delphacid. *J. Econ. Entomol.*, **75**, 3, 397-400.
- VALES M., 1983. Des connaissances sur les relations hôte-parasite aux stratégies de lutte contre la pyriculariose du riz. *Thèse de doctorat de 3ème cycle*. Amélioration et développement des végétaux. Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 310 p.
- VALES M., 1987. La résistance durable : cas de la pyriculariose du riz. 1. Les qualités associées à la résistance durable. *L'Agron. Trop.*, **42**, 2, 103-111.
- VAN DER PLANK J.E., 1968. Disease resistance in plants. *Academic Press.*, New-York, 216 p.
- VAN DER PLANK J.E., 1975. Principles of plant infection. *Academic Press*, New-York, 266 p.
- VAN RENSBURG G.D.J., 1976. The ecology and culture of leafhoppers (*Cicadulina spp.*), p. 100-102, In *Proceedings of the second South African Maize Breeding Symposium*.
- VAN RENSBURG G.D.J., 1976. The influence of environmental factors of leafhoppers (Homoptera : Cicadellidae) incidence and rearing with special reference to *Cicadulina* species, p. 10-102, In *Proc. Second South Afr. Maize Breeding Symp.* 124 p.
- VAN RENSBURG G.D.J., 1982a. Laboratory observations on the biology of *Cicadulina mbila* (NAUDE) (Homoptera : Cicadellidae), a vector of maize streak disease. 1. Effect of temperature. *Phytophylactica*, **14**, 99-107.
- VAN RENSBURG G.D.J., 1982b. Laboratory observations on the biology of *Cicadulina mbila* (NAUDE) (Homoptera : Cicadellidae) a vector of maize streak disease. 2. The effet of selected host plants. *Phytophylactica*, **14**, 109-111.
- VAN RENSBURG G.D.J., 1983. Southern African species of the genus *Cicadulina China* (Homoptera Cicadellidae) with description of species. *Entomology Mem. Dep. Agric. Repub. S. Afr.*, **57**, 22 p.
- VAN RENSBURG G.D.J., KHUN H.C., 1977. Maize streak disease. *Maize series*, **33**, 4 p.
- VARON DE AGUDELO F., MARTINEZ LOPEZ G., 1983. Maize Hoja Blanca a complex of viruses transmitted by *Peregrinus maidis*. *Phytopathology*, **73**, 1, 125 (Abstract).
- VERMA J.S., 1954. A comparative study of the bionomics of *Peregrinus maidis* (Ashmead) and its egg-predator, *Cytorhinus mundulus* (Breddin) and the toxicity of several contact and systemic.

- VERMA J.S., 1955. Biological studies to explain the failure of *Cytorhinus mundulus* (BREDDIN) as an egg-predator of *Peregrinus maidis* (ASHMEAD) in Hawai. *Proc. Haw. Ent. Soc.*, **15**, 3, 623-634.
- VOLLER A., BARLETT A., BIDWELL D.E., CLARK M.F., ADAMS A.N., 1976. The detection of viruses by enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA). *J. Gen. Virol.*, **33**, 165-167.
- VON WECHMAR M.B., 1983. Viruses affecting maize in South Africa in D.T. GORDON, J.K. KNOKE, L.R. NAULT, R.M. RITTER. *Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop, August 2-6, 1982*. Ohio State University, Ohio Agric. Res. and Dev. Center, Wooster.
- VON WECHMAR M.B., MILNE R.G., 1983. Purification and serology of a South African isolate of maize streak virus. In D.T. GORDON, J.K. KNOKE, L.R. NAULT. *Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop, August 2-6, 1982*, 161-163.
- WALOFF N., 1973. Dispersal by flight of leafhoppers (Auchenorrhyncha : Homoptera). *J. Appl. Ecol.*, **10**, 705-730.
- WATSON J.R., THOMPSON W.L., BRATLEY H.E., TISSOT A.N., 1939. Entomology. *Golden Anniv. Report, 1938, Florida Agr. Exp. Sta.*, 82-86.
- WEBB M.D., 1987. Species recognition in Cicadulina leafhoppers (Hemiptera : Cicadellidae), vectors of pathogens of Gramineae. *Bull. Ent. Res.*, **77**, 683-712.
- WILLIAMS J.R., 1957. The sugar cane delphacidae and their natural enemies in Mauritius. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, **109**, 2, 65-110.
- WOLFENBARGER D.O., SAMOL H.H., HABECK D.H., 1976. Dispersal distances of the caribbean fruit fly, corn planthopper Land cuban may beetle. *Res. Popul. Ecol.*, **18**, 118-122.
- ZEIGLER R.S., GASHAKA W., KAYBIGI M., 1985. Maize streak disease in Burundi highlands. *Tropicultura*, **3**, 130-134.
- ZIMMERMAN E.C., 1948. *Peregrinus maidis*. Insects of Hawai. *Univ. of Hawaiian Press.*, **4**, 238-241.

*Office d'Édition de la Recherche Scientifique
et Coopération Internationale*

O.E.R.S.C.I.



**REPROGRAPHIE INDUSTRIELLE
EDITIONS - DUPLICATIONS**

*Parc Modulopolis H 1 Zone Euromédecine
Montpellier 67.52.20.05*

Year : 1988

Author's name : REYNAUD Bernard

Title :

Maize streak virus transmission by *Cicadulina mbila* (Naude, 1924), maize stripe virus and maize mosaic virus transmission by *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1890) : biological, genetical and epidemiological aspects of the vector-virus-plant relationship

SUMMARY

In tropical countries, great damages are caused maize streak virus transmitted by *Cicadulina mbila* (Homoptera : Cicadellidae), maize stripe virus and maize mosaic virus, both transmitted by *Peregrinus maidis* (Homoptera : Delphacidae). To protect maize against these virus diseases, the development of multiresistant varieties has become a necessity. Studies of the biology of the vectors the mechanisms of transmission as well as the heredity of maize resistance were then undertaken.

These two insects develop between 15°C and 30°C, *C. mbila* is more susceptible to low temperatures while *P. maidis* was more susceptible to high temperature. Both are oligophagous however *C. mbila* has more host plants than *P. maidis*.

In Reunion island the rate of population increase is higher during the humid season. Rainfall, temperature and the presence of pathogen procaryots are the main factors accounting for seasonal variations in population density.

C. mbila accumulates MSV particles very rapidly and transmits them even when it carries a low virus concentration. MMV and MStpV apparently multiply within individual *P. maidis*. MStpV multiplication is demonstrated by enzyme immunosorbent assay (ELISA) from the beginning of the incubation period of the eggs.

The first barrier to penetration into the midgut is shown for the three viruses. For MMV and MStpV a second barrier limits the access to the inoculation sites. A third barrier prevents the transovarial transmission of MStpV. Each barrier is governed by a genetic determinant.

The transmission ability of *P. maidis* is controlled by one recessive gene and two dominant genes for MStpV.

The composite IRAT 297 appeared to be highly resistant to the three viral diseases. The rate of partial polygenic resistance is very high for MSV ; for MStpV a complete resistance is predominant.

Three serotypes and several groups of virulence have been characterised and proof given for the variability of MSV.

Key words :

maize streak virus, maize stripe virus, maize mosaic virus, *Peregrinus maidis*, *Cicadulina mbila*, Zea mays, biology, populations dynamics, transmission, epidemiology, breeding methods, resistance, mass rearing, ELISA, la Réunion, tropical areas.

Année : 1988

Nom de l'auteur : REYNAUD Bernard

Lieu : UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

Titre : Transmission des virus de la Striure, du Stripe et de la Mosaïque du maïs par les vecteurs *Cicadulina mbila* (Naude, 1924) et *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1890) (Homoptera). Approches biologique, génétique et épidémiologique de la relation vecteur-virus-plante.

RESUME

L'importance des dégâts occasionnés en zone tropicale par le maïs streak virus (MSV) transmis par *Cicadulina mbila* (Naude) et par le maïs stripe virus (MStpV) ou le maïs mosaic virus (MMV) transmis tous deux par *Peregrinus maidis* (Ashmead) a motivé la création de variétés résistantes. A cette fin, des recherches sur la biologie des vecteurs, les modes de transmissions et le déterminisme génétique de la résistance ont été entreprises.

Les deux insectes présentent une sténothermie comparable entre 15°C et 30°C, *C. mbila* étant plus sensible aux températures basses et *P. maidis* aux températures élevées. Ils sont oligophages ; *C. mbila* est néanmoins plus généraliste que *P. maidis*.

A la Réunion, les niveaux de populations augmentent fortement durant la saison chaude. La pluviométrie, la température et vraisemblablement les procaryotes pathogènes sont les principaux responsables de ces variations saisonnières.

C. mbila peut accumuler rapidement le MSV et le transmettre même à de très faibles concentrations. En revanche, tous les individus des populations de *P. maidis* semblent multiplier le MMV comme le MStpV : pour ce dernier, la multiplication du virus mise en évidence par la technique ELISA est possible dès l'incubation des oeufs.

Une barrière à la pénétration de la paroi intestinale est mise en évidence pour les trois virus ; une seconde barrière limite l'accès aux sites d'inoculation pour le MMV et le MStpV. Enfin, une troisième barrière affecte la transmission ovarienne du MStpV. Des déterminismes génétiques simples chez l'insecte contrôlent chacune d'elles. Un gène récessif et deux gènes dominants contrôlent la transmission du MStpV.

Le composite IRAT 297 a exprimé une excellente résistance aux trois viroses. Le niveau des résistances partielles polygéniques est très élevé pour la Striure ; pour le Stripe, la résistance complète est prédominante.

L'identification de trois sérotypes et de deux groupes de virulences montre la variabilité du MSV.

Mots clés :

maïs streak virus, maïs stripe virus, maïs mosaic virus, *Peregrinus maidis*, *Cicadulina mbila*, *Zea mays*, biologie, dynamique des populations, transmission de virus, épidémiologie, sélection variétale, résistance aux maladies, élevage, technique ELISA, la Réunion, zone tropicale.