MÉMOIRES ET TRAVAUX DE L'IRAT
N° 2

lutte contre la pyriculariose du riz

INSTITUT DE RECHERCHES AGRONOMIQUES TROPICALES

MÉMOIRES ET TRAVAUX DE L'IRAT
N° 2

lutte contre la pyriculariose du riz

Cet ouvrage a été conçu et rédigé par M. JEANGUYOT avec l'aide de chercheurs de l'IRAT, notamment M. JACQUOT et J.-L. NOTTEGHEM. Il a également bénéficié des remarques du Professeur CHEVAUGEON. B. PERRIER et B. COURTOIS ont assuré le dépouillement bibliographique.

ISBN 2-901987-03-6

Sommaire

I. La résistance variétale à la pyriculariose

La résistance verticale

Relations entre la plante et le champignon 11

L'identification des races du champignon et des gènes de résistance des variétés 13

- Reconnaître les races du champignon : les variétés différentielles 13
- Reconnaître le génotype des variétés : les races différentielles de *Pyricularia* 14
- L'évaluation des symptômes 15

Sélection pour la résistance verticale 17

Les causes de l'instabilité de la résistance verticale : variabilité du champignon et pressions de sélection 19

Stratégies d'utilisation de la résistance verticale 22

- Accumulation de gènes 22
- Les variétés composites ou « multilignées » 23
- La rotation de variétés 25

La résistance horizontale

Pourquoi sélectionner pour la résistance horizontale ? 26

Les méthodes d'étude de la résistance horizontale 30

- Les tests en serre 30
- Les tests au champ 31

Comment s'exprime la résistance horizontale 35

- Les symptômes sont variables 35
- Les facteurs de variabilité de la résistance horizontale 35

Relations entre la pyriculariose foliaire et la pyriculariose paniculaire 39

Déterminisme génétique de la résistance horizontale 40

Méthodes de sélection de la résistance horizontale 41

Pour une utilisation complémentaire de la résistance verticale ? 44

II. Autres moyens de lutte contre la pyriculariose

La lutte chimique 48

Les pratiques culturales 48

Références citées 51

Ce sont les cas de pyriculariose du cou et de la panicule qui ont les conséquences les plus néfastes. Cependant, la pyriculariose des feuilles provoque le rabougrissement de la plante, réduit le nombre de panicules, le poids de chaque grain et par conséquent le poids total de la récolte de même que sa qualité. Si la maladie survient en début de végétation, il arrive que la culture soit entièrement ravagée, « brûlée », et même disparaisse complètement.

Les symptômes ont une intensité très fluctuante d'un cas à l'autre : ils sont sous la dépendance d'interactions entre le parasite, la variété et l'environnement. Le manque d'eau est une circonstance très aggravante et c'est pourquoi le riz pluvial est concerné au premier chef par la recherche de moyens de lutte contre la pyriculariose.

1. Lésions typiques sur feuilles (cl. Notteghem)

LA pyriculariose, répandue dans le monde entier, est une des maladies les plus graves du riz ; elle est à l'origine des pertes de rendement les plus importantes dans certaines régions.

En Amérique latine, la pyriculariose est présente dans tous les pays, et est aujourd'hui reconnue comme un problème majeur. Au Brésil (57) – de loin le plus gros producteur de riz pluvial du continent –, elle sévit chaque année sans exception, en particulier dans les Etats du Centre et du Sud. Bien qu'il soit difficile de les mesurer avec précision, les pertes en grains occasionnées par cette maladie ont été évaluées en conditions expérimentales avec une variété vulgarisée : elles vont de 17 à 52 % selon l'intensité de l'épidémie et on estime qu'elles sont en fait encore plus élevées chez les paysans. Par le seul contrôle de la pyriculariose, le Brésil pourrait augmenter de deux millions de tonnes sa production annuelle de riz.

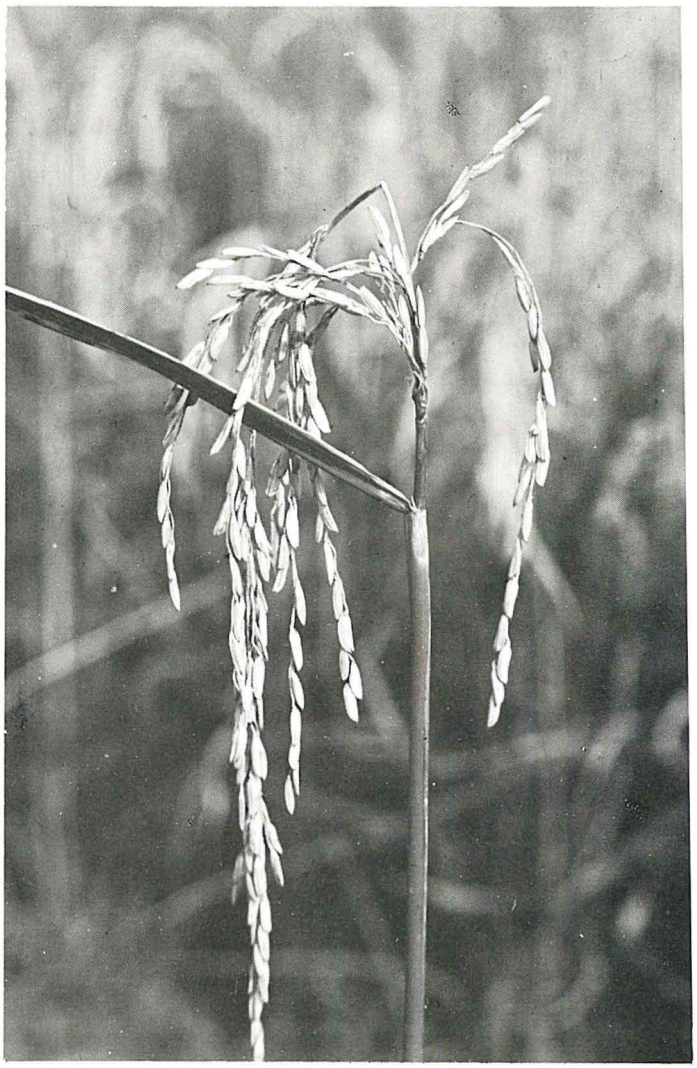
En Afrique, identifiée dès 1922 en Ouganda, la pyriculariose ne s'est vraiment développée qu'au cours des quinze dernières années. Elle est désormais considérée comme la principale maladie parasitaire du riz pluvial pratiquement dans tous les pays rizicoles : Egypte, Sénégal, Libéria, Côte d'Ivoire, Haute-Volta, Nigeria, Cameroun, Madagascar, pour n'en citer que quelques-uns. En Côte d'Ivoire, la première épidémie très grave et dévastatrice eut lieu en 1969 et, depuis, la pyriculariose apparaît tous les ans dans l'ensemble du pays, quoique de façon plus ou moins intense. En 1973, par exemple, dans le Nord, certaines variétés ont été détruites à 60 ou même 80 %, alors que l'épidémie faisait moins de ravages dans l'Ouest et le Centre (16). Au Nigeria, où la pyriculariose était encore regardée comme négligeable en 1969, dès 1974 les pertes qu'elle causait égalaient celles attribuées à l'helminthosporiose (10 à 40 %).

En Asie, où, rappelons-le, le riz pluvial est cultivé sur plus de neuf millions d'hectares, la pyriculariose ne semble pas atteindre un développement critique sous climat tropical, sauf dans certaines régions reconnues vulnérables. En Inde, elle apparaît saisonnièrement dans les plaines et est endémique dans les zones montagneuses.

Causée par un champignon, *Pyricularia oryzae* CAVARA, la maladie peut affecter toutes les parties aériennes de la plante.

Sur les feuilles (limbes et parfois gaines) des variétés sensibles, on voit tout d'abord apparaître de petites taches claires qui se transforment en lésions de tailles diverses, brunes, plus ou moins circulaires, ovales ou fusiformes et dont le centre devient d'un gris blanchâtre ou verdâtre (c'est le lieu de fructification du champignon et le « feutrage » que l'on observe est constitué des organes reproducteurs et de spores) ; elles sont souvent entourées d'un halo jaunâtre, zone de progression de la nécrose. La pyriculariose foliaire se déclenche à une phase quelconque du tallage.

Les attaques peuvent aussi se développer au niveau paniculaire. La pyriculariose dite du cou se manifeste au voisinage du noeud basal paniculaire après la floraison, par un envahissement circulaire. Dans les cas extrêmes, le cou finit par casser et la panicule tombe. Les racèmes des panicules peuvent également être atteints, ce qui peut aussi provoquer des stérilités partielles.



2. *Pyriculariose du cou (cl. Notteghem)*

Si la lutte chimique est l'une des formules possibles pour le contrôle de la pyriculariose, son coût et les difficultés d'application la font rejeter – ou tout au moins en limitent les possibilités de diffusion – dans la plupart des pays en développement.

En fait, l'utilisation de variétés résistantes à la maladie est très généralement reconnue comme la méthode de contrôle la plus pratique et la plus économique ; c'est vers l'obtention de telles variétés que s'orientent les efforts des chercheurs de la communauté internationale.

La résistance variétale à la pyriculariose

La sélection pour la résistance aux maladies, et à la pyriculariose en particulier, a commencé dans la plupart des organismes de recherche dès les débuts de leurs programmes d'amélioration du riz. Comme on pouvait constater que des variétés cultivées en un même lieu réagissaient différemment lors d'une épidémie, les unes étant fortement attaquées, les autres au contraire ne subissant que peu ou pas de dégâts, et ceci avec tous les degrés intermédiaires, le praticien notait le degré de résistance ou de sensibilité dans les collections variétales ainsi que dans des essais spécifiques et sélectionnait une résistance variétale sans toutefois en connaître la nature exacte. Or les programmes conduits de cette façon ont en général abouti à la création de variétés dont la résistance était surmontée au bout d'un très petit nombre d'années.

Les travaux récents de Van der Plank (64) (65) sur la résistance aux maladies ont mis en évidence la complexité et la pluralité des mécanismes impliqués et c'est peu après que des stratégies de sélection mieux étayées ont commencé à voir le jour. Le schéma de Van der Plank – qui distingue deux formes de résistance nommées « résistance verticale » et « résistance horizontale » – est celui auquel nous nous référerons pour l'essentiel, par souci de simplification et parce qu'il est au centre des recherches actuelles, mais nous serons également amenés à faire allusion à d'autres concepts, les théories de cet auteur n'étant pas partout admises sans certaines restrictions.

Ceci est extrêmement important, en ce sens que les divergences théoriques conduisent naturellement à des stratégies d'amélioration différentes, lesquelles sont d'ailleurs susceptibles d'être appliquées également dans la lutte contre d'autres maladies ou même contre des insectes (31).

Il semble utile d'indiquer brièvement ici quelques notions générales et définitions qui permettront de situer immédiatement les lignes de force des différents types de résistance, à propos desquels on fera ensuite le point des connaissances et des stratégies de sélection qui en découlent.

On distingue la résistance monogénique, qui est gouvernée par un seul gène (ou « gène majeur »), identifié, souvent même localisé sur un chromosome, et la résistance polygénique, conférée par un certain nombre de gènes (« gènes mineurs ») dont on ne connaît encore que l'effet combiné. A cela on peut ajouter un type intermédiaire, où un petit nombre de gènes identifiés s'associent pour donner à la plante une résistance dite « oligogénique ».

D'autre part, si l'on considère le parasite, il convient de distinguer deux formes de pathogénicité : le pouvoir pathogène d'une race inclut la virulence et l'agressivité. La virulence caractérise une race ; elle s'exprime par une interaction différentielle avec la variété, une race virulente attaquant certaines variétés et non les autres. L'agressivité caractérise différentes souches d'une même race ; elle s'exprime sans interactions différentielles, un ensemble de souches agressives se classant toujours dans le même ordre d'agressivité sur n'importe quelle variété.

La résistance verticale est spécifique, monogénique ou oligogénique, caractérisée par des interactions différentielles entre l'hôte et le parasite, et par conséquent nécessairement liée à l'expression d'une virulence chez ce dernier. Une variété possédant une résistance verticale est protégée totalement contre certai-

nes races du parasite, mais est sensible aux autres. Cette notion est acceptée par tous les chercheurs ; elle est parfois désignée par le terme de « résistance spécifique » ou encore de « résistance vraie » (true resistance).

La résistance horizontale (ou « résistance générale ») est polygénique, n'implique pas d'interaction différentielle entre hôte et parasite. Il existe un lien entre résistance horizontale et agressivité, car il n'y a pas de différence entre les effets d'une résistance horizontale accrue et ceux d'une agressivité réduite (65). La résistance horizontale ne préserve pas entièrement la plante de la maladie mais freine le développement de celle-ci, quelle que soit la race du champignon.

Toutes les variétés ont une résistance horizontale, mais elle est plus ou moins forte. Certaines n'ont que cette résistance horizontale ; d'autres ont aussi une résistance verticale. Aucune ne possède qu'une résistance verticale (40).

La notion de « résistance au champ » (*field resistance*) que l'on trouve dans la littérature japonaise est proche de celle de résistance horizontale, bien qu'elle ne lui soit pas absolument équivalente, en ce sens que, dans certains cas, elle admet le contrôle par un gène majeur et certaines interactions différentielles. Elle est néanmoins définie comme « ce qui reste quand on a éliminé la résistance verticale » (18) (51).

Le *slow blasting* désigne, dans les travaux colombiens, la capacité de certaines variétés à ralentir le développement du pathogène (2) et fait référence à un point de vue plus épidémiologique que génétique ; il est assimilable à la résistance horizontale s'il en a les autres caractéristiques.

LA RÉSISTANCE VERTICALE

Relations entre la plante et le champignon

Dans le système de résistance verticale, à chaque gène qui, chez le riz, *conditionne* la résistance, correspond, chez *Pyricularia oryzae*, un gène responsable du pouvoir pathogène. Ce rapport place le couple riz-pyriculariose dans le cadre de la théorie « gène-pour-gène » élaborée par Flor (19). On a actuellement mis en évidence 15 gènes de résistance chez les variétés de riz et les 15 gènes de virulence qui leur correspondent chez le champignon (tableau I).

Il est fort probable que de multiples gènes de résistance puissent être liés à un nombre limité de loci, ainsi que Kiyosawa l'a démontré pour le locus *k* : *Pi-k, Pi-ks, Pi-kp, Pi-kh* sont alléliques et situés au même locus, mais diffèrent dans leur expression. Ceci tendrait à prouver que d'autres gènes de résistance pourraient être mis en évidence (18).

Tableau I Gènes de résistance des variétés et gènes de virulence de *Pyricularia* actuellement identifiés.

Locus	Gènes de résistance de la variété	Gènes de virulence de *Pyricularia**
a	*Pi-a*	*Av-a*$^{+}$
b	*Pi-b*	*Av-b*$^{+}$
i	*Pi-i*	*Av-i*$^{+}$
f	*Pi-f*	*Av-f*$^{+}$
k	*Pi-k*	*Av-k*$^{+}$
	Pi-kh	*Av-kh*$^{+}$
	Pi-kp	*Av-kp*$^{+}$
	Pi-ks	*Av-ks*$^{+}$
m	*Pi-m*	*Av-m*$^{+}$
ta	*Pi-ta*	*Av-ta*$^{+}$
	Pi-ta^{2}	*Av-ta*$^{2+}$
t	*Pi-t*	*Av-t*$^{+}$
z	*Pi-z*	*Av-z*$^{+}$
	Pi-zt	*Av-zt*$^{+}$

**chez le champignon, l'état virulent est indiqué par un +*

Remarque : le gène Pi-m a été localisé au niveau du locus Pi-k et une plus récente appellation est Pi-km (Kiyosawa, 1978).

Le vocabulaire mérite que l'on s'y arrête un instant parce qu'il risque d'être source d'ambiguïté. Un gène de résistance protège la variété contre toutes les races du pathogène *qui ne possèdent pas* le gène de virulence correspondant. Il la rend donc résistante à toutes ces races. Par contre, la variété reste sensible aux races possédant le gène de virulence en question et seulement à elles. Par exemple, une variété de riz ayant le gène de résistance *Pi-k* est résistante à toutes les races du champignon où l'on ne trouve pas le gène *Av-k* à l'état virulent. Elle est sensible aux races qui le possèdent.

On peut exprimer ceci en d'autres termes : si une variété n'a qu'un gène de résistance verticale, *Pi-k*, le seul gène de virulence nécessaire au champignon pour réussir son infection est *Av-k*$^{+}$. Le gène dit « de résistance » de la variété apparaît donc en fait comme un facteur de sensibilité exclusive.

L'identification des races du champignon et des gènes de résistance des variétés

Pour étudier les possibilités d'utilisation de la résistance verticale en vue d'une amélioration variétale, il est indispensable de connaître, d'une part, le champignon, c'est-à-dire les races composant la population à laquelle on a affaire, et, d'autre part, le génotype des variétés du point de vue de leur résistance.

Reconnaître les races du champignon : les variétés différentielles

Toutes les combinaisons de gènes de virulence étant susceptibles d'apparaître dans les populations du parasite, on pourrait en principe identifier 2^{15} races pathogènes. Aux Philippines, plus de 300 races ont déjà été reconnues (52).

Pour identifier les races de *Pyricularia* présentes dans une population, on en prélève des souches sur des plantes malades et on les inocule à un ensemble de variétés dont chacune porte un gène de résistance verticale différent des autres, ou « gamme de variétés différentielles ».

Comme deux variétés sont différentielles si elles réagissent différemment à une même race de champignon, elles permettent théoriquement d'établir une distinction entre quatre races ; quatre variétés peuvent discriminer seize races ; *n* variétés 2^n races. Plus élevé est le nombre de variétés d'une gamme, plus grand est par conséquent le nombre de races susceptibles d'être reconnues. Les chercheurs japonais (18), qui les premiers ont mis au point une gamme différentielle, soulignent que chaque variété ne doit posséder qu'un et un seul gène majeur de résistance.

Si tel est le cas, et pour ne prendre qu'un exemple tout théorique, une race portant les gènes de virulence *Av-a, Av-k, Av-z,* inoculée sur huit variétés différentielles possédant respectivement les gènes de résistance *Pi-a, Pi-b, Pi-i, Pi-k, Pi-kh, Pi-m, Pi-ta, Pi-z,* produirait des lésions sur trois d'entre elles seulement (*Pi-a, Pi-k, Pi-z*) et laisserait les cinq autres totalement indemnes.

En fait, dans certaines gammes on trouve quelques variétés réunissant deux gènes de résistance et même trois, ce qui rend l'identification plus délicate.

Une gamme idéale de variétés différentielles pourrait être sélectionnée, par approches successives, de la façon suivante (32) : choix de variétés différentielles provisoires ; choix de souches différentielles de champignon provisoires ; analyse génétique des variétés ; sélection de nouvelles variétés différentielles sur la base de la théorie « gène-pour-gène ».

De nombreux pays ont élaboré une gamme différentielle de variétés : Japon, U.S.A., Taïwan, Philippines, Inde, Corée, Colombie...

A titre d'exemple, voici la gamme différentielle adoptée en 1976 par le Japon (37). Elle est composée de neuf variétés dont le gène de résistance est indiqué entre parenthèses : Shin 2 (*Pi-ks*), Aichi-Asahi (*Pi-a*), Ishikari-Shiroke (*Pi-i*), Kanto 51 (*Pi-k*), Tsuyuake (*Pi-m*), Fukunishiki (*Pi-z*), Yashiro-Mochi (*Pi-ta*), Pi No. 4 (*Pi-ta*^{2}), Toride 1 (*Pi-zt*).

Cependant, les races du parasite identifiées dans un pays à l'aide d'une gamme peuvent difficilement être comparées avec celles d'un autre pays, déterminées avec une autre gamme. C'est alors qu'apparaît la nécessité de disposer également d'une gamme internationale, afin de faciliter les échanges d'informations et les comparaisons de résultats. Selon Kiyosawa (32), une gamme internationale idéale de variétés différentielles devrait être sélectionnée parmi les variétés différentielles choisies dans les divers pays après leur analyse génétique. En 1967 furent adoptés une gamme internationale de huit variétés – mise au point conjointement par le Japon et les U.S.A. – permettant l'identification de $2^8 = 256$ races, ainsi qu'un système de codage standardisé de ces « races internationales », réparties en 32 groupes (51). Dans les tests de l'International Rice Blast Nursery (IRBN), plusieurs gammes, ou seulement des fractions d'entre elles, sont employées en complément de la gamme internationale. Quoi qu'il en soit, la multiplication des sites d'essais devrait favoriser la comparaison des différentes gammes entre elles.

Reconnaître le génotype des variétés : les races différentielles de *Pyricularia*.

De même que les races du champignon ne peuvent être identifiées que par l'intermédiaire de variétés différentielles, de même ce n'est que par l'observation de la réaction d'une variété à une gamme de races connues du champignon que l'on peut déterminer celui ou ceux des gènes de résistance qu'elle possède éventuellement.

Une gamme différentielle idéale de *Pyricularia* serait constituée soit de races portant chacune un seul gène d'avirulence, soit de races portant chacune un seul gène de virulence. Or, rassembler une telle gamme n'est pas du tout aisé : la plupart des races collectées au champ possèdent de nombreux gènes d'avirulence ; il est plus facile – mais c'est très relatif – de trouver des races n'ayant qu'un gène de virulence, chacune d'elles attaquant seulement une variété différentielle (32). L'IRAT (23) rapporte que l'obtention d'une gamme de races différentielles naturelles de *P. oryzae* originaires d'Afrique n'a pas encore été possible en raison de la grande fréquence de l'état virulent pour certains gènes chez les souches étudiées. Ce n'est cependant pas le cas dans toutes les situations rizicoles et il semble que les chercheurs asiatiques aient moins de difficultés dans ce domaine. Par ailleurs, la plupart des chercheurs éprouvent des difficultés à maintenir la stabilité de la pathogénicité des races en culture (cf. *infra*). Seuls les chercheurs japonais semblent disposer d'un matériel relativement peu variable (37).

Tout comme les races de *Pyricularia* susceptibles d'être déterminées dépendent des variétés différentielles utilisées, les gènes de résistance qui peuvent être décelés chez les variétés dépendent de l'étendue de la gamme des races différentielles du champignon.

Au Japon, Kiyosawa ayant sélectionné sept races de *Pyricularia*, avait déterminé, par une démarche itérative, douze variétés représentatives, sur la base de leur réaction à ces races : par exemple la

variété Aichi Asahi représentait un type possédant le gène de résistance *Pi-a*, la variété Ishikari Shiroke un type ayant le gène *Pi-i*, etc. Par comparaison, 397 variétés avaient été classées dans les douze groupes. D'autres chercheurs japonais, utilisant des souches différentielles supplémentaires, ont montré par la suite que la classification de Kiyosawa pouvait être affinée. Ainsi, le type Kanto 51, qui, d'après Kiyosawa, possédait le gène de résistance *Pi-k*, a été subdivisé en trois génotypes : *Pi-k* ; *Pi-i Pi-k* ; *Pi-k Pi-m* (51). Aucun des nouveaux systèmes de classification ne diffère essentiellement de celui de Kiyosawa, et, grâce à cette méthode, la plupart des variétés de riz cultivées au Japon, ainsi que de nombreuses variétés d'origine locale ont pu être systématiquement étudiées et classées pour leur résistance verticale : on sait quel(s) gène(s) de résistance chaque variété possède, avec toutefois cette restriction que le test à l'aide de nouvelles races pourrait, dans certains cas, révéler des gènes additionnels de résistance.

Il semblerait qu'en raison des difficultés éprouvées pour réunir des gammes différentielles naturelles complètes de *Pyricularia*, les chercheurs aient de plus en plus recours à la mutagenèse, soit physique, soit chimique. On procède plus facilement en créant des races virulentes à partir de races avirulentes (41). Les mutants obtenus sont criblés sur des variétés différentielles et on a pu constituer de cette façon des gammes artificielles complètes de races virulentes.

L'évaluation des symptômes

Que l'on désire déterminer des races de *Pyricularia*, connaître le génotype de variétés pour les utiliser en sélection ou évaluer des variétés nouvellement créées, c'est le même phénomène qui est observé : l'absence ou la présence, sur des plantes soumises à une contamination, de lésions, dont on déduit à la fois la résistance de l'hôte et la pathogénicité du parasite. Quel que soit l'objectif final, il est nécessaire de se placer dans des conditions d'environnement telles que la plus forte infestation possible puisse se réaliser (49), afin que l'épidémie ne risque pas d'« oublier » des variétés qui devraient être atteintes. En particulier, la culture doit être menée en conditions pluviales mais en maintenant un microclimat très humide, et avec un usage intensif d'engrais azotés. Il est souvent admis par certains chercheurs, mais contesté par d'autres, que les symptômes observés sur la plantule reflètent ceux que l'on trouvera aux stades ultérieurs de développement et c'est pourquoi les observations sont pratiquées sur des plantes jeunes. Les expérimentations ont lieu, selon les cas, en pépinières de plein champ ou en conditions artificielles. Toutefois, la corrélation entre la pyriculariose de la feuille et celle du cou n'a pas toujours été démontrée.

Au champ, sous contamination naturelle, peuvent être étudiées à la fois la réponse de variétés face au complexe local de *Pyricularia* et la composition de ce complexe, à l'aide de gammes de variétés différentielles. Le dispositif des essais a été normalisé de façon à permettre la mise en oeuvre des programmes de travail internationaux (International Uniform Blast Nursery Programme) (49). Les variétés sont plantées côte à côte sur des lignes courtes et serrées entourées d'une large bande d'une variété très sensible (variété infestante) jouant le rôle de fournisseur d'inoculum de *Pyricularia oryzae*. Dans ces essais, les plantes sont exposées à toutes les races du champignon présentes sur le site pendant la durée du test. Les races évoluant d'une saison à l'autre – comme nous le verrons plus loin – les tests doivent être répétés pour que puissent être observées les réactions des variétés à toutes les races existant sur le site. Les recoupements des résultats acquis sur de nombreux sites permettent d'obtenir une image de la résistance de chaque variété.

Néanmoins, certaines études ne peuvent être conduites que dans des conditions contrôlées : ainsi, par exemple, l'examen de la réaction des variétés à des races spécifiques du champignon. Les essais ont alors lieu en serre, ou parfois en chambre saturée en humidité. L'inoculation est réalisée artificiellement, soit par pulvérisation des spores sur les plantes, soit par injection à la seringue (21). Quoi qu'il en soit, on ne peut, dans des conditions aussi éloignées d'une infestation naturelle, espérer obtenir une image précise de la résistance du riz au champ (47).

Les critères d'évaluation de la réaction à l'infection sont essentiellement qualitatifs : taille, forme, couleur, c'est-à-dire type des lésions apparaissant sur les feuilles après six jours ; certains chercheurs ajoutent des critères quantitatifs : nombre de lésions par feuille ou par unité de surface de feuille et nombre de feuilles complètement détruites. La résistance verticale se manifeste par un « refus » total de développement des lésions ; les réactions d'hypersensibilité, caractérisées par des ponctuations brunes ne sporulant pas (le champignon virulent détruit si rapidement les premières cellules atteintes qu'il ne peut plus progresser au-delà), sont incluses dans la même catégorie (14).

Plusieurs échelles d'évaluation fondées sur ces critères ont vu le jour. Les unes désignent les types de réaction par des chiffres (1, 2, 3, 4, 5, etc.), les autres par des symboles (b, bg, bG, pG) ou des lettres (A, B, C, D, E).

L'une des méthodes de notation les plus utilisées est celle de Kiyosawa. En voici une adaptation, employée par l'IRAT en Côte d'Ivoire, comportant six degrés (47), ainsi que leur correspondance (notée entre parenthèses) dans l'échelle de Kiyosawa (34) :

- 1 Pas de symptômes ou apparition de décolorations ponctuelles
- 2 Nombreux points bruns (*brown spot* = b)
- 3 Lésions brunes à centre différencié de moins de 1 mm de diamètre (*brown grey* = bg)
- 4 Lésions brunes à centre différencié de moins de 2 mm de diamètre (*brown Grey* = bG)
- 5 Lésions brunes à centre différencié de plus de 2 mm de diamètre (*brown Grey* = bG)
- 6 Grandes lésions grises bordées de pourpre (*purple Grey* = pG).

En principe, la résistance verticale se traduit par la note 1. En fait, les lésions correspondant aux notes 2 et 3 apparaissent parfois, à l'expérience, des réactions de type vertical. On considère que les notes 1 à 3 caractérisent des variétés résistantes et des souches avirulentes, les notes 4 à 6 des variétés sensibles et des souches virulentes. La résistance verticale d'une variété inoculée avec des races différentielles se manifeste par un grand écart entre note minimale et maximale.

Dans le système standardisé mis au point par l'IRRI pour le programme international d'évaluation du riz, l'échelle relative à la pyriculariose comporte neuf classes dont les quatre premières se rapportent au type des lésions, les cinq autres au pourcentage de la surface foliaire atteinte de lésions typiques, les deux catégories de critères pouvant se combiner (26).

L'identification des symptômes de résistance verticale n'est pas aussi aisée que ce que l'on pourrait croire en lisant ce qui précède, et la reconnaissance des gènes de virulence d'une souche n'est pas toujours facile.

En pratique, aussi bien en conditions naturelles qu'artificielles, on peut la plupart du temps observer une juxtaposition de taches de différents types, en nombre variable, sur la même feuille. Ne tenant souvent compte que du type prédominant de lésions, le sélectionneur n'attribue qu'une seule note à la variété et néglige de ce fait un facteur qui peut être important, des lésions hétérogènes traduisant une hétérogénéité dans la population du champignon.

D'autre part, l'expression des symptômes sur une gamme de variétés différentielles est sujette à des variations résultant de trois sortes de facteurs : différences, déjà évoquées, dues à la méthode d'inoculation ; perte d'agressivité, lorsqu'elles sont conservées *in vitro*, des souches de *Pyricularia*, auxquelles il est alors nécessaire de redonner leur vigueur originelle par différentes techniques ; enfin, facteurs inhérents aux gammes de variétés différentielles elles-mêmes qui, ne donnant pas toujours des symptômes nets, facilement interprétables, posent le problème de l'amélioration de la représentativité de certaines d'entre elles.

Sélection pour la résistance verticale

Conférée par un gène unique ou un très petit nombre de gènes, la résistance verticale est relativement facile à sélectionner, ce qui explique sa fréquence chez les variétés créées par les instituts de recherche.

Dès 1942, les chercheurs japonais (18) introduisent dans leurs variétés des gènes majeurs de résistance provenant de variétés étrangères. Il s'agissait d'une résistance que l'on nommerait aujourd'hui « verticale ». A partir de cette époque, ils recherchent d'autres variétés très résistantes, qui serviront de géniteurs, parmi les différents types de riz, indica ou japonica, ce que feront également les chercheurs d'autres nationalités. Cependant, si l'on considère la diversité génétique du riz, il peut paraître étonnant de constater le faible éventail de parents utilisés au niveau mondial. Un tableau indiquant les sources de résistance employées au Japon en 1972 ne comporte que douze variétés contenant en tout sept gènes de résistance (18). Certaines variétés sont constamment citées dans la littérature, par exemple, Tadukan, Tetep, Zenith ; elles sont employées aussi bien en Inde, en Colombie, qu'au Japon ou même parfois en Afrique. Ceci amène certains auteurs à suggérer la recherche de nouvelles sources de résistance (10).

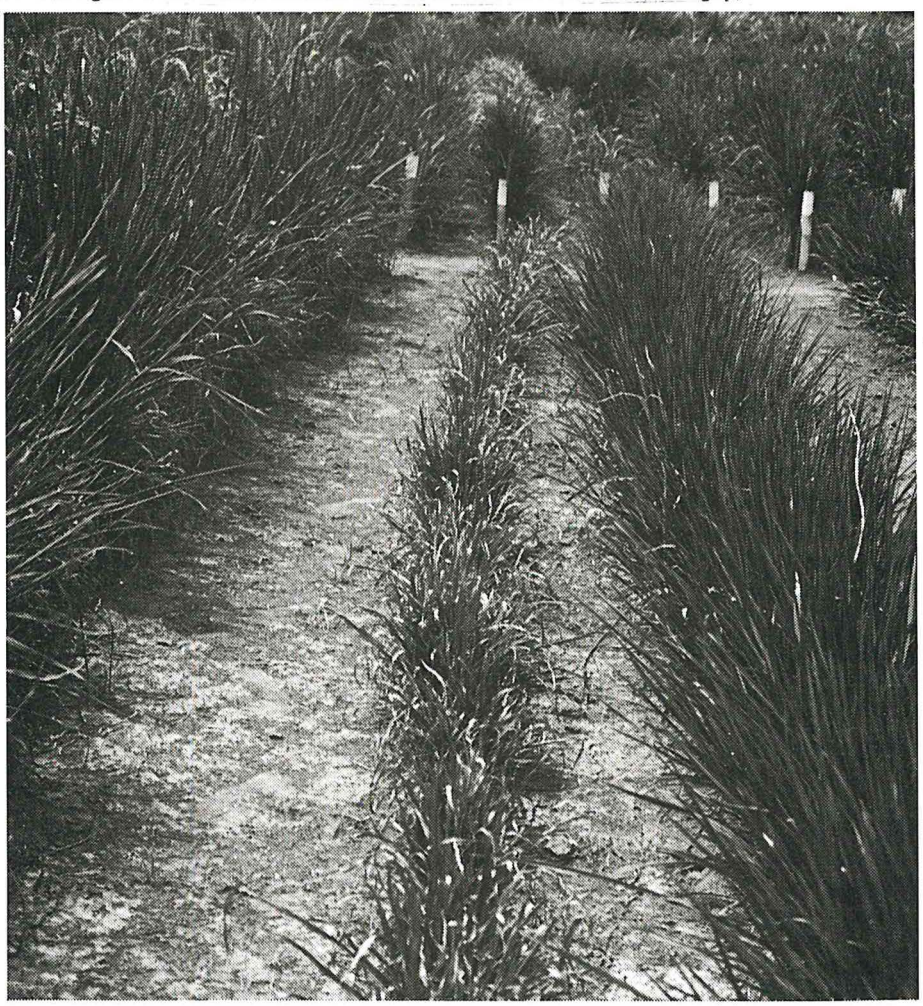
Ces variétés, dont le rôle est d'apporter un gène de résistance très spécifique, capable de s'opposer aux races du champignon identifiées localement, sont croisées avec des variétés possédant de bonnes caractéristiques agronomiques : haut rendement, grain de bonne qualité, etc. Les hybrides sont ensuite rétrocroisés avec les parents à haut rendement.

Parmi la descendance, des tests de résistance permettent de sélectionner les meilleures obtentions. Tous les programmes d'amélioration ayant opté pour

l'utilisation de la résistance verticale ont abouti à la création de nombreuses et excellentes variétés, totalement indemnes de la maladie.

Malheureusement, la résistance à la pyriculariose de ces nouvelles variétés n'est pas un caractère définitivement acquis, loin de là. Un auteur japonais (18) écrit en 1979 : « *L'écroulement de la résistance verticale fut vraiment inattendu et choquant pour les sélectionneurs et les phytopathologistes* ». Les unes après les autres, les variétés résistantes redevenaient sensibles, quelques années seulement après leur diffusion, un peu partout dans le pays. Les cas les plus frappants étaient ceux où l'on pouvait observer, côte à côte, un champ portant une variété réputée résistante, à côté d'un autre où était cultivée une variété locale sensible : la variété « résistante » était souvent plus sévèrement atteinte par la maladie que la variété sensible. Le même phénomène a été décrit dans d'autres pays asiatiques, en Amérique du Sud, en Afrique, sur un grand nombre de variétés.

3. Une lignée d'une variété sensible entre deux variétés résistantes (cl. Seguy)



4. Parcelles d'essais montrant des variétés résistantes et des variétés sensibles à la pyriculariose (cl. Bidaux)

Ces observations ont été faites en riziculture irriguée et en riziculture pluviale. Une variété comme SE 302 G, créée au Sénégal et cultivée en conditions pluviales, autrefois résistante dans le champ du sélectionneur, est maintenant sensible dans les champs des paysans (43).

Les causes de l'instabilité de la résistance verticale : variabilité du champignon et pressions de sélection

D' où venaient ces échecs ? Des échantillons du parasite sont recueillis sur les plantes malades et leur pathogénicité est testée sur des variétés différentielles. On s'aperçoit alors que des races nouvelles du champignon se sont propagées, précisément celles contre lesquelles les variétés concernées, à résistance verticale, c'est-à-dire spécifique, n'étaient pas protégées.

Cette situation nouvelle est le résultat de pressions qu'exercent et que subissent la plante et le parasite et d'une capacité de transformation (variabilité) considérable de ce dernier.

Le potentiel de variabilité de *Pyricularia oryzae* s'exprime dans certaines de ses caractéristiques mais surtout – et c'est ce qui nous intéresse ici – dans son pouvoir pathogène. Non seulement on trouve de très nombreuses races dans les zones rizicoles, plusieurs races au sein d'une même population, mais encore il a été avancé que des cultures isolées de conidies issues d'une unique lésion, des cultures provenant d'une seule conidie et même des cultures des cellules d'une conidie pouvaient produire des formes différentes de virulence (52). Ce phénomène de variabilité d'une ampleur vraiment exceptionnelle serait peut-être, selon certains chercheurs, attribuable à une variation du nombre de chromosomes des cellules conidiennes (52) ; il pourrait aussi être provoqué par des recombinaisons mitotiques et des mutations, ces différents mécanismes étant d'ailleurs susceptibles de s'additionner. On doit cependant noter que tous les auteurs ne parviennent pas à des conclusions aussi nettes sur la question de la variabilité pathogène du champignon (37).

Une expérience de l'IRAT (4) sur une souche de Côte d'Ivoire, Danané, possédant de nombreux gènes connus de virulence : *Av-a, Av-i, Av-zt, Av-b, Av-f, Av-z, Av-kh, Av-k*, a montré que ces gènes, présents au départ dans la souche, se retrouvent inchangés après quinze générations asexuées. Ainsi, les gènes *Av-a, Av-i, Av-zt, Av-b, Av-f, Av-z, Av-kh, Av-k* ne semblent pas muter avec une fréquence élevée.

Une pression de sélection dite « directionnelle » est imprimée par la variété possédant un gène de résistance verticale à la population de *Pyricularia ;* cette pression agit en faveur exclusive des races virulentes pour la variété présentes dans la population.

Supposons que, dans une région donnée, au sein de la population de *Pyricularia*, les races ayant un gène de virulence *Av-k* n'existent qu'en quantité infime, et n'aient pas été décelées par les tests sur des variétés différentielles, ou même n'existent pas du tout (mais elles peuvent apparaître). On pense alors à cultiver une variété possédant le gène de résistance *Pi-k* correspondant, qui la protège contre toutes les autres races présentes. C'est alors que les races portant le gène de virulence *Av-k*, les seules auxquelles la variété reste sensible, se mettent à proliférer ; jouissant d'un avantage sélectif, au bout de quelques années elles constituent la quasi-totalité de la population du parasite. Désormais, le gène de résistance de la variété n'a plus aucune action, la variété devient sensible et tout est à recommencer.

L'effondrement de la résistance verticale, couramment observé dans un délai de deux à six ans, parfois dès la première année, intervient d'autant plus rapidement que la variété est cultivée uniformément sur de plus grandes surfaces. C'est ce que Van der Plank (65) appelle « le prix de la popularité d'une variété ».

Théoriquement cependant, une autre pression est exercée, par l'environnement cette fois, dans un sens opposé. C'est la pression « stabilisatrice », qui tend à faire diminuer les races possédant une virulence superflue. Ce mécanisme peut entrer en jeu dès que la pression directionnelle de la variété cesse : par exemple, entre deux récoltes de la variété résistante ou si le champignon a la possibilité de parasiter d'autres espèces ou variétés sensibles. Les souches pourvues de gènes inutiles sont contre-sélectionnées. Cependant, la pression stabilisatrice n'agit

pas sur tous les gènes de virulence inutiles avec la même intensité ; certains gènes dits « forts », sont fortement contre-sélectionnés, tandis que des gènes « faibles » le sont faiblement. Les gènes de résistance correspondants chez les variétés sont également appelés gènes forts et gènes faibles.

Ce processus favorable à la plante s'exerce-t-il réellement dans le cas du riz et de la pyriculariose ? Les races dont la virulence n'est plus nécessaire pendant l'absence de la variété résistante de riz diminuent-elles ou disparaissent-elles ?

Chevaugeon *et al* (12) mesurent indirectement la perte de compétitivité d'une race d'un parasite pourvue d'une virulence inutile en la plaçant en concurrence avec une race non virulente dans des conditions où cette virulence n'est pas nécessaire.

Dans une expérimentation, ils comparent trois lignées de *Pyricularia oryzae* différant par leurs facteurs de virulence sur deux variétés de riz (tabl. II).

Tableau II Comparaison de trois lignées de *Pyricularia oryzae* sur deux variétés de riz.

		Facteurs de virulence chez *P. oryzae* et de résistance chez le riz												
P. oryzae lignées	111	*Av-a*⁻	*Av-kp*	*Av-kh*⁻										
	P2	*Av-a*⁻	*Av-kp*⁻	*Av-kh*⁻	*Av-b*⁻	*Av-i*⁻	*Av-f*⁻	*Av-k*⁻	*Av-ks*⁻	*Av-t*⁻	*Av-z*⁻	*Av-zt*⁻		
	125	*Av-a*⁻	*Av-kp*⁻	*Av-kh*⁻	*Av-b*⁻	*Av-i*⁻	*Av-f*⁻	*Av-k*⁻	*Av-ks*⁻	*Av-t*⁻	*Av-z*⁻	*Av-zt*⁻	*Av-ta*⁻	*Av-ta²*⁻
Riz variétés	K2	*Pi-a*	*Pi-kp*											
	Aïchi-Asahi	*Pi-a*												

Le couple 111-P2 est mis en compétition sur la variété K2. Le couple 125-P2 est inoculé à la variété Aïchi-Asahi.

La production conidienne de chacun des clones, mesurée au cours de plusieurs cycles infectieux successifs, confirme que les constituants d'une population parasite sont d'autant plus vivement contre-sélectionnés qu'ils diffèrent plus de la structure génétique juste nécessaire pour surmonter la résistance verticale de la variété-hôte.

Ici, en l'occurrence, la lignée 111 de *Pyricularia oryzae*, qui n'a qu'un seul facteur inutile pour provoquer des lésions sur la variété K2, est plus compétitive que la lignée P2, qui en a neuf. La lignée 125, qui porte le plus lourd fardeau de facteurs inutiles, est la moins apte à survivre.

Les lignées P2 et 125 mises en compétition se comportent de la façon suivante : la proportion relative de P2 dans le mélange double en 1,43 passages sur la variété de riz Aïchi-Asahi, tandis que celle de la lignée 125 diminue de moitié dans le même temps. Or, elles diffèrent seulement par la présence de deux facteurs inutiles supplémentaires, *Av-ta* et *Av-ta²*, chez la lignée 125. L'un des deux gènes *Pi-ta* ou *Pi-ta²* (ou les deux) pourrait être plus « fort » que les huit autres, *Pi-b, Pi-f, Pi-i, Pi-k, Pi-ks, Pi-t, Pi-z, Pi-zt*, correspondant aux gènes inutiles de virulence.

Mis à part les cas des gènes *Av-ta* et *Av-ta²*, qui se sont montrés forts en Côte d'Ivoire (7), et de *Av-z*, qui l'est parfois (4), la pression stabilisatrice semble, d'une façon générale, beaucoup moins efficace que ne le voudrait la théorie lorsqu'il s'agit de la pyriculariose du riz. C'est pourtant très largement sur elle que repose la longévité de la résistance verticale, puisqu'elle s'oppose à la pression « directionnelle » qui, elle, favorise les races du pathogène les plus virulentes pour la variété cultivée.

Stratégies d'utilisation de la résistance verticale

En résumé de ce qui précède, on peut écrire que la résistance verticale d'une variété de riz induit, ou du moins permet, dans la zone où elle est cultivée, la prolifération préférentielle de races de *Pyricularia* virulentes pour elle.

Esquiver le moment où cette virulence devient dangereuse, ou tenter d'empêcher son apparition, sont les fondements des diverses stratégies de lutte utilisant ce type de résistance.

Accumulation de gènes

La technique de la « pyramide » (*pyramiding* dans la littérature anglo-saxonne) consiste à cultiver une variété possédant tout d'abord un seul gène de résistance et à lui incorporer, chaque fois qu'elle redevient sensible, un nouveau gène la protégeant contre les nouvelles races. Ce processus, répété de nombreuses fois, aboutit à une accumulation de gènes de résistance dans la même variété (14).

De prime abord, cette technique est agronomiquement très attractive puisque, tant que le dernier gène de résistance introduit n'a pas été surmonté par une nouvelle race du champignon, les variétés sont totalement indemnes de maladie. Mais on conçoit aisément qu'elle implique une véritable compétition entre le parasite et le sélectionneur, et ne puisse fonctionner que dans des pays possédant des structures d'avertissement, de recherche agronomique mais aussi de production et de distribution de semences très efficaces. Il serait difficile de fonder sur une telle stratégie les chances d'amélioration pour la résistance de variétés de riz de pays en développement qui ne disposent jamais de l'organisation nécessaire.

Dans la même ligne, des chercheurs (18) proposent l'accumulation simultanée de nombreux gènes de résistance dans une sorte de « super-variété » qui serait résistante à toutes ou à la plupart des races existantes du champignon. Le transfert de tous ces gènes, obtenu par des croisements multiples, se heurterait à une difficulté d'identification de ceux réellement acquis par les hybrides. Il semblerait que plus élevé est le nombre de gènes susceptibles d'être introduits, moins nombreuses sont les souches du champignon dont on dispose pour révéler leur présence dans les tests. Ainsi, les chercheurs japonais ne possèdent pas de souches de *Pyricularia* permettant de distinguer une plante portant quatre gènes *Pi-a, Pi-k,, Pi-i* et *Pi-z*, d'une plante en possédant seulement trois *Pi-a, Pi-k,* et *Pi-z* (18).

Une autre stratégie récemment imaginée (18) est fondée sur l'observation du très large spectre de résistance verticale de certaines variétés, comme Tetep ou Carreon, et de la très forte variabilité du champignon. Dans ce cas, la pression de sélection ne jouerait pas. Selon cette théorie, il suffirait de réaliser autant de croisements que possible entre des variétés hautement résistantes et de ne conserver que les hybrides montrant, au champ, le niveau de résistance le plus élevé, qui correspondrait aux plus fortes accumulations de gènes. Il n'y aurait pas lieu d'identifier un à un les gènes fixés. Sur des plantes possédant une telle résistance il ne pourrait se former que peu de lésions, même si un assortiment de « super-races » du champignon apparaissait. Cette résistance aurait par conséquent un

caractère de stabilité et serait, en apparence, semblable à la résistance horizontale.

Quoi qu'il en soit, il faut souligner que la transmission de la résistance verticale est rarement totale. Ainsi, une variété très résistante à la pyriculariose au Japon, Sensho, était souvent utilisée comme donneur ; mais les variétés qui en sont issues ne se sont jamais révélées aussi résistantes. Le même phénomène a pu être observé en Colombie avec Tetep (51).

Les variétés composites ou « multilignées »

Une variété composite est formée par le mélange des semences de deux ou plusieurs lignées, chaque lignée différant des autres uniquement par un gène fort de résistance verticale.

Chaque lignée exerce une pression de sélection directionnelle qui favorise les races possédant le gène de virulence correspondant, mais, d'autre part, les races ayant des gènes inutiles pour elle sont contre-sélectionnées. Pour que le composite soit pleinement efficace, les lignées doivent être dosées de telle sorte que chaque race ait la même probabilité de rencontrer un hôte sensible. Il faut donc tenir compte de la fréquence estimée, ou désirée, à l'état d'équilibre, de la population du pathogène (5).

Cette stratégie reviendrait à regrouper le plus possible de résistances monogéniques avec l'hypothèse implicite, ici aussi, que cette collection se comporterait de la même façon que si on se trouvait en présence d'une résistance horizontale ou encore d'un contrôle polygénique (14). Ainsi serait évité le défaut des variétés à résistance verticale monogénique dont la culture sur de grandes surfaces est à l'origine d'une pression unique en faveur des mêmes races.

Un autre avantage des variétés composites est la protection supplémentaire conférée par le phénomène d'hypersensibilité. Un site potentiel d'infection qui est atteint par une spore dépourvue de la virulence nécessaire réagit par la mise en place des mécanismes de défense inductibles. Ces sytèmes de défense induits protègent, pour un temps au moins, le site potentiel contre l'installation d'une race virulente. Ce phénomène de protection croisée est d'autant plus efficace que la population pathogène est faite d'un plus grand nombre de races de virulences différentes.

Certaines observations ou critiques sont formulées ici et là à l'égard des variétés composites.

On rappelle tout d'abord que les gènes « forts » de résistance ne semblent pas très nombreux. On cite également le risque d'apparition rapide d'une race du parasite virulente à l'égard de toutes les lignées composantes (14), mais on objecte à ceci que les races ayant le meilleur taux de survie sont celles qui ont le moins de gènes de virulence inutiles et qu'une « super-race » n'aurait pas la possibilité d'envahir la population du champignon (5). Par ailleurs, la fabrication de séries de lignées quasi isogéniques n'est pas des plus faciles.

L'IRRI (20) propose une procédure en collaboration internationale : des parents résistants sont sélectionnés dans différents centres de recherche et entrent dans autant de programmes de rétrocroi-

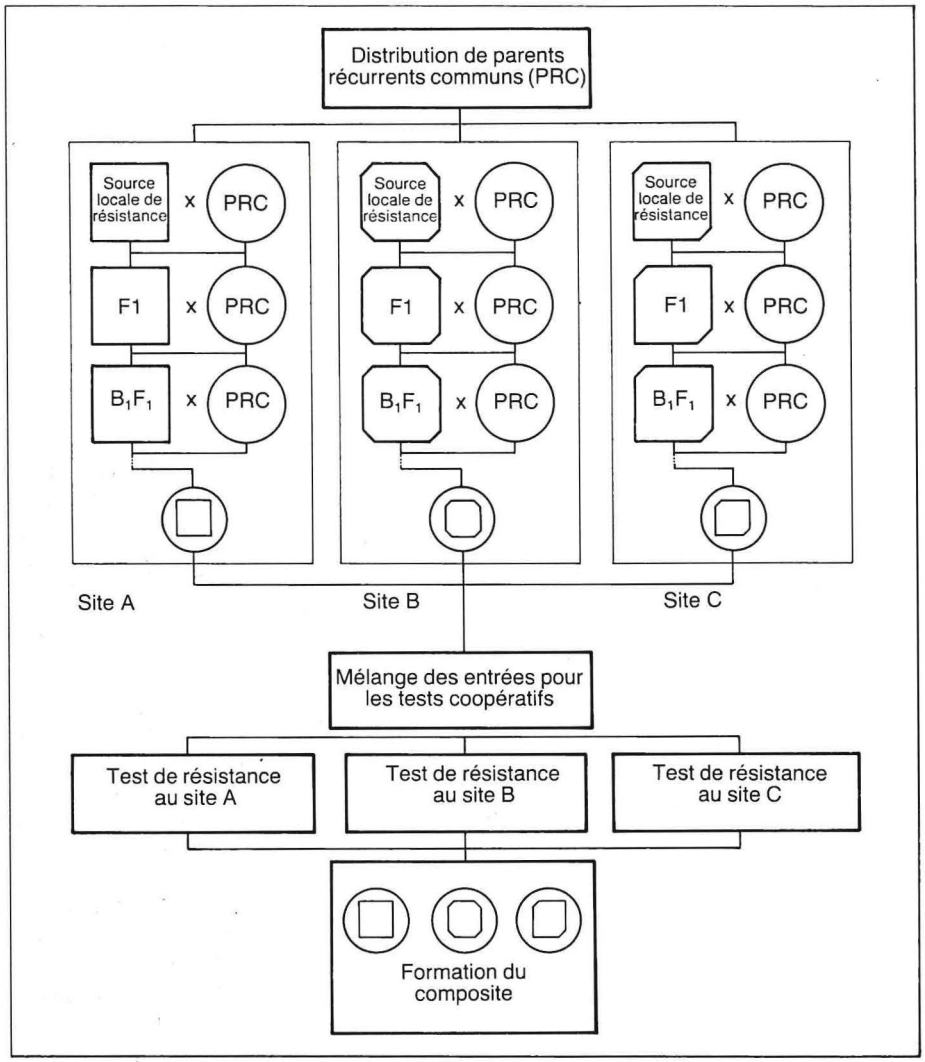


Fig. 1 Projet coopératif pour la création d'une variété composite (ou « multilignée ») résistante à la pyriculariose. (D'après I. Ikehashi et G.S. Khush, 1979).

sements avec un (ou des) parent récurrent commun possédant les caractéristiques agronomiques désirées. Après cinq ou six rétrocroisements, les lignées isogéniques (sauf pour le caractère de résistance verticale) sont prêtes à être mêlées pour former la variété composite (fig. 1).

Notons cependant que l'efficacité de l'emploi de composites pour lutter contre la pyriculariose est discutée. Certains auteurs affirment que cette stratégie constituerait réellement un moyen de ralentir l'épidémie (18), alors que d'autres estiment que son avantage potentiel sur les variétés à résistance verticale monogénique reste à démontrer (51). Il est vrai que les programmes de sélection incluant la création de composites n'en sont qu'à leurs débuts et que l'on ne dispose actuellement que de peu de résultats pour en juger.

La rotation de variétés

Il s'agit encore d'esquiver la prolifération préférentielle des races virulentes pour la culture, mais cette fois en associant une intervention agronomique à la résistance génétique.

Depuis les temps les plus reculés, les paysans pratiquent la rotation d'espèces, et, au sein d'une espèce, de variétés, entre autres raisons pour maîtriser les maladies. Aujourd'hui, par exemple, les cultivateurs philippins opèrent couramment une rotation de variétés de riz, simplement parce qu'ils ont constaté qu'ainsi les attaques de la maladie étaient moins violentes que lorsque la même variété était sans cesse reprise (14).

L'efficacité de cette conduite empirique s'explique fort bien par les concepts développés plus haut : les races du pathogène présentes dans une zone donnée dépendent des variétés qui y sont cultivées ; leur évolution est directement liée aux gènes de résistance portés par les variétés. On peut suggérer une rotation de variétés ayant des gènes de résistance différents, la variété A étant retirée de la culture juste avant que sa résistance ne s'effondre et remplacée par une variété B, qui elle-même cède la place à une variété C, etc., avec retour possible à la variété A (29). Une telle stratégie exige un système très au point de production et de distribution de semences, un encadrement efficace des paysans, enfin une prévision de l'évolution des races ou de la longévité de la résistance verticale, ce qui revient au même. Or, si des formules mathématiques ont été élaborées pour déterminer la dernière nommée (5), leur concordance avec la réalité ne semble pas avoir été démontrée et certains auteurs ne sont pas loin de considérer comme irréaliste l'idée d'asseoir une stratégie de lutte sur des prévisions de cette nature (37). Enfin, la possibilité d'apparition d'une « super-race » virulente pour toutes les variétés de la série n'est pas tout à fait à exclure si les mécanismes de pression stabilisatrice n'ont pas la possibilité de jouer (18).

Que penser de l'utilisation de la résistance verticale dans le cas de la pyriculariose du riz ?

Bien que cette forme de résistance soit encore la mieux connue, il reste bien des points à approfondir sur le plan génétique et sur celui des inter-relations entre hôte et parasite. Les problèmes méthodologiques demeurent nombreux pour progresser dans cette approche.

D'un point de vue pratique, les variétés à résistance verticale peuvent apparaître comme des trompe-l'œil si elles sont employées inconsidérément. Totalement saines une, deux, trois années, elles seront brusquement ravagées par la maladie. C'est pourquoi différentes stratégies destinées à profiter de leurs points forts sans avoir à subir d'échec sont en cours d'élaboration. Certaines paraissent d'application relativement simple, d'autres au contraire auraient d'importantes difficultés techniques à surmonter. Aucune d'entre elles ne recueille actuellement un consensus général de la part des chercheurs, mais chacune pourrait sans doute se révéler profitable dans certaines situations.

On soulignera d'ailleurs encore une fois ici que pratiquement aucune de ces stratégies ne pourrait être mise en œuvre hors de situations agricoles de haut

niveau ; ce n'est pas par hasard si ce sont des pays asiatiques – et singulièrement le Japon – qui ont étudié la résistance verticale et si, dans les pays en développement – particulièrement d'Afrique – on se tourne vers d'autres types de résistance, moins spectaculaires, mais plus viables dans des contextes agricoles encore peu évolués.

LA RÉSISTANCE HORIZONTALE

Pourquoi sélectionner pour la résistance horizontale ?

Un autre modèle, n'excluant pas celui de la résistance verticale, mais faisant intervenir d'autres mécanismes, a été proposé par Van der Plank (64) (65) à la suite d'observations sur diverses cultures, repris par Robinson (59) et discuté, entre autres, par Parlevliet et Zadoks (53) (54) : la résistance horizontale.

Dans ce modèle, la relation entre l'hôte et le parasite ne fait plus intervenir de liens génétiques spécifiques : une variété se comporte identiquement face à toutes les races du parasite ; des races plus ou moins agressives du champignon expriment leur agressivité sur diverses variétés toujours dans le même ordre. Cette forme de résistance est gouvernée chez la plante par un nombre indéterminé de gènes ayant une action sur divers caractères, eux-mêmes incomplètement décelés, de nature anatomique, physiologique, biochimique, se situant en dehors des possibilités de variation du parasite. Cette résistance est permanente.

Ce qui, selon Robinson, doit être souligné, c'est moins le fait que cette résistance est polygénique, au contraire de la résistance verticale qui est monogénique, que le fait que les gènes impliqués sont de nature différente : ainsi, résistance verticale et résistance horizontale apparaissent comme des caractères différents qui peuvent s'additionner, la seconde existant toujours, même si c'est à un niveau très bas.

Dans la conception de Parlevliet et Zadoks (53), au contraire, les deux types de résistance sont de même nature, il y a une relation gène-pour-gène avec le parasite dans les deux cas, mais les gènes responsables de la résistance dite horizontale (gènes mineurs) sont nombreux et c'est l'aspect polygénique de l'une et mono – ou oligogénique – de l'autre qui permet d'établir une distinction. L'action de l'ensemble des gènes de résistance et de virulence se situe alors dans un système intégré, où les gènes majeurs, peu fréquents, ont des effets importants ou facilement identifiables (résistance verticale) et les gènes mineurs, beaucoup plus fréquents, des effets moindres, encore mal définis, mais qui sans doute s'ajoutent les uns aux autres (résistance horizontale). Face aux nombreux gènes de résistance horizontale d'une variété, la population du pathogène aurait beaucoup plus de mal à s'adapter, à opérer les transformations génétiques nécessaires

pour parvenir à un haut niveau d'agressivité ; le phénomène d'homéostasie génétique, qui tend à maintenir la population du parasite dans sa composition génétique, jouerait dans ce cas beaucoup plus fortement que dans une situation monogénique caractérisant la résistance verticale. Ainsi s'expliquerait la stabilité de la résistance horizontale.

Peu après, Parlevliet (54) complète sa théorie en admettant également une forme de résistance horizontale n'impliquant pas de relation entre les gènes de l'hôte et ceux du parasite. Cette résistance, dite d'« esquive » (*escape résistance*), opérerait en réduisant les risques de contact entre l'hôte et le parasite, et tiendrait souvent à des caractères morphologiques de la plante.

Ainsi, en définitive, selon cet auteur, la résistance horizontale peut s'inscrire soit dans un modèle polygénique, mais avec une relation gène-pour-gène entre la variété et le parasite, soit dans un modèle où il n'existe pas de lien de cette nature entre eux.

Le modèle de la résistance horizontale, pris dans le sens large d'une résistance durable, sans tenir compte des divergences d'interprétation théorique, est-il recevable dans le cas du riz et de la pyriculariose ?

Du côté de ses détracteurs, Crill *et al.* (14), sans refuser l'hypothèse d'une résistance contrôlée par des mécanismes polygéniques, soutiennent que, sensible à l'environnement, celle-ci devient inefficace dès que les conditions sont favorables au déclenchement d'une épidémie, et spécialement dans le cas d'une riziculture pluviale. Compter sur cette seule résistance leur apparaît « dangereux et téméraire ».

Un autre chercheur de l'IRRI, S.H. Ou, plus catégorique encore, affirme en 1979, dans une revue critique (51), qu'aucune variété de riz possédant une résistance horizontale n'a jusque-là été identifiée.

Pourtant, l'hypothèse de l'existence d'une résistance horizontale semble bien avoir été vérifiée.

L'IRAT, dès 1972, c'est-à-dire quelques années seulement après que la théorie de Van der Plank ait été publiée, et alors que la pyriculariose se répandait dangereusement en Afrique, commençait à explorer cette voie. Bien que la résistance horizontale pose dès l'abord, du fait de sa nature, infiniment plus de problèmes aux chercheurs que la résistance verticale, le fait qu'on la décrive comme durable suffisait à la rendre extrêmement attractive, surtout dans le contexte des pays en développement. Encore fallait-il acquérir la certitude qu'il existe bien chez le riz des cas de résistance stable, c'est-à-dire des variétés qui pourraient être utilisées comme source de résistance horizontale. Or, au cours de leurs travaux de sélection en régions tropicales, des chercheurs de l'IRAT avaient fréquemment remarqué chez les variétés pluviales traditionnelles d'Afrique, d'Amérique latine et de certaines régions d'Asie, un niveau élevé de résistance à la pyriculariose et le maintien de cette résistance dans le temps (30).

Des variétés pluviales d'Afrique comme Moroberekan, 63-104, R 75, RT 1031-69, LAC 21, LAC 23 et des variétés du Brésil comme Dourado Precoce et Iguape Cateto sont résistantes à la pyriculariose

depuis plus de dix ans. La résistance de variétés créées à partir des précédentes par mutation ou par hybridation comme IRAT 13, IRAT 104, IRAT 112 apparaît de même nature.

Jusqu'à preuve du contraire, ces variétés possèdent donc une résistance stable. De plus, des études génétiques sur certaines d'entre elles ont montré que leur résistance n'est pas monogénique. Ces caractéristiques sont celles de la résistance horizontale (46).

Ces observations de l'IRAT rejoignent celles des chercheurs japonais (18) qui, à la suite des amères déconvenues qu'ils avaient eues avec la résistance verticale, se sont mis à rechercher une « résistance au champ » (*field resistance*) chez leurs variétés. Cette forme de résistance est à vrai dire très proche de la résistance horizontale puisque, la plupart du temps, elle résulte d'un système de protection polygénique et n'induit pas de réactions spécifiques aux races du champignon.

Parmi les variétés retenues après expérimentation, un certain nombre sont cultivées par les paysans japonais depuis bien des années avec de bons résultats.

La résistance horizontale s'exprime sur le plan épidémiologique par un ralentissement et un faible taux de développement de la maladie résultant de plusieurs phénomènes, dont les plus évidents semblent être : un allongement de la période d'incubation (ou de latence), une réduction de la quantité de spores produites par les lésions, un plus faible pourcentage de spores réussissant l'infection. D'importantes différences variétales dans la capacité à freiner le développement des lésions ont été observées (44) (66) et c'est là un facteur qu'il convient d'étudier lors de la recherche de variétés résistantes. Malgré ces divers phénomènes, la maladie a toujours le loisir de se manifester peu ou prou. Cette résistance agit comme un frein, de sorte que les dégâts sur les cultures demeurent à un niveau négligeable ou supportable.

La stabilité de la résistance horizontale, qui fait sa principale séduction, a-t-elle une durée illimitée ? A cette question, il ne sera possible de répondre qu'au fil du temps. On peut seulement avancer qu'une stabilité qui ne donne pas de signes de fléchissement après plus de dix ans peut vraisemblablement se maintenir plus longtemps et que de nouvelles variétés créées à partir de parents possédant une telle résistance ont toutes chances d'être également stables pendant au moins dix ans. Ceci, en tout état de cause, représente un progrès important par rapport à la durée d'efficacité de la résistance verticale.

Malgré cela, Chevaugeon et Makounzi (13) (39) ont montré que l'action conjointe de la mutation et de la recombinaison mitotique pouvait être à l'origine de variations de l'amplitude de certaines composantes de l'agressivité du pathogène telles que l'aptitude à provoquer des lésions, le nombre de lésions, l'intensité de la sporulation, la synthèse de certaines substances toxiques. Ils rapprochent ces faits d'observations de Kiyosawa et Cho (33) indiquant des différences dans les réponses de plusieurs variétés de riz à une même souche, certaines opposant une efficacité plus grande à la pénétration du parasite, d'autres freinant mieux l'extension des nécroses, d'autres encore retardant ou diminuant la sporulation du champignon. Il ne serait pas exclu qu'à un changement des structures génétiques gouvernant la résistance horizontale du riz réponde plus ou moins

rapidement un changement des structures génétiques gouvernant l'agressivité de *Pyricularia oryzae* . La conséquence en serait une érosion de la résistance horizontale.

En tout état de cause, une telle érosion n'a pas encore été observée de façon nette. C'est là un risque à long terme qui ne doit pas être négligé par les sélectionneurs et les phytopathologistes et les mesures à prendre pour le prévenir font partie des recherches concernant la résistance horizontale.

Toutes ces constatations ont amené l'IRAT à se lancer résolument dans un programme de recherche sur la résistance horizontale et son exploitation. Ce programme s'est développé dans différentes directions : pour mesurer le niveau de résistance des variétés, il a fallu mettre au point des techniques appropriées ; l'expression de la résistance, sa variabilité, sont étudiées en essayant de faire la part des facteurs intrinsèques de la plante et des facteurs externes ; on a commencé également à aborder le déterminisme génétique de cette forme de résistance chez le riz ; enfin, des méthodes de sélection ont été définies.

Cette démarche systématique de l'IRAT ainsi que les observations répétées au champ montrant l'instabilité de la résistance de certaines variétés et la stabilité de la résistance d'autres variétés ne sont pas étrangères à l'intérêt porté en définitive à la résistance horizontale par de nombreux scientifiques étrangers, en particulier ceux qui, sans avoir construit un programme autour d'elle, l'utilisaient plus ou moins empiriquement ou commençaient à l'étudier en l'intégrant dans un système un peu différent (« *field resistance* », « *slow blasting* »). Ces dernières années, plusieurs réunions internationales ont eu pour thème la pyriculariose, entre autres Philippines 1979, Brésil 1981, France 1981 (28) (11) (24). L'accent y a été mis, de plus en plus, sur la nécessité de pousser les recherches dans la voie de la résistance horizontale. Un programme international d'expérimentation sur la résistance horizontale a été décidé (11).

Cette étude est conduite dans neuf pays (Brésil, Colombie, Côte d'Ivoire, Equateur, Inde, Libéria, Mexique, Nigeria, Philippines). Son but : vérifier si des variétés données comme ayant un certain niveau de résistance horizontale se comportent de la même façon, les unes par rapport aux autres, face aux populations pathogènes des divers environnements. Une autre retombée de cette expérience sera d'estimer le niveau de résistance horizontale qu'il est nécessaire d'atteindre pour chacun des environnements. En effet, un des points fréquemment évoqués est l'influence de l'environnement sur la résistance horizontale d'une variété. Déjà l'IRAT (30) avait souligné la variabilité de cette résistance dans des environnements sensiblement différents et avait émis l'idée que la sélection devrait se faire préférentiellement par grands types d'environnements.

En attendant que ces questions trouvent des réponses, qui, à l'évidence, permettront de mieux comprendre les phénomènes observés, de vérifier leur concordance totale ou partielle avec une théorie, et infléchiront probablement les stratégies d'amélioration, nous exposerons dans les pages qui suivent l'état actuel des recherches ; on ne s'étonnera pas de retrouver souvent cités à cette occasion les résultats des travaux de l'IRAT, la résistance horizontale à la pyriculariose y ayant été, plus qu'ailleurs peut-être, considérée comme une voie d'avenir.

Les méthodes d'étude de la résistance horizontale

La première précaution à prendre, pour être en état d'étudier ou de mesurer la résistance horizontale de variétés, est d'exclure les effets de la résistance verticale. En effet, il est essentiel qu'aucune confusion ne subsiste et qu'on ne prenne pas pour une résistance horizontale de bon niveau une résistance verticale qui, peu de temps après, disparaîtrait. Or, la distinction est particulièrement délicate dans le cas du couple riz-*Pyricularia* , parce que les réactions de la plante et les symptômes observables sont souvent les mêmes pour les deux types de résistance. De plus, la simple observation qualitative des symptômes (types de taches) ne peut suffire, la résistance horizontale étant un phénomène quantitatif : il convient de disposer de méthodes permettant d'évaluer rapidement son niveau chez les variétés, en faisant intervenir le caractère quantitatif et non spécifique de cette résistance. Enfin, on doit pouvoir étudier également la variabilité de l'expression de la résistance horizontale selon les conditions de milieu.

Différentes méthodes ont été essayées en serre, essentiellement pour étudier les composantes de la résistance horizontale, et au champ, afin de connaître le comportement global des variétés en conditions réelles de culture.

Les tests en serre

Les problèmes qui se posent sont : quel type de souche de *Pyricularia* employer ? Par quelle technique réaliser l'inoculation ? A quel stade de son développement inoculer la plante ? Comment « lire » les réactions ?

Au Japon (18), on a utilisé une méthode d'inoculation par pulvérisation sur des plantules au stade de la septième feuille, d'une souche du champignon virulente pour toutes les variétés testées ; le classement des variétés pour leur résistance horizontale (appelée ici *field resistance*) est réalisé soit en comptant le nombre de lésions de type sensible, soit en établissant le rapport : nombre de lésions de type sensible sur nombre total de lésions. D'autres chercheurs ont essayé également l'inoculation par injection et une souche faiblement agressive. Malgré une certaine corrélation avec les résultats obtenus au champ, ces méthodes ne donnent pas une représentation suffisante de la résistance dans les conditions réelles de culture.

L'IRAT confirme que l'inoculation à la seringue ne peut convenir que pour différencier des variétés très sensibles de variétés très résistantes ; l'inoculation par pulvérisation dans une enceinte sur de jeunes plantes de riz (15 à 30 jours) s'est révélée, quant à elle, assez décevante ; enfin, l'inoculation sur feuilles détachées, qui permet le tri rapide des variétés résistantes à certaines maladies pour de nombreuses plantes, n'offre pour le riz que la possibilité d'éliminer le matériel sensible, non de comparer les variétés possédant un assez bon niveau de résistance horizontale (6).

Une technique d'inoculation par contact, dite aussi « technique des lames gélosées », plus précise, a été mise au point par l'IRAT (44) pour mesurer le niveau de résistance des variétés dans des conditions standardisées.

La plante testée est mise en présence d'une quantité connue de spores du parasite par application sur

la feuille choisie d'une lame de verre gélosée sur laquelle une suspension aqueuse de spores de concentration déterminée a été déposée à l'aide d'un micropulvérisateur conçu spécialement à cet effet. La répartition des spores est homogène sur la lame et par conséquent sur la feuille. Cette méthode assure de bonnes conditions de germination et de pénétration du parasite, sans qu'il soit nécessaire de placer les plantes testées dans des enceintes à forte humidité. L'inoculation se fait sur la feuille d'ordre 4 au stade demi-émergence de la feuille 5. Le nombre de plantes à tester par variété varie de six à trente selon la précision désirée.

La méthode de lecture tient compte à la fois du nombre de lésions par unité de surface foliaire et de la dimension des lésions « efficaces ». Ces dernières sont celles qui produisent le plus de spores et donc participent le plus au développement de l'épidémie (ce ne sont généralement ni les lésions les plus petites, faiblement productrices, ni les plus grandes, qui sont rares). Les deux paramètres sont estimés visuellement à l'aide de dessins de référence.

Ces méthodes de lecture et ces paramètres concernent surtout la pyriculariose foliaire. Quelques essais d'inoculation en serre ont été réalisés par pulvérisation sur panicule ; on mesure alors le pourcentage de cous malades, huit jours après inoculation, puis à maturité. Cette estimation peut sembler grossière par rapport aux paramètres étudiés pour la pyriculariose foliaire ; ceci résulte du fait que les recherches sur panicules sont plus récentes que sur les feuilles ; les techniques d'étude restent à affiner et l'on en est encore aux expérimentations exploratoires.

Les tests au champ

Pour éliminer les effets éventuels de la résistance verticale dans les tests de résistance horizontale réalisés au champ – ou plus précisément dans des pépinières – les chercheurs japonais regroupent les variétés en fonction de leur résistance verticale et effectuent les comparaisons de résistance horizontale à l'intérieur de chaque groupe ainsi constitué.

Expliquons ceci en reprenant un exemple cité par Ezuka (18) : quatre variétés n'ont pas de gènes de résistance verticale, quatre autres possèdent le gène *Pi-k*, ce que l'on a pu déceler par des tests préalables de résistance verticale. La maladie apparaît sur les variétés provisoirement protégées par le gène *Pi-k* environ une semaine après son début sur les autres variétés (fig. 2). Comme on pouvait s'y attendre, la prédominance des races du champignon avirulentes pour *Pi-k* au stade initial a en effet retardé l'apparition des symptômes sur la série des variétés portant ce gène. Sur cette série, on observe à partir de ce moment que le progrès de la maladie n'est pas du tout le même d'une variété à l'autre : l'une est très sensible, deux ont un comportement intermédiaire, la quatrième est résistante, dans le sens de la résistance au champ, ou horizontale, c'est-à-dire que l'épidémie se développe peu et lentement. L'auteur conclut que la différence entre les deux groupes doit être attribuée à la résistance verticale et que, d'autre part, les différences entre les variétés du groupe possédant *Pi-k* sont, elles, d'origine horizontale. De cette observation il déduit que les comparaisons de résistance horizontale (ou *field resistance*) ne doivent être faites qu'entre variétés possédant une résistance verticale de même nature.

De tels tests sont couramment pratiqués par les sélectionneurs et les phytopathologistes japonais, qui estiment que la « résistance au champ » peut être évaluée par cette méthode. Malgré tout, on ne peut manquer d'apercevoir l'inconvénient qu'il y a à ne pouvoir comparer n'importe quelles variétés entre elles.

La méthode des pépinières IBN (International Blast Nursery), recommandée par l'IRRI (cf. p. 15), est actuellement la plus employée dans le monde. En pratique, elle permet surtout de détecter des résistances verticales. Elle ne permet pas

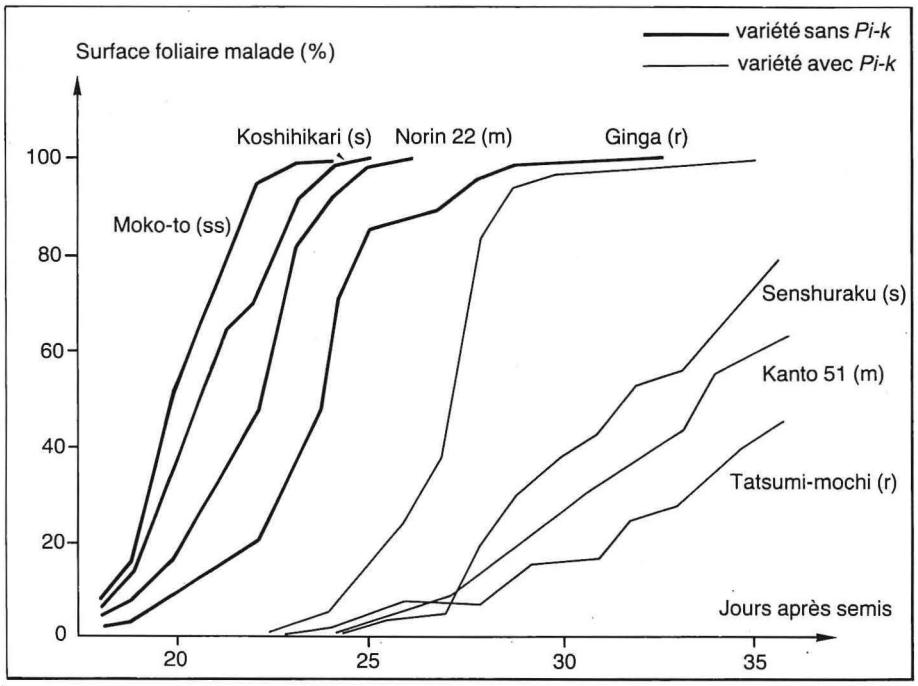


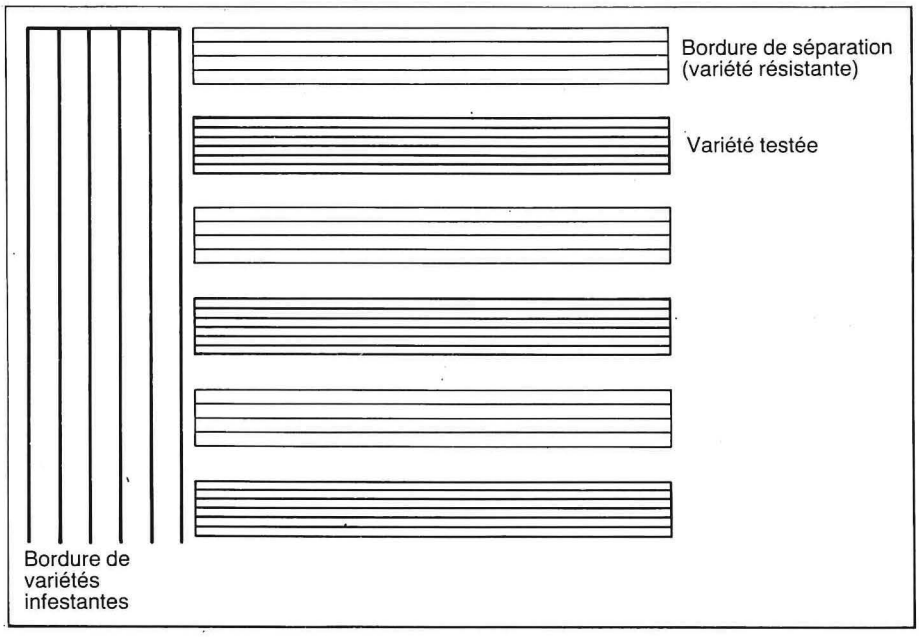
Fig. 2 Progression de la pyriculariose des feuilles sur variétés de riz possédant et ne possédant pas le gène Pi-k, en pépinière : SS = très sensible, S = sensible, m = intermédiaire, r = résistante (dans le sens de la résistance au champ).
D'après Ezuka, 1979.

de déceler la capacité des variétés à réduire la production de spores, ce qui caractérise la résistance horizontale ; le développement de l'épidémie est souvent brutal et il n'est généralement possible de trier que les variétés pourvues d'une résistance totale, les autres étant globalement classées comme sensibles ; la densité très élevée des semis permet seulement l'analyse de la résistance foliaire sur des plantes jeunes ; enfin, les conditions de culture sont très éloignées de la normale. Pour toutes ces raisons, le dispositif IBN, même légèrement modifié, n'est pas adapté à l'étude de la résistance horizontale.

Pour remédier aux inconvénients des différents dispositifs précédents, l'IRAT (42) a mis au point un test d'évaluation de la résistance au champ dit « test d'évaluation de la résistance avec inoculum décroissant », ou test DITER. Cette méthode est fondée sur l'hypothèse que c'est la capacité d'une variété à limiter l'auto-infection qui lui permet de limiter le développement de l'épidémie au champ. La distinction doit donc pouvoir être faite entre auto et allo-infection. Pour cela, on mesure la progression de l'épidémie déclenchée à partir du point d'infection, en s'éloignant progressivement de ce point.

Dans le dispositif DITER, les variétés à tester sont plantées en parcelles longues de 2 à 8 mètres, parallèles, isolées les unes des autres par des bandes de variétés très résistantes. A une extrémité de cet ensemble, à son contact et perpendiculairement à lui, est plantée une bordure de variétés sensibles infestantes (fig.3). L'inoculation initiale n'est appliquée que sur ces dernières. Elle est faite par pulvérisation avec une souche locale du parasite dont la race a préalablement été déterminée sur une

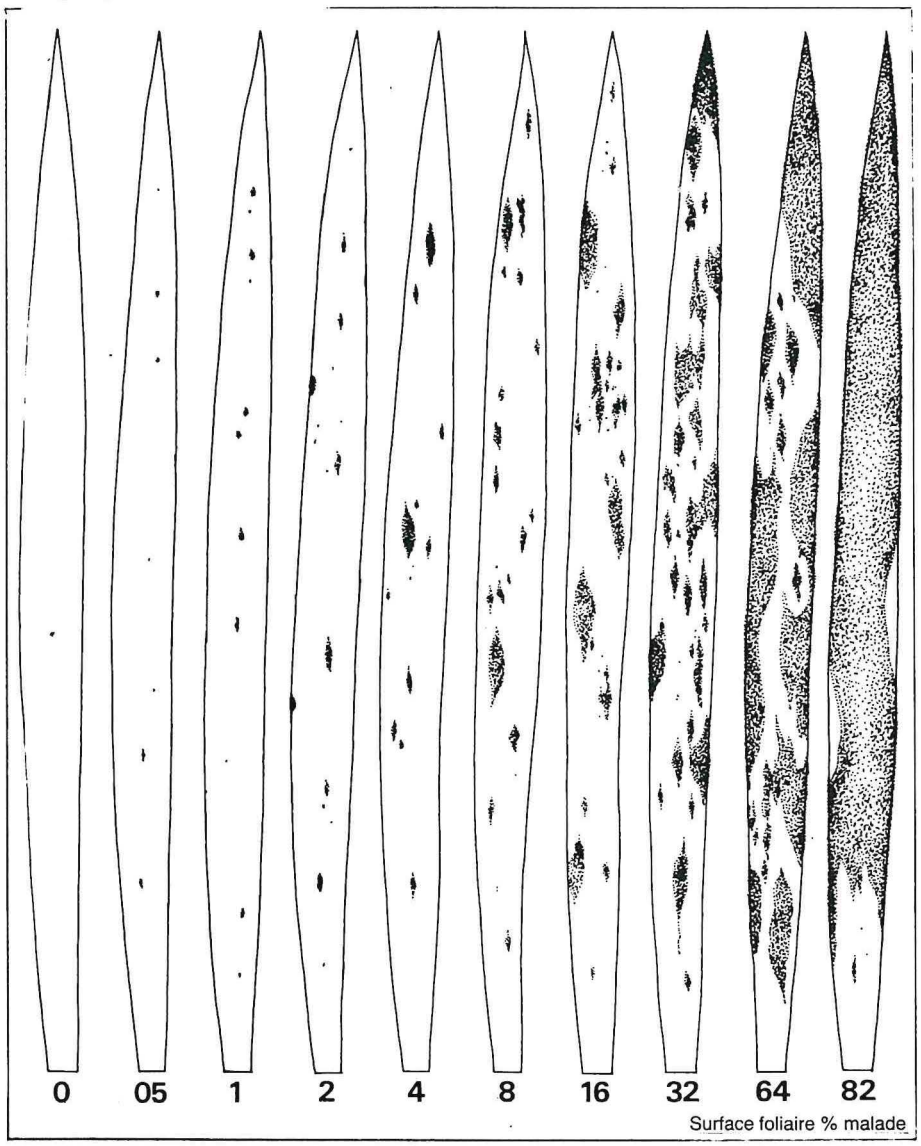
Fig. 3 En haut : des variétés testées selon le dispositif DITER (cl. Notteghem).
En bas : schéma du dispositif DITER.



gamme de variétés différentielles. Les mesures sont réalisées sur chaque variété testée en six points à partir de la bordure infestante, de sorte que l'éloignement progressif des plantes par rapport à la source d'infection produit un gradient d'intensité décroissante de l'allo-inoculum ; ainsi, l'influence de la bordure de variétés infestantes, forte au point 0, est quasiment nulle à l'extrémité libre des variétés testées (point 2).

Les observations ont lieu sur les six points, à différentes reprises, pour suivre l'évolution de l'épidémie. L'échelle de notation comporte dix classes (11). Elle est strictement quantitative, ne faisant intervenir que le pourcentage de surface foliaire détruite, estimé visuellement, à l'aide de dessins de référence (fig. 4).

Fig. 4 Echelle de mesure du % de surface foliaire atteinte.



La note au point 0, proche de la bordure infestante, donne la sensibilité de la variété testée à l'allo-infection ; c'est celle qu'on aurait pu obtenir avec un test IBN. Par contre, au point 2, le plus éloigné et celui qui nous intéresse le plus, l'allo-infection est faible : si la maladie se développe sur une variété, c'est que l'auto-infection est forte, plusieurs multiplications du parasite se succédant à partir de lésions de cette même variété, laquelle doit alors être considérée comme horizontalement sensible ; une variété résistante produit peu ou pas d'auto-inoculum et la maladie reste très limitée. La note au point 2 traduit par conséquent la capacité d'une variété à freiner le développement d'une épidémie et permet de mettre en évidence les différences variétales.

Le dispositif DITER constitue un bon outil pour la détermination du niveau de résistance horizontale des lignées en cours de sélection et des variétés. Il peut être utilisé aussi bien pour la pyriculariose foliaire (cas décrit ci-dessus) que pour la pyriculariose du cou ou paniculaire. C'est le test le plus employé par l'IRAT depuis sa mise au point à Madagascar en 1976. Il a aussi été adopté pour les essais internationaux sur la résistance horizontale décidés en 1981 (11) et dans certains programmes nationaux, parfois avec quelques modifications.

Les diverses méthodes décrites de détermination et d'étude au laboratoire ou au champ de la résistance horizontale à la pyriculariose des variétés de riz n'excluent pas la recherche d'informations complémentaires telles que : surveillance des champs paysans afin d'acquérir la certitude qu'aucun fléchissement de cette résistance ne survient ; test des variétés et analyse de l'hérédité de leur résistance pour confirmer qu'elle n'a pas un caractère monogénique (vertical) ; observation plus précise du développement d'une épidémie en grandes parcelles avec une variété infestante centrale, etc.

Comment s'exprime la résistance horizontale

L'expression de la résistance horizontale n'est pas, comme celle de la résistance verticale, un phénomène de « tout ou rien » indépendant des conditions du milieu.

Les symptômes sont variables

Après avoir observé, dans les collections de Côte d'Ivoire, que les taches foliaires paraissaient très différentes d'une variété à l'autre, l'IRAT a analysé la variabilité des symptômes foliaires résultant d'une infestation naturelle au champ.

La forme et la surface des taches de feuilles prélevées sur un certain nombre de variétés ont été étudiées et des différences de faciès des taches ont effectivement été mises en évidence (7) :

Ainsi, des variétés comme IR 20, Tcheka-Chiao, Dourado Precoce présentent des lésions en fuseaux typiques. Sur Moroberekan, Iguape Cateto, IRAT 8, les taches sont de grande taille, surtout chez la dernière où elles sont très longues. IR 442, au contraire, porte des taches courtes, trapues, irrégulières. Chez certaines variétés, le liséré brun peut se prolonger en longueur (Dourado Precoce, SE 302 G, IR 5 ...) ; chez d'autres (IR 442), des taches ont un bord droit ou presque droit, ce qui pourrait suggérer un rôle des nervures ou des faisceaux libéro-ligneux en tant que barrière dans leur extension.

Les facteurs de variabilité de la résistance horizontale

La variabilité de l'expression de la résistance horizontale est-elle fonction de

caractéristiques propres de la plante ? Ou bien est-elle sous la dépendance des conditions du milieu ? Ou encore facteurs intrinsèques et facteurs externes se combinent-ils ?

Les facteurs internes

De nombreuses observations effectuées dans les collections et les essais variétaux faisant soupçonner des niveaux de résistance horizontale variables suivant l'âge de l'organe et l'état physiologique de la plante, il a paru intéressant de réaliser des essais plus précis sur ce point.

Plusieurs phénomènes se superposent pour aboutir à la variation de résistance d'un organe donné au cours de la vie de la plante : d'une part, la résistance « globale » de celle-ci et sa variation au cours du cycle de culture, et, d'autre part, la résistance propre de l'organe considéré et sa variation au cours du temps. Par conséquent, il a fallu procéder à des séries d'essais sur différents organes de différentes variétés à différents stades de développement.

Sur les feuilles, la technique employée était celle des lames gélosées. Les résultats (44) font apparaître que, sur une même plante, les feuilles les plus jeunes sont de beaucoup les plus sensibles, les feuilles les plus basses se montrant presque totalement résistantes ; la résistance d'une feuille qui vient d'apparaître s'accroît au moins de 1 à 3 en un laps de temps très court, environ deux ou trois jours ; chez une même feuille juste dégainée, la partie basale – qui correspond chez les mono-cotylédones à la zone de croissance des tissus – est plus sensible que l'extrémité. D'autre part, la comparaison de plantes d'âge différent montre qu'au cours des premiers stades de sa croissance, la plante acquiert une résistance qui se manifeste par une aptitude à limiter le développement des lésions : la résistance de plantes au stade 6 feuilles est dix fois plus grande que celle de plantes au stade 2 feuilles. Le phénomène d'acquisition de la résistance au cours des premiers stades a donc une très grande amplitude.

L'étude de la résistance d'autres organes (23), ligule, gaine et tige paniculaires, ensemble floral, montre que la sensibilité est également d'autant plus grande que l'organe en question est plus jeune. De même que pour les feuilles, on observe un certain gain de résistance au cours du vieillissement, plus ou moins net et rapide selon l'organe et, naturellement, la variété.

L'ensemble de ces expérimentations permet dès à présent d'avoir une idée assez globale de l'évolution de la résistance du riz en fonction de son stade de développement : les organes ont une faible résistance au tout début de leur apparition, mais ils acquièrent rapidement un meilleur niveau de résistance (la tige paniculaire fait peut-être toutefois exception) ; la plante parvient globalement à une résistance de plus en plus grande au cours de son vieillissement jusqu'au stade tallage, mais, à l'approche de la floraison, les organes produits sont à nouveau très sensibles.

Il ressort de cette variation de résistance des organes au cours de leur développement et de la plante au cours de son cycle que l'on a intérêt, dans toute étude de la résistance horizontale, à replacer l'épidémie par rapport au stade phénologique de la plante, pour pouvoir effectuer des comparaisons valables.

Les facteurs externes

L'expression de la résistance horizontale est variable non seulement en fonction des caractéristiques propres de la plante, comme nous venons de le voir, mais également en fonction des conditions de milieu dans lesquelles elle est placée. L'alimentation hydrique et minérale sont deux éléments dont la variation paraît influencer fortement l'expression de la résistance horizontale. L'IRAT a étudié l'action du déficit hydrique et celle du sol et de la fertilisation.

Influence du régime hydrique. C'est un fait connu que la pyriculariose est plus importante sur les cultures pluviales que sur les cultures irriguées. C'est même cette observation universelle qui a conduit depuis longtemps à réaliser les criblages de variétés pour leur résistance à la pyriculariose en conditions pluviales.

Au Sénégal (15), on a observé sur la variété I Kong Pao que les attaques de pyriculariose sont de plus en plus graves lorsqu'on s'élève de la rivière Casamance où les rizières sont irriguées, en passant par les bas de pentes où les cultures sont plus ou moins bien alimentées en eau selon le niveau de la nappe phréatique, jusqu'au plateau de Séfa où le riz est de culture pluviale stricte.

Des expérimentations (8) ont été faites en Côte d'Ivoire en conditions contrôlées, afin de connaître de façon plus exacte l'impact d'un déficit hydrique sur le niveau de résistance d'une variété et de comparer le comportement de variétés entre elles. L'effet de déficits hydriques sur la gravité de l'épidémie est confirmé. Pour un même déficit hydrique, les variétés ne réagissent toutefois pas de la même façon.

Ainsi, la variété IRAT 13 est plus résistante à la pyriculariose que la variété Palawan, elle-même plus résistante que IR 5. Chez IRAT 13, le stress hydrique ne semble pas avoir perturbé réellement les mécanismes de résistance à la pyriculariose ; IRAT 13 combine-t-elle une résistance à l'infection meilleure que celle des deux autres variétés à son aptitude connue de résistance à la sécheresse, qui entraînerait un « état de souffrance » moindre pour un même stress hydrique ? La variété Palawan possède, elle aussi, un bon niveau de tolérance à la sécheresse et pourtant sa sensibilité à la maladie s'accroît beaucoup lorsqu'elle manque d'eau.

L'action de la sécheresse ne se marque pas seulement sur le taux d'infection ; elle agit aussi en raccourcissant la période de latence de la maladie : une variété qui, dans de bonnes conditions d'alimentation hydrique, ne verrait apparaître ses premiers symptômes que dix jours après l'inoculation, montre déjà des taches au bout de cinq à sept jours si elle est privée d'eau. L'action du déficit hydrique est d'autant plus marquée que ce dernier est plus précoce ; en particulier, une variété souffrant déjà d'un manque d'eau avant de subir une attaque de pyriculariose résiste moins bien à la maladie que si la sécheresse n'apparaît qu'après le début de l'épidémie.

On a constaté, par ailleurs, qu'un grand nombre de lésions sur les feuilles augmente leur transpiration, ce qui contribue à accroître le déficit en eau de la plante (58).

Sur le plan expérimental, ces résultats mettent en lumière la nécessité de tenir largement compte des conditions hydriques dans les essais de mesure de la résistance horizontale à la pyriculariose, en particulier quand ces essais comportent un grand nombre de variétés. Toute étude fine devrait être réalisée dans des conditions précises et standardisées d'alimentation en eau.

L'influence du type de sol et de la fertilisation. Le sol semble avoir également une action sur l'expression de la résistance horizontale et sur son niveau ; cette action résulte certainement d'un ensemble de phénomènes complexes encore mal élucidés, mais deux cas observés par l'IRAT aideront à saisir l'ampleur possible de cette action et à poser quelques questions quant aux mécanismes impliqués.

A Madagascar, dans la cuvette du lac Alaotra, on a depuis bien longtemps constaté (43) que la pyriculariose – qui n'est pas en général un problème grave dans la région bien que la principale variété cultivée, Makalioka 34, ne soit pas résistante – détruisait toute culture de riz faite sur un sol tourbeux récemment défriché. Puis, d'année en année, le phénomène décroît jusqu'à ce que la récolte devienne normale, vers la quatrième année.

Au Cameroun (62) dans la région Ouest, la pyriculariose sévit gravement ou faiblement selon les sites, sans que l'on puisse invoquer des différences d'ordre climatique. En un lieu surtout, la plaine des M'Bo, elle est particulièrement violente. Ayant fait l'hypothèse que la nature du sol devait être, de façon prépondérante, à l'origine de cette variation, les chercheurs ont mis en place le dispositif suivant : trois sites ont été retenus (Galim, Nyombé et la plaine des M'Bo) ; dans chacun, on a testé cinq variétés sur le sol en place et sur les sols apportés des deux autres sites, de façon à éliminer les effets d'environnement autres que celui du sol. Les variétés représentaient une gamme allant d'une forte résistance à une grande sensibilité.

L'influence du sol dans cette expérimentation est effectivement apparue très importante. Elle a pu être quantifiée par des notations de la pyriculariose foliaire à l'aide d'une échelle allant de 1 (résistance totale) à 9 (destruction totale de la plante). Quel que soit le lieu, quelle que soit l'année, le classement des variétés, de la plus résistante à la plus sensible, est resté constant. Mais les notes de la variété la plus résistante, 63-83, varient seulement de 1 à 3 et les pertes de rendement restent toujours négligeables ; à l'opposé, la variété 1756, très sensible, a des pertes faibles (notes 2 à 5) sur les sols de Nyombé et de Galim, mais qui atteignent 100 % (note 9) sur le sol de la plaine des M'Bo. Par conséquent, plus la variété est sensible à la maladie, plus le type du sol est susceptible de l'influencer.

Aussi bien au Cameroun que dans bien d'autres pays d'Afrique de l'Ouest, de même qu'au Brésil, il semblerait que les sols sur lesquels on observe de fortes attaques de pyriculariose soient des sols acides, désaturés, ayant un rapport C / N élevé et dont la matière organique se minéralise lentement. L'analyse des plantes montre que ces sols provoqueraient une dynamique d'absorption des éléments minéraux particulièrement active en début de cycle, qui serait à l'origine d'un déséquilibre nutritif favorable à la maladie. Une trop forte accumulation des éléments majeurs, phosphore, potassium, calcium, magnésium, mais surtout de l'azote, se produirait dans la plante et augmenterait la sensibilité des variétés dans la mesure où elles n'ont pas une résistance horizontale (ou au champ) élevée. Dans le cas de Madagascar, il s'agit de sols qui viennent d'être mis en culture (tourbes récentes à rapport C / N élevé) et qui ont une telle libération d'azote la première année que les plantes ont une croissance anormale et sont ravagées par la pyriculariose ; mais dans ce cas, comme nous l'avons dit, le phénomène disparaît progressivement en quelques années.

Toutes ces constatations sont naturellement à rapprocher de celle, bien connue (49), selon laquelle de fortes fumures azotées induisent une plus grande sensibilité du riz à la pyriculariose. Différentes hypothèses d'interprétation ont été faites, mais aucune ne semble actuellement expliquer de façon certaine un phénomène d'ailleurs fréquent en pathologie végétale.

Par ailleurs, comme l'apport d'éléments minéraux solubles dans le sol désaturé

ne diminue pas l'incidence de la maladie, l'IRAT, se fondant sur l'observation que les « bons » sols, sur lesquels la pyriculariose reste faible, ont une activité intense qui fournit à la plante des éléments minéraux ayant subi les cycles biologiques de minéralisation, suggère d'explorer l'influence de la fertilisation organique dans les mécanismes de résistance, c'est-à-dire d'évaluer le rôle possible des facteurs biologiques (62).

On ne manquera pas de souligner, pour conclure à propos de l'influence du sol sur la résistance variétale à la pyriculariose, que le classement des variétés se maintient d'un sol à l'autre. Même si la gravité de la maladie est beaucoup plus élevée sur certains sols pour les variétés peu ou moyennement sensibles, les variétés très résistantes restent résistantes dans les plus mauvaises conditions de sol. La résistance horizontale peut être efficace même dans des conditions écologiques favorables au parasite.

L'expression de la résistance horizontale apparaît très variable et placée sous la dépendance de nombreux facteurs externes. Lorsqu'on parle de la résistance horizontale d'une variété, il convient de préciser par rapport à quel environnement. Si, pour la riziculture pluviale on peut parler d'un environnement « habituel », il y a tout de même des cas extrêmes, par exemple des conditions de forte sécheresse ou de basses températures nocturnes, qui peuvent perturber la croissance des variétés mal adaptées et amoindrir leur capacité de résistance. On peut alors observer des classements de variétés, pour la résistance horizontale, différents selon les environnements.

Relations entre la pyriculariose foliaire et la pyriculariose paniculaire

Il est apparu progressivement au cours des expérimentations que la résistance horizontale à la pyriculariose foliaire, la plus étudiée jusqu'à une date relativement récente, n'est pas forcément liée à la résistance à la pyriculariose paniculaire (22) (18) (1). Des variétés apparaissent ainsi relativement sensibles à la pyriculariose foliaire et résistantes à la pyriculariose du cou : par exemple, la variété IAC 25 (61). Le cas inverse est davantage représenté : par exemple la variété Daniela (61).

Les variations de la population du pathogène, les variations de l'environnement entre le stade foliaire et le stade paniculaire, sont souvent avancées pour expliquer ces différences de comportement entre les deux stades. Il est certain que toutes ces conditions doivent être rendues homogènes pour permettre de vérifier si le contrôle génétique de la résistance est le même aux deux stades.

A l'heure actuelle, on dispose de nombreuses observations dans les conditions naturelles, mais encore de peu d'observations en milieu contrôlé et des expérimentations complémentaires demeurent nécessaires. Au champ, le test DITER se prête bien à l'étude de cette relation.

Déterminisme génétique de la résistance horizontale

Le déterminisme génétique de la résistance horizontale, certainement plus complexe que celui de la résistance verticale, a été beaucoup moins étudié. On s'est souvent borné à confirmer que cette résistance était gérée par un certain nombre de gènes mineurs, différents de ceux impliqués dans la résistance verticale.

L'IRAT a tenté d'aller plus loin en analysant deux séries de croisements diallèles, l'une de neuf variétés en Côte d'Ivoire (8) (9) (38), l'autre de cinq variétés à Madagascar (48). Ces travaux avaient pour objet de vérifier la nature polygénique de la résistance horizontale et d'en déterminer l'héritabilité.

Les variétés utilisées avaient des niveaux de résistance différents, des origines géographiques variées et appartenaient à divers groupes génétiques. Sur la série observée en Côte d'Ivoire, c'est la résistance globale qui était étudiée, tandis qu'à Madagascar la recherche s'est concentrée sur l'héritabilité de deux caractères : la surface des lésions efficaces et la densité des lésions.

Tout d'abord, dans les deux études, la nature polygénique de la résistance a été confirmée.

L'étude de la résistance globale a mis en évidence l'influence prépondérante de l'additivité sur le fonctionnement génétique de la résistance horizontale, cette caractéristique entraînant une forte héritabilité du caractère (deux estimations séparées indiquent 68,7 et 89,9 %). La dominance est partielle et il a été possible de classer les parents par ordre de dominance décroissante. Certaines variétés transmettent leur résistance de façon très variable (par exemple 63-83), d'autres uniformément (Moroberekan). On a observé également que la distribution des gènes chez les parents est asymétrique. Enfin, il n'y a pas de différences entre les croisements réciproques.

Dans l'étude, faite à Madagascar, de l'héritabilité de deux caractères spécifiques, on a observé une héritabilité forte pour la densité des lésions (64 %) et encore assez forte pour la surface des lésions efficaces (40 %). Pour les deux caractères, les parents peuvent être séparés en deux groupes : un groupe résistant possédant une majorité de gènes dominants et un groupe possédant un mélange de gènes dominants et de gènes récessifs ; pour le caractère « surface des lésions », lorsque les gènes récessifs prédominent, la variété est sensible. Enfin, on a constaté des interactions non alléliques, dues en particulier à des gènes complémentaires.

L'ensemble de ces données conduit à conseiller, dans un programme d'amélioration variétale, le choix des parents les plus résistants ; le risque d'interaction de la résistance verticale peut être écarté par une étude approfondie des parents et un suivi précis de leur descendance (48).

De leur côté, les chercheurs japonais (18) ont étudié l'héritabilité de la résistance au champ (*field resistance*), dont nous avons déjà eu l'occasion de dire qu'elle était, de l'avis même de ces chercheurs, très proche de la résistance horizontale,

au point que, la plupart du temps, les deux termes peuvent être considérés comme synonymes.

Cette résistance est très généralement de nature polygénique : la descendance du croisement de deux variétés possédant des niveaux différents de résistance au champ montre une variation continue de ce caractère. Il arrive cependant que la résistance au champ, principalement des variétés pluviales, soit attribuée à un ou plusieurs gènes « majeurs », ou à des ensembles de gènes variés. Nous donnons ci-dessous quelques exemples des conclusions japonaises :

Les variétés Yamabiko et Norin 22 appartiennent au groupe, de loin le plus important, où l'action de polygènes est démontrée. La résistance de Norin Mochi 26 est le résultat de l'effet additif de plusieurs gènes mineurs, dont deux ou trois ont une fonction assez forte ; celle de Norin Mochi 4 dépend de l'effet additif de plus de trois gènes mineurs ou polygènes. La résistance de Kuroka est gouvernée par plus de trois gènes « majeurs », incluant des gènes complémentaires. Quant à la variété Chugoku 31, elle montre une relation gène-pour-gène avec le parasite. Dans des conditions où les variétés sensibles étaient détruites par la maladie, elle ne produisait que peu de lésions de type sensible, et c'est pourquoi elle a été classée dans la catégorie des variétés résistantes au champ. Il a été démontré qu'elle tenait sa résistance d'un unique gène dominant *Pi-f*. Mais plus tard elle se trouva sévèrement attaquée par certaines souches de *Pyricularia*. Nous ne concluerions pas, comme les auteurs japonais, qu'il s'agit d'une exception, mais que cette variéte avait tout simplement une résistance spécifique qui a subsisté peut-être plus longtemps que chez les autres, parce que, pour une raison quelconque, elle ne s'était pas trouvée en présence de races du parasite capables de l'attaquer.

Quoi qu'il en soit, il est désormais tenu pour acquis que la résistance horizontale des variétés de riz, à laquelle on peut ajouter la résistance au champ, est de nature polygénique. On dispose également maintenant de données concernant l'héritabilité de ce type de résistance.

Méthodes de sélection de la résistance horizontale

Les connaissances sur le déterminisme de la résistance horizontale à la pyriculariose s'étant un peu précisées et des tests efficaces de mesure de cette résistance ayant été mis au point, une méthode de sélection a pu être définie par Notteghem (45). Elle est désormais utilisée dans les centres de sélection de l'IRAT. Les opérations successives de cette méthode ont pour but de vérifier si la résistance observée satisfait bien aux critères de la résistance horizontale : stabilité durant un grand nombre d'années, efficacité vis-à-vis de toutes les souches du parasite, héritabilité non monogénique.

Du choix des géniteurs dépend naturellement tout le succès du programme. Le sélectionneur retient, dans un premier temps, les variétés connues de lui pour être résistantes depuis une longue période. La résistance de ces parents est contrôlée de façon approfondie avant leur adoption pour la création de nouvelles variétés résistantes, de même que sont aussi étudiées les autres variétés que le sélectionneur désire utiliser comme géniteurs pour d'autres caractères et dont certaines peuvent être sensibles à la pyriculariose.

Cette indispensable analyse préalable de la résistance des parents consiste en une triple série de tests. D'une part, au champ, le test DITER permet de comparer la

résistance des variétés testées aux différents niveaux de résistance d'une gamme de variétés connues. D'autre part, le test des parents vis-à-vis des diverses souches de *Pyricularia* est effectué, par inoculation, à l'aide d'une collection d'origine locale [1]. En troisième lieu, l'étude de l'héritabilité de la résistance des parents a pour but de vérifier que cette dernière n'est pas gouvernée par un gène dominant de résistance verticale. A cette fin, pour obtenir des résultats très clairs, chaque parent résistant est croisé avec une variété sensible, puis les plantes F1 et F2 sont inoculées par la méthode des lames gélosées.

Les variétés choisies pour leur résistance sont croisées avec des variétés agronomiquement satisfaisantes, afin d'incorporer aux secondes les systèmes polygéniques responsables de l'expression de la résistance horizontale. Les générations successives sont testées selon un dispositif adapté à chaque étape de la sélection.

Au stade F2, des bandes de variétés infestantes disposées régulièrement dans les champs maintiennent des conditions d'épidémie assez fortes pour permettre, dès cette phase, une sélection effective. Les notations, portant sur le pourcentage de plantes atteintes sur les feuilles ainsi qu'au niveau de la tige paniculaire, donnent une première idée de la capacité de chaque croisement à fournir des lignées résistantes.

Aux stades suivants, c'est-à-dire à partir de la F3, les lignées sont placées perpendiculairement à un mélange de variétés infestantes de cycles différents assurant une dissémination homogène des spores du champignon sur tout le champ de sélection. Des variétés témoins (une résistante, une moyennement résistante, une sensible), disposées à intervalles réguliers entre les lignées, permettent de juger du niveau et de l'uniformité de l'épidémie, ainsi que de choisir un niveau de notes décidant de l'élimination des lignées sensibles.

En fin de sélection, dès que les familles sont suffisamment homogènes (F6 à F8) et alors que leur nombre est ramené à un effectif réduit par le jeu de la sélection, les descendances retenues sont placées en test DITER, pour connaître avec plus de précision le niveau de résistance obtenu.

La dernière intervention consiste en une étude de l'héritabilité de la résistance des nouvelles variétés, par le biais d'un croisement de chacune d'entre elles avec une variété réputée sensible. L'objectif, ici encore, est de confirmer que la résistance observée n'est pas contrôlée par un système monogénique.

Cette méthode de sélection, bien qu'elle exige des tests nombreux et divers, permet d'obtenir un haut niveau de résistance horizontale à la pyriculariose et est tout à fait compatible avec le criblage simultané pour d'autres caractères.

Une autre méthode est préconisée par Buddenhagen (10), mais à notre connaissance elle n'a pas encore subi l'épreuve de l'application. Du fait de sa nature polygénique, la résistance horizontale pourrait être obtenue par l'intermédiaire

(1) L'inoculation par une collection de souches provenant de différents continents serait préférable ; encore faudrait-il que cette collection soit disponible en un lieu donné. Cette préoccupation a été discutée lors de la réunion internationale de Montpellier (1981) (24). A cette époque, l'IRAT disposait déjà d'un échantillon de souches de diverses régions rizicoles du monde mais encore très partiel.

de recombinaisons massives impliquant un maximum de croisements. La sélection, réalisée par des essais multilocaux, éliminerait toute variété immune, supposée verticalement résistante ; le tri des autres variétés serait réalisé selon un dispositif hexagonal répété comportant à chaque fois un témoin central.

Enfin, on se doit de signaler que le CIAT (1), concentrant son intérêt sur la *slow blasting resistance*, définie comme « l'aptitude relative de certaines variétés de riz à ralentir le taux de développement de la maladie même lorsque l'infection sur les plantes indique une sensibilité dans un sens qualitatif », met actuellement au point des méthodes de sélection et d'évaluation de cette résistance, dont on a déjà souligné la parenté avec la résistance horizontale.

Quel que soit le schéma de sélection adopté, une question reste sous-jacente : où trouver les meilleures sources de résistance horizontale ?

Buddenhagen (10) avance que le choix des parents résistants doit se faire en fonction de l'écosystème où la variété améliorée sera cultivée, donc dans des écosystèmes similaires ou dans des zones où la pyriculariose sévit plus fortement, et surtout parmi les riz pluviaux.

En analysant la variabilité génétique de l'espèce *Oryza sativa,* Jacquot (30) fournit des réponses plus détaillées sur le choix des géniteurs.

On a vu plus haut qu'un niveau élevé de résistance stable était fréquent chez les variétés pluviales traditionnelles d'Afrique ou d'Amérique latine. Ce niveau serait, en moyenne, plus faible chez les variétés indica de culture aquatique. On est en droit de se demander si des pressions de sélection naturelles différentes ont joué dans cette évolution et si, pour le riz aquatique, les intenses travaux de sélection dont il a été l'objet n'ont pas eu tendance à privilégier la résistance totale, donc verticale, aux dépens d'une résistance moyenne plus stable. Quoi qu'il en soit, les riz pluviaux, en tant que source de résistance horizontale, doivent être considérés attentivement.

Or, que représentent ces riz pluviaux dans l'espèce *Oryza sativa* ? Généralement classés dans le groupe indica, ils forment en fait un groupe génétiquement plus proche des groupes japonica et javanica, variétés de culture aquatique ou pluviale ; ce groupe est éloigné de celui des indica de culture aquatique.

L'intérêt d'une telle information est qu'elle peut guider dans le choix des géniteurs dans les programmes de croisements : si l'on désire améliorer la résistance à la pyriculariose d'une variété de riz pluvial, la voie la plus simple est de faire appel préférentiellement à une variété résistante parmi les riz pluviaux ; si la variété à améliorer est du groupe japonica ou javanica, on peut aussi utiliser les géniteurs du groupe des riz pluviaux ; par contre, s'il s'agit d'améliorer une variété indica, il convient de considérer davantage les difficultés inhérentes aux croisements entre variétés génétiquement éloignées, et, dans ce cas, il peut être opportun de chercher à cumuler des résistances partielles présentes dans ce type de variétés.

La résistance à la pyriculariose des principales variétés de riz pluvial cultivées en Afrique de l'Ouest et à Madagascar a été étudiée par l'IRAT et l'on est mainte-

nant assez bien renseignés sur les caractéristiques de cette résistance. A titre d'exemple, trois variétés seront décrites, l'une africaine de type traditionnel, les deux autres étant des variétés créées par l'IRAT (8).

Moroberekan, une des variétés les plus cultivées en Côte d'Ivoire, a toujours eu un comportement satisfaisant face à la pyriculariose, aussi bien en conditions naturelles de culture que dans les expérimentations : elle est souvent indemne de symptômes foliaires ou ne présente qu'un petit nombre de taches, et la production de conidies sur les lésions est en général faible ou de courte durée. Si sa résistance à la pyriculariose paniculaire n'est pas tout à fait aussi bonne, elle est cependant suffisante pour éviter des pertes de rendement importantes. Les inoculations artificielles en serre confirment un haut niveau de résistance à l'infection et à l'invasion du parasite. Moroberekan, qui incontestablement a un bon niveau de résistance horizontale, semble posséder également une structure génique de résistance spécifique, mais qui ne paraît pas correspondre à des gènes de résistance verticale connus. Cette particularité mériterait d'être vérifiée et expliquée. Enfin, Moroberekan transmet bien son caractère de résistance à ses descendants.

La variété IRAT 10, qui résulte du croisement de Lung Sheng 1 avec 63-104, tient surtout de la seconde son bon niveau de résistance horizontale à la pyriculariose. Elle se comporte aussi bien en Côte d'Ivoire qu'au Sénégal, au Mali, en Haute-Volta, au Niger, ainsi d'ailleurs qu'au Brésil. Les essais d'inoculation artificielle montrent une très bonne résistance à l'infection, mais une période d'incubation relativement courte pour les spores réussissant l'infection. De même que Moroberekan, IRAT 10 présente des réactions de type différentiel avec certaines souches de *Pyricularia*, sans que soit impliqué un gène connu de résistance verticale, de sorte que, là aussi, un approfondissement serait souhaitable.

La variété IRAT 13, obtenue par mutagenèse à partir de la variété 63-83, a conservé de cette dernière d'excellentes caractéristiques de résistance horizontale, auxquelles s'ajoutent des qualités nouvelles telles que sa taille moyenne et sa résistance à la sécheresse. En Côte d'Ivoire, en conditions naturelles d'épidémie, les lésions foliaires, quand elles apparaissent, sont rares et les affections des cous et des panicules tardives ; de plus, IRAT 13 limite très fortement l'invasion du parasite au niveau du cou. L'inoculation artificielle confirme la résistance à l'invasion du parasite et une période d'incubation très longue ; il est probable qu'IRAT 13 possède une bonne aptitude à freiner la production de conidies. Ces observations ont été corroborées par d'autres auteurs (66) comparant entre elles plusieurs variétés. On n'a pas, jusqu'ici, noté d'interactions spécifiques avec le parasite. Le bon comportement d'IRAT 13 se retrouve dans d'autres pays d'Afrique et d'Amérique latine et dans de nombreux tests internationaux.

Pour une utilisation complémentaire de la résistance verticale ?

Des chercheurs ont imaginé d'allier les deux types de résistance, l'une, la résistance horizontale, apportant la sécurité d'un niveau permanent de résistance aussi élevé que possible, l'autre, la résistance verticale, ajoutant une résistance éphémère mais totale. Une variété possédant ces caractéristiques serait très attractive pour les cultivateurs dès les premières années et ne connaîtrait pas, par la suite, l'échec cuisant des variétés à seule résistance verticale.

Cependant, les difficultés d'une telle entreprise ne manquent pas.

On se souvient que l'évaluation de la résistance horizontale d'une variété ne peut être valablement faite qu'en excluant les effets d'une résistance verticale éventuelle. On peut évidemment, sachant quel(s) gène(s) de résistance verticale une variété possède, procéder à une inoculation avec la race correspondante de *Pyri-*

cularia et observer le degré de résistance qui persiste à se manifester et qui serait alors de nature horizontale. Une méthode indirecte d'évaluation a été essayée par des chercheurs japonais (18), dont l'espoir était d'incorporer la résistance au champ d'une variété à la résistance verticale (gène *Pi-zt*) d'une autre par hybridation. En prélevant dans la F3, puis dans la F4, des plantes qui n'avaient pas hérité du gène *Pi-zt* (celles non totalement indemnes) et en les testant pour leur résistance horizontale, ils extrapolaient le niveau de résistance horizontale acquis par les lignées ayant conservé *Pi-zt*.

L'IRRI (20) propose une approche pragmatique visant à l'accumulation de gènes de résistance, aussi bien « majeurs » (résistance verticale), que « mineurs » (résistance horizontale) et qui demanderait une collaboration internationale d'envergure. Les variétés globalement les plus résistantes sélectionnées dans les divers programmes, supposées être en possession de gènes différents du fait de la diversité des situations, seraient croisées entre elles et testées dans de nombreux sites. La répétition du processus, rejetant à chaque fois le matériel sensible, devrait aboutir à la création de variétés combinant les deux types de résistance.

L'IRAT (3) (9) (43), pour sa part, rejoignant Robinson et des chercheurs japonais (18), aborde la question sous un angle un peu différent. Ce qui lui semble primordial, c'est de créer des variétés possédant le niveau de résistance horizontale le plus élevé possible et d'être réellement assuré de ce niveau, en utilisant les méthodes décrites plus haut. En fin de sélection, et à ce moment seulement, on peut envisager d'intégrer un gène de résistance verticale (par exemple, pour l'Afrique de l'Ouest ou Madagascar, *Pi-ta*^{2} qui semble actuellement y être le plus efficace) par une série de rétrocroisements. Dans ce programme, la variété déjà sélectionnée pour ses caractéristiques agronomiques et sa résistance horizontale sert de parent récurrent et il faut vérifier à chaque rétrocroisement que l'on a conservé le gène de résistance verticale introduit.

Chacune de ces méthodes s'avère en fait longue et complexe.

Autres moyens de lutte contre la pyriculariose

LA LUTTE CHIMIQUE

La lutte chimique est une des voies possibles pour le contrôle de la pyriculariose, mais on ne saurait trop insister sur le fait qu'elle n'est envisageable dans les contextes agro-socio-économiques des pays en développement que comme un des éléments d'une lutte intégrée où la résistance variétale demeure le point clé.

La recherche sur les produits et les méthodes est surtout le fait d'un pays développé, le Japon. Elle intéresse essentiellement des rizières irriguées. Les résultats acquis sont cependant transposables, moyennant certains ajustements, à la riziculture pluviale. On note aussi au Brésil (56) une rapide expansion de l'usage des fongicides pour la lutte contre la pyriculariose, sur riz pluvial principalement : en 1975, plus de 500 000 hectares de riz étaient traités, alors que, cinq ans plus tôt, les surfaces protégées par ce moyen n'excédaient pas 1 000 hectares.

Dans les autres pays producteurs de riz pluvial, la consommation de fongicides pour la lutte contre la pyriculariose est insignifiante.

Pour les traitements en cours de végétation, une large gamme de produits a été testée, en particulier : blasticidine, kasumin, édiphenphos, benlate, thiophanate. Tous, ainsi que divers mélanges, sont couramment employés sur riz pluvial au Brésil (56) ; les trois derniers se sont montrés efficaces au Sénégal dans des essais de l'IRAT (15). Au Nigeria, le tricyclazole contrôle la pyriculariose en deux traitements seulement (17). Les composés cupriques et les composés mercuriques sont exclus en raison de leur toxicité pour la plante ou pour l'homme. La plupart des antibiotiques (blasticidine-S est une exception), toxiques pour la faune, sont également écartés (49).

La vulgarisation des traitements fongicides en Afrique de l'Ouest, et d'une façon générale dans les pays peu avancés du point de vue agricole, se heurte à plusieurs difficultés, en particulier d'ordre financier.

Le traitement des semences serait-il une solution ? Des essais avec de nombreux produits s'étaient jusqu'à présent révélés décevants, leur action ne persistant pas au-delà de la levée. Récemment, un nouveau fongicide systémique encore sous numéro de code, le CGA 49104, a été testé par différents centres de recherche, dont l'IRRI et l'IRAT (27) (25) : il protège totalement la plante jusqu'à sept semaines, progrès intéressant qui justifie la poursuite des études.

Quel que soit le mode de traitement et le produit employé, l'apparition de souches résistantes aux fongicides est une éventualité évoquée par plusieurs auteurs et même observée en Afrique (43), ce qui n'a rien pour surprendre, ce phénomène se produisant sur d'autres cultures dès que l'emploi des produits chimiques se généralise.

LES PRATIQUES CULTURALES

Les pratiques culturales susceptibles d'améliorer la lutte contre la pyriculariose ont beaucoup de chances d'être déjà appliquées par les agriculteurs, qui les auront adoptées empiriquement, là où la culture du riz pluvial est une tradition.

Les recommandations que l'on peut faire pour les zones nouvellement ouvertes à cette culture portent sur les dates et densités de semis, la fertilisation et quelques pratiques sanitaires. S'il n'y a pas d'effets spectaculaires à attendre de leur mise en application, il faut reconnaître que les techniques proposées n'exigent ni dépenses importantes ni haute technicité. Comme ces techniques doivent être adaptées à chaque situation, on ne donnera ici que quelques indications d'ordre très général.

La date de semis doit être choisie de façon à permettre à la plante d'éviter au maximum l'épidémie. Un cas fréquent est celui représenté par des variétés comme Dourado Precoce en Côte d'Ivoire : si l'époque de maturation coïncide avec la fin de la saison des pluies, le taux d' attaque de la pyriculariose paniculaire est très faible ; si elle se produit avant, ce taux peut être très élevé. La date de semis sera donc définie de manière à faire correspondre la maturation avec la fin probable de la saison des pluies.

Une densité de semis trop élevée, qui modifie le microclimat de la culture et favorise une dissémination plus rapide du champignon, est à éviter.

Au Brésil, dans l'Etat de Goiàs (55), on recommande, pour les variétés de cycle moyen, d'espacer les lignes de 50 cm dans les zones où la sécheresse risque de se prolonger et de 40 cm dans celles bénéficiant d'une plus grande régularité des pluies. La densité conseillée est de 50 à 60 graines par mètre linéaire. Les variétés précoces supportent une densité plus élevée : de 60 à 70. On remarquera que les espacements larges, très fréquents au Brésil, sont préconisés d'abord comme moyen de lutte contre la sécheresse, mais qu'ils jouent aussi un rôle dans la limitation de la pyriculariose.

On rappellera seulement ici l'influence néfaste d'une trop forte fertilisation azotée, qui favorise la pyriculariose (49). Des doses d'azote, de phosphore et de potassium soigneusement calculées, ainsi qu'un apport éventuel de silice et d'autres oligo-éléments, peuvent réduire la gravité de la maladie (14).

Références citées

1 – AHN, S.W. 1981. Slow blasting resistance. *In* : Blast and upland rice, Report and recommendations of a travelling workshop CIAT, EMBRAPA, IRRI, held at Goiania, Goias and Campinas, Sao Paulo, Brazil, March 8-14, 1981. IRRI, Manila, Philippines, p. 23-25.

2 – AHN, S.W. 1981. The slow blasting resistance. *In* : Proceedings of the Symposium on rice resistance to blast, Montpellier, France, 18-21 March, 1981. Montpellier, IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 331-360.

3 – BIDAUX, J.-M. 1972. Définition d'une stratégie de la résistance à *Pyricularia oryzae* chez le riz pour la Côte d'Ivoire. Réflexions et premiers résultats expérimentaux. Rapport de DEA, spécialité amélioration des plantes, Faculté des Sciences d'Orsay, France, 51 p.

4 – BIDAUX, J.-M., NOTTEGHEM J.-L. 1973. Nature et stabilité des facteurs de virulence de *Pyricularia oryzae* en Côte d'Ivoire et à Madagascar. L'Agron. trop., 28 (12), p. 1136-1144.

5 – BIDAUX, J.-M. 1974. Acquisition et gestion de la résistance des plantes aux maladies. Compilation bibliographique succincte, axée sur les relations hôte-parasite. L'Agron. trop., 29 (9), p. 952-965.

6 – BIDAUX, J.-M. 1974. Phytopathologie. Rapport annuel 1973. Bouaké, IRAT Côte d'Ivoire, 22 p.

7 – BIDAUX, J.-M. 1976. Phytopathologie du riz. Rapport annuel 1974 et 1975. Bouaké, Côte d'Ivoire, IRAT-IDESSA, 35 p.

8 – BIDAUX, J.-M. 1977. Phytopathologie du riz. Rapport annuel 1976. Bouaké, Côte d'Ivoire, IRAT-IDESSA, 63 p.

9 – BIDAUX, J.-M. 1977. Screening for horizontal resistance to rice blast (*Pyricularia oryzae*) in Africa. *In* : Rice in Africa, Proceedings of a conference held at the International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan, Nigeria, 7-11 March 1977, edited by I.W. BUDDENHAGEN and G.J. PERSLEY, London, New-York, San Francisco, Academic Press, 1978, p. 159-174.

10 – BUDDENHAGEN, I.W. 1981. Practical breeding for yield stability and durable resistance to rice blast. *In* : Proceedings of the Symposium on rice resistance to blast, Montpellier, France, 18-21 March 1981. Montpellier, IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 283-303.

11 – Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), EMBRAPA - Centro Nacional de Pesquisa de Arroz y Feijao (CNPAF), International Rice Research Institute (IRRI) 1981. Blast and upland rice. Report and recommendations of a travelling workshop held at Goiania, Goias and Campinas, Sao Paulo, Brazil, March 8-14, 1981. Manila, IRRI, 51 p.

12 – CHEVAUGEON, J., BAH, C.P., MAKOUNZI, J.A. 1978. Mesure rapide de la force des gènes de résistance. Application à la pyriculariose du riz. Annales de Phytopathologie, 1978, 10 (3), p. 277-286.

13 – CHEVAUGEON, J., MAKOUNZI, J.A. 1981. Variabilité de *Pyricularia oryzae* Briosi et Cav. en Afrique de l'Ouest. *In* : Comptes rendus du Symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose, Montpellier, France, 18-21 mars 1981. Montpellier, IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 154-165.

14 – CRILL, P., IKEHASHI, H., BEACHELL, H.M. 1980. Rice blast control strategies. A paper presented at the Special international symposium 21-25 April, 1980. « Rice research strategies for the future », IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines, 37 p.

15 – DELASSUS, M. 1973. Lutte chimique contre la pyriculariose du riz pluvial en Casamance (Sénégal). *In* : Séminaire ADRAO sur la protection des plantes en riziculture, Monrovia, Libéria, mai 1973. Monrovia, ADRAO, 1977, p. 220-225.

16 – DELASSUS, M. 1977. Revue bibliographique de travaux réalisés sur les maladies du riz, hormis la pyriculariose, dans quelques pays d'Afrique francophones de l'Ouest africain. *In* : Séminaire ADRAO sur la protection des plantes en riziculture, Monrovia, Libéria, mai 1973. Monrovia, ADRAO, 1977, p. 270-280.

17 – ENYINNIA, T. 1981. Control of rice blast with tricyclazole in Nigeria. *In* : Colloque international sur la protection des cultures tropicales, Lyon, France, 8-10 juillet 1981. Résumé des communications, p. 49.

18 – EZUKA, A. 1979. Breeding for and genetics of blast resistance in Japan. *In* : Proceedings of the Rice blast workshop, IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines, p. 27-48.

19 – FLOR, H.H. 1956. The complementary genic systems in flax and flax rust. Advances in Genetics, 8, p. 29-54.

20 – IKEHASHI, I., KHUSH, G.S. 1979. Breeding for blast resistance at IRRI. *In* : Proceedings of the Rice blast workshop, IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines, p. 69-80.

21 – INSTITUT DE RECHERCHES AGRONOMIQUES TROPICALES. Côte d'Ivoire. 1972. Phytopathologie. Rapport annuel 1972, 7 p.

22 – INSTITUT DE RECHERCHES AGRONOMIQUES TROPICALES. 1976. Rapport du Groupe de Travail « *Pyricularia* », Bouaké, Côte d'Ivoire, 31 mai-5 juin 1976. Dschang, Cameroun, 6-10 juin 1976, 14 p.

23 – INSTITUT DE RECHERCHES AGRONOMIQUES TROPICALES. 1980. Bilan des travaux de recherche sur le riz pluvial 1960 à 1980 : Lutte contre la pyriculariose. Montpellier, IRAT, 52 p.

24 – INSTITUT DE RECHERCHES AGRONOMIQUES TROPICALES, GROUPEMENT D'ÉTUDES ET DE RECHERCHES POUR LE DÉVELOPPEMENT DE L'AGRONOMIE TROPICALE, Service de Pathologie Végétale. 1981. Comptes rendus du Symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose, Montpellier, France, 18-21 mars 1981, 438 p. / Proceedings of the Symposium on rice resistance to blast, Montpellier, France, 18-21 March, 1981, 444 p. (Ministère des Relations Extérieures chargé de la Coopération et du Développement, IRAT, GERDAT).

25 – INSTITUT DE RECHERCHES AGRONOMIQUES TROPICALES. 1981. Résistance à la pyriculariose. *In* : Rapport annuel 1980. Paris, IRAT, p. 20-22.

26 – INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. 1979. Standard evaluation system for rice. Draft of second edition. Los Banos, Laguna, Philippines, IRRI, 35 p.

27 – INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. 1979. Collaborative blast research project. Program for discussion at the International Rice Research Conference, 18 April 1979, 21 p.

28 – INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. 1979. Rice blast workshop. Los Banos, Laguna, Philippines, 222 p.

29 – INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. 1982. Evolution of the gene rotation concept for rice blast control. Los Banos, Laguna, Philippines, 136 p.

30 – JACQUOT, M. 1981. Pyriculariose et sélection du riz. *In* : Comptes rendus du Symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose, Montpellier, France, 18-21 mars 1981. Montpellier, IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 13-15.

31 – JENNINGS, P.R. 1979. Concluding remarks. *In* : Proceedings of the Rice blast workshop, IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines, p. 217-222.

32 – KIYOSAWA, S. 1972. Genetics of blast resistance. *In* : Rice breeding, IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines, p. 203-225 .

33 – KIYOSAWA, S., CHO, C.I. 1973. Varietal differences of inhibitory effect of rice plant on the sporulation of blast fungus. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 39, p. 305-311..

34 – KIYOSAWA, S. 1976. Methods for tests and gene analyses of blast resistance of rice varieties. Oryza, 13 (1), p. 1-32.

35 – KIYOSAWA, S. 1978. Identification of blast resistance genes in some rice varieties. Japa-

nese Journal of Breeding, 28 (4), p. 287-296.

36 – KIYOSAWA, S. 1982. Genetics and epidemiological modeling of breakdown of plant disease resistance. Annuel Review of Phytopathology, 20, p. 93-117.

37 – KOZAKA, T. 1979. The nature of the blast fungus and varietal resistance in Japan. *In* : Proceedings of the Rice blast workshop, IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines, p. 3-25.

38 – LOUVEL, D. 1981. Héritabilité de la résistance au champ de variétés de riz pluvial vis-à-vis de *Pyricularia oryzae* en Côte d'Ivoire. *In* : Comptes rendus du Symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose, Montpellier, France, 18-21 mars 1981. Montpellier IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 319-329.

39 – MAZOUNZI, J.-A., CHEVAUGEON, J. 1981. Variabilité de l'agressivité chez *Pyricularia oryzae* Briosi et Cav. : effets de la mutation et de la recombinaison mitotique. *In* : Comptes rendus du Symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose, Montpellier, France, 18-21 mars 1981. Montpellier, IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 192-204.

40 – MESSIAEN, C.M. 1978. « Plant pathosystems » par R.A. ROBINSON. Essai de résumé et de lecture critique. L'Agron. trop., 33 (3), p. 263-274.

41 – NOTTEGHEM, J.-L. 1977. Etude de la résistance d'*Oryza sativa* à *Pyricularia oryzae* par application au parasite des techniques de mutagenèse. *In* : Induced mutations against plant diseases, Proceedings of a symposium, Vienna, Austria, 31 January - 4 February 1977, organized by the IAEA and FAO in co-operation with SIDA. Vienna, IAEA, p. 121-130.

42 – NOTTEGHEM, J.-L. 1977. Mesure au champ de la résistance horizontale du riz à *Pyricularia oryzae* . L'Agron. trop., 32 (4), p. 400-407.

43 – NOTTEGHEM, J.-L. 1979. Application en Afrique des méthodes de lutte contre la Pyriculariose. Communication présentée au Séminaire ADRAO « Les méthodes intégrées de lutte contre les insectes parasites et les maladies du riz en Afrique de l'Ouest », Bobo-Dioulasso, Haute-Volta, 17-22 septembre 1979, 12 p.

44 – NOTTEGHEM, J.-L. 1979. Etude de quelques facteurs de la résistance horizontale du riz à la pyriculariose. L'Agron. trop., 34 (2), p. 180-195.

45 – NOTTEGHEM, J.-L. 1979. Techniques utilisées pour la sélection de variétés de riz possédant la résistance horizontale à la pyriculariose. Communication présentée à la Société de Phytopathologie, Paris, 7 décembre 1979, 36 p.

46 – NOTTEGHEM J.-L. 1981. Why and how to breed for upland rice varieties with horizontal resistance to blast. *In* : Blast and upland rice, Report and recommendations of a travelling workshop CIAT, EMBRAPA, IRRI, held at Goiania, Goias and Campinas, Sao Paulo, Brazil, March 8-14, 1981. IRRI, Manila, Philippines, p. 21-23.

47 – NOTTEGHEM, J.-L. 1981. Analyse des résultats d'inoculation de 67 variétés de riz par 15 souches de *Pyricularia oryzae*. *In* : Comptes rendus du Symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose, Montpellier, France, 18-21 mars 1981. Montpellier, IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 74-96.

48 – NOTTEGHEM J.-L., CHATEL, M., DECHANET, R. 1981. Analyse diallèle de deux caractéristiques de la résistance du riz à *Pyricularia oryzae*. *In* : Comptes rendus du Symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose, Montpellier, France, 18-21 mars 1981. Montpellier, IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 301-318.

49 – OU, S.H. 1972. Rice diseases. Kew, England, Commonwealth Mycological Institute, 368 p.

50 – OU, S.H. 1973. A handbook of rice diseases in the tropics, Los Banos, Philippines, International Rice Research Institute, 75 p.

51 – OU, S.H. 1979. Breeding rice for resistance to blast. A critical review. *In* : Proceedings of the Rice blast workshop, IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines, p. 81-137.

52 – OU, S.H. 1981. Pathogenic variability in *Pyricularia oryzae* Cav. *In* : Proceedings of the Symposium on rice resistance to blast, Montpellier, France, 18-21 March, 1981. Montpellier, IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 175-182.

53 – PARLEVLIET, J.E. ZADOKS, J.C. 1977. The integrated concept of disease resistance : a new view including horizontal and vertical resistance in plants. Euphytica, 26, p. 5-21.

54 – PARLEVLIET, J.E. 1977. Plant pathosystems : an attempt to elucidate horizontal resistance. Euphytica, 26, p. 553-556.

55 – PRABHU, A.S. 1980. Sistema de produção de arroz de sequeiro visando o controle de brusone. EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa – Arroz, Feijao, Goiania, Goias, 15 p.

56 – PRABHU, A.S. 1980. Importance of blast and other related problems in upland rice. Paper presented for discussion purpose at the Third session on blast control strategies. Travelling workshop – Blast and upland rice, Goiania, Goias, Brazil, 8-14 March, 1980, 16 p.

57 – PRABHU, A.S. 1981. Importance of blast and other related problems in upland rice. *In* : Blast and upland rice. Report and recommendations of a travelling workshop CIAT, EMBRAPA, IRRI, held at Goiania, Goias and Campinas, Sao Paulo, Brazil, March 8-14, 1981. IRRI, Manila, Philippines, p. 20-21.

58 – REYNIERS, F.-N. 1981. Factors influencing disease and yield. *In* : Blast and upland rice, Report and recommendations of a travelling workshop CIAT, EMBRAPA, IRRI, held at Goiania, Goias and Campinas, Sao Paulo, Brazil, March 8-14, 1981. IRRI, Manila, Philippines, p.30.

59 – ROBINSON, R.A. 1976. Plant pathosystems. Berlin, Heidelberg, New-York, Springer Verlag, 184 p.

60 – ROSERO, M.J. 1979. Breeding for blast resistance at CIAT. *In* : Proceedings of the Rice blast workshop, IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines, p. 63-67.

61 – SEGUY, L. 1976. Tests IBN et tests au champ. *In* : La riziculture dans l'Ouest-Cameroun en 1975. [Yaoundé, IRAT-Cameroun, 1975]. p. 74.

62 – SEGUY, L., NOTTEGHEM, J.-L., BOUZINAC, S. 1981. Etude des interactions sol-variétés de riz – pyriculariose dans l'Ouest du Cameroun. *In* : Comptes rendus du Symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose, Montpellier, France, 18-21 mars 1981. Montpellier, IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 138-152.

63 – VAN DER GRAAFF, N. 1981. Résolution finale. *In* : Comptes rendus du Symposium sur la résistance du riz à la pyriculariose, Montpellier, France, 18-21 mars 1981. Montpellier, IRAT-GERDAT, Service de Pathologie Végétale, (1982), p. 433.

64 – VAN DER PLANK, J.E. 1968. Disease resistance in plants. New-York, London, Academic Press, 206 p.

65 – VAN DER PLANK, J.E. 1974. Résistance des plantes aux maladies. Paris, Conseil International de la Langue Française, 223 p. (traduit de l'anglais par H. BARAT).

66 – VILLAREAL, R.L., NELSON, R.R., MACKENZIE, D.R., COFFMAN, W.R. 1981. Some components of slow blasting resistance in rice. Phytopathology, 71 (6), p. 608-611.

INSTITUT DE RECHERCHES AGRONOMIQUES TROPICALES
45 bis, Avenue de la Belle Gabrielle - 94130 Nogent-sur-Marne - France