

Résistance variétale

Hubert de Franqueville

La sélection de matériel végétal résistant aux diverses maladies auxquelles sont confrontées les cultures pérennes tropicales repose sur l'observation préalable du comportement de ce matériel végétal en conditions de contamination naturelle. Les différences de sensibilité entre les variétés ou les cultivars soumis à la pression d'un même pathogène permettent d'établir le bien-fondé de cette stratégie de lutte tout en conservant les qualités agronomiques de la culture considérée.

Suivant les cas étudiés dans ce chapitre, il pourra s'agir soit du système de résistance spécifique, de nature qualitative — où les réactions de la plante suivent la règle du tout ou rien —, soit du système de résistance générale, ou partielle, dans lequel on est en présence de degrés de sensibilité quantitativement mesurables. La sélection variétale est, à terme, la parade la plus satisfaisante dans de nombreux cas. Son objectif est d'obtenir progressivement des degrés de résistance de plus en plus élevés afin que la réussite de la culture soit moins tributaire des autres méthodes de lutte, si toutefois elles existent.

Dans la plupart des travaux qui sont présentés dans ce chapitre, le choix du matériel végétal résistant est réalisé grâce à la reproduction des symptômes de la maladie, à un stade précoce du développement végétatif, sur la plantule ou sur les organes vulnérables dans la nature. L'induction artificielle des symptômes est obtenue, suivant les cas, par inoculation directe de l'agent pathogène ou par exposition de l'hôte à des insectes vecteurs (*swollen shoot* du cacaoyer, dépérissement foliaire du cocotier, *blast* du palmier à huile, par

exemple). L'inoculation du pathogène peut aussi être réalisée sur des organes facilement accessibles tels que la feuille qui n'est pas nécessairement l'organe cible. La réaction obtenue doit ensuite être corrélée avec celle des organes affectés dans les conditions naturelles (pourriture brune des cabosses du cacaoyer).

La recherche de porte-greffes résistants constitue en outre une voie intéressante, voire la seule, pour les cultures qui s'y prêtent, et bien évidemment, en fonction de l'origine de la maladie. Des résultats concrets ont ainsi été obtenus avec le caféier et les agrumes et pourraient l'être avec certains pourridés de l'hévéa.

Le cacaoyer

Le *swollen shoot*

Le virus du *swollen shoot* (voir le chapitre Insectes vecteurs) peut être inoculé aux fèves de cacaoyer grâce à la vexion des cochenilles (LEGG et LOCKWOOD, 1977). Cette méthode, utilisée en test précoce de résistance au virus, a d'abord donné des résultats très variables. L'amélioration des connaissances sur les relations entre l'hôte et le parasite a permis de mettre en évidence l'importance du nombre de cochenilles et de l'espèce, d'une part, et celle de l'isolat du virus, d'autre part, sur l'efficacité de la transmission de celui-ci. Ainsi, au Togo, une étude de contamination par l'isolat Agou avec les larves de *Planococcus citri* a montré que l'infection d'un matériel sensible (IFC5 x IFC5) atteint 28 % avec 3 cochenilles par fève, 77 % avec 6 cochenilles et 82 % avec 12 cochenilles. Dans le cas d'un matériel résistant (T60/887 x IMC67), les degrés d'infection varient de 4 % avec 3 cochenilles par fève, à 10 % avec 6 cochenilles et à 21 % avec 12 cochenilles (DUFOR *et al.*, 1993).

Des essais ont ainsi été réalisés, au Togo, avec des cochenilles de l'espèce *Planococcus citri*, à raison de 6 larves par fève sur 13 hybrides vulgarisés dans ce pays (PAULIN *et al.*, 1993). Ces hybrides ont été étudiés et comparés au témoin sensible (IFC5 x IFC5) et au témoin plus résistant (IMC67 x T60/887). Ils montrent un taux d'infection variable, allant de 3 à 65 %, avec une moyenne de 33 %. Tous les hybrides vulgarisés présentent une sensibilité plus faible que le témoin sensible (74 %) et 2 hybrides ont une sensibilité plus faible que le témoin résistant (12 %). Dans l'ensemble, les hybrides les moins sensibles proviennent de croisements entre Hauts-Amazoniens. Par ailleurs, un *test-cross* faisant intervenir un géniteur sensible (IFC5) et un géniteur résistant (T60/887) montre une transmission de la sensibilité de type dominant. Plusieurs parcelles situées en zone infectée par le virus et dans lesquelles des symptômes avaient

été décelés ont été replantées avec des hybrides dont le bon niveau de résistance a été mis en évidence par la méthode d'inoculation sur les fèves. Les observations réalisées au champ confirment le haut degré de résistance de ces sélections (PAULIN *et al.*, 1993).

Le balai de sorcière

La sélection de clones de cacaoyers résistants à la maladie du balai de sorcière, provoquée par *Crinipellis pernicioso*, est la seule voie de lutte efficace contre cette affection.

Des travaux sont en cours à Trinité-et-Tobago, menés conjointement par le Cru (Cocoa Research Unit, University of West Indies) et le Cirad afin d'évaluer la résistance au balai de sorcière de près de 2 500 clones de cacaoyer présents dans la collection internationale ICG-T (International Collection Germplasm of Trinidad). Cette évaluation ne peut être faite toutefois que pour la population B du pathogène, la seule présente dans l'île de la Trinité. Les clones ainsi sélectionnés devront être testés également pour leur résistance envers la population A, la plus agressive ; ce second criblage serait à développer dans un pays d'Amérique du Sud où sévit la maladie ou au Cirad, en France.

Des observations au champ réalisées sur les 2 500 clones ont permis d'effectuer un premier tri de matériel végétal ne présentant pas d'infection au champ. Afin de confirmer ce niveau de résistance, des tests précoces d'évaluation ont été mis au point par le laboratoire de phytopathologie du Cru. Un test réalisé sur feuille a permis d'évaluer plus de 150 clones et d'en sélectionner un certain nombre présentant une forte résistance végétative au balai de sorcière tels que TSH 919 ; Sca 6 ; P18 A ; IMC 6 ; IMC 57 et IMC 67.

Par ailleurs, la sélection de clones Gu, provenant d'une prospection effectuée en Guyane française par le Cirad, confirme l'intérêt de ce matériel sauvage.

Dans le cadre d'un programme de présélection, les clones retenus ont pu être croisés entre eux, afin de cumuler des gènes de résistance. Les descendants sont en cours d'évaluation par le test sur feuille.

Ce test est utilisé aussi afin d'évaluer la résistance végétative de plantules issues de deux croisements : IMC 57 (R) x Catongo (S) et Sca 6 (R) x Catongo (S). Ces descendances sont également cartographiées biochimiquement (par Rflp et par Aflp), par le Cirad, au Cru. L'objectif de cette étude est d'accroître les connaissances sur les bases génétiques de la résistance au balai de sorcière grâce à la recherche de Qtl.

Un test précoce sur les fèves a, en outre, permis de sélectionner des descendants présentant une bonne résistance : 92 dans le cadre de croisements entre clones Thy et Ics, 125, dans le cadre d'autocroisements de clones Ics.

La pourriture brune des cabosses

Des observations réalisées dans des cacaoyères naturellement contaminées ont permis de classer dans un premier temps les clones et les familles hybrides en fonction de leur comportement envers la pourriture brune des cabosses. Les sélectionneurs de la filière du cacao du Cirad se sont donc dirigés, dès le début des années 60, vers l'expérimentation directe sur les fruits afin de mieux appréhender les composantes de la résistance et les mécanismes d'héritabilité qui les gouvernent, sachant que la pourriture brune est un ensemble de maladies distinctes étant donné les espèces de *Phytophthora* impliquées et la nature des réactions que celles-ci provoquent sur le cacaoyer.

C'est en Côte d'Ivoire que BESSE (1964, 1969) a réalisé le premier programme d'amélioration de la tolérance en tenant compte des variations des pourcentages de pourriture observées au champ entre les clones et entre les familles hybrides, en collection ou dans des essais comparatifs. Quatre années d'observations, au cours desquelles des récoltes ont été effectuées tous les 10 à 15 jours, ont mis en évidence la sensibilité de l'Amelonado (30 %), une sensibilité moindre, grâce aux Hauts-Amazoniens (Ha) dans les croisements Amelonado x Ha (20 à 25 %) et une résistance plus marquée chez les hybrides Trinitario x Ha (inférieure à 20 % et chez T38 x Ha 605 (entre 4 et 9 %). Toutefois, le caractère hétérogène de la répartition de l'infection lié à des variations climatiques et environnementales et à des facteurs tels que la densité de plantation et la distribution de la production dans le temps et dans l'espace a conduit, à la fin des années 60, à la mise en place d'un important programme d'évaluation contrôlée de la résistance, par diverses méthodes de tests, en Côte d'Ivoire, sur un pathosystème avec *P. palmivora*, puis au Cameroun, dans un autre pathosystème, avec *P. megakarya* (TARJOT, 1964 ; MARTICOU et MULLER, 1964 ; LOTODÉ et MULLER, 1974).

TESTS SUR LES CABOSSES

Les inoculations artificielles de *Phytophthora* spp. ont été réalisées tout d'abord en Côte d'Ivoire, en laboratoire, sur des cabosses détachées, avec ou sans blessures, puis dans les plantations sur des cabosses attachées (TARJOT, 1965, 1967, 1969). La méthode sur les cabosses attachées a été reprise au Cameroun et rigoureusement standardisée. Une centaine de clones provenant de sélections locales et une vingtaine d'introductions ont été ainsi classées selon deux critères de sensibilité : la résistance à la pénétration des épidermes, que traduit le pourcentage d'infections réussies, d'une part, et la vitesse de progression du parasite à l'intérieur des tissus du cortex, d'autre part (BLAHA et LOTODÉ, 1976).

La comparaison de 28 clones testés dans deux écologies différentes du Cameroun a montré que, dans des conditions favorables à la maladie, le pourcentage d'infections réussies ne suffit pas à évaluer la résistance variétale. La vitesse de colonisation des cortex présente, en revanche, des variations sem-

blables entre les clones sur les deux sites ($r = 0,65$) et confirme la stabilité de la résistance intrinsèque clonale pour des sites géographiques distincts (NYASSE *et al.*, 1996).

TESTS SUR D'AUTRES ORGANES

En raison du délai de 4 à 5 ans avant l'entrée en production, le test sur les cabosses réduit considérablement la vitesse de sélection du matériel végétal. La nécessité d'un test précoce et non destructif a conduit à mettre en place des essais sur les feuilles. L'abondance et le renouvellement de celles-ci et surtout la similitude anatomique de leur face inférieure avec la surface épidermique des cabosses ont conforté le choix de cet organe (BLAHA et PARIS, 1987). L'utilisation d'une notation simple de la sévérité des nécroses (de 0 à 5) deux fois de suite (au 5^e et au 7^e jour après l'inoculation) confère aussi plus de rapidité à ce test sur feuille, standardisé à des disques de 15 millimètres de diamètre ; seul l'âge des feuilles a un effet extrêmement important sur l'expression de la sensibilité et doit être pris en considération pour obtenir une reproductibilité satisfaisante (NYASSE *et al.*, 1995). De plus, ce test sur feuille permet de conduire des expériences en dehors des zones de production.

CORRÉLATION ENTRE LES TESTS DE RÉSISTANCE ET LA RÉSISTANCE AU CHAMP

Le test sur feuilles reproduit les classements de réactions extrêmes, c'est-à-dire de très grande sensibilité ou de plus grande résistance, obtenus par inoculations artificielles sur les cabosses au Cameroun et en Amérique latine (tableau 1). Le test rend compte également d'un effet significatif du plant en accord avec la forte variabilité intrafamille sur le cacaoyer (NYASSE *et al.*, 1995 ; NYASSE, 1997).

Le test sur les cabosses attachées fait ressortir un effet du plant sur le clone et met plus en évidence l'influence des facteurs environnementaux sur les cabosses d'un même géotype. Ce phénomène pourrait être à l'origine des discordances entre le test d'inoculation sur le fruit et les pertes au champ (NYASSE *et al.*, 1996). L'effet du géotype prédomine toutefois sur l'effet du plant lorsque les conditions de culture ou d'expérimentation sont suffisamment uniformes, la sélection individuelle pour la résistance par inoculation de cabosses ou de feuilles reste donc réalisable.

HÉRITABILITÉ DE LA RÉSISTANCE INTRINSÈQUE ET DE LA RÉSISTANCE AU CHAMP

L'étude de la transmission de la résistance intrinsèque a été entreprise au Cameroun grâce au test sur les cabosses attachées, sur 56 familles hybrides issues de clones de comportement connu. En cumulant pendant cinq ans les données arbre par arbre, on a constaté, d'une part, une forte disjonction intrafamille sur le fruit et, d'autre part, une proportion statistiquement plus élevée

d'individus moins sensibles pour les croisements R x R que pour les croisements S x S.

Différents plans de croisement ont été installés dans diverses zones atteintes par la maladie afin de préciser, dans les conditions naturelles d'infection, les effets génétiques sur les deux caractères cibles de la sélection : production et résistance à la pourriture brune (Cilas *et al.*, 1996). Il s'agit d'un diallèle 6 x 6 au Cameroun, d'un plan factoriel entre 16 parents femelles Hauts-Amazoniens (Ha) et 4 mâles Bas-Amazoniens (Ba) en Côte d'Ivoire, et d'un diallèle triangulaire entre 12 géniteurs, au Togo. L'analyse a montré l'effet important des Agc (aptitude générale à la combinaison) par rapport aux Asc (aptitude spécifique à la combinaison), à l'Erg (effet réciproque général) et à l'Esr (effet spécifique de réciprocité). Cette analyse a montré également que la transmission des caractères se fait essentiellement de façon additive en raison de l'effet des géniteurs femelles, principaux facteurs de variation dans le plan factoriel de Côte d'Ivoire.

VERS UNE STRATÉGIE D'EXPLOITATION DES EFFETS DE L'INTERACTION ENTRE LES GÉNOTYPES ET L'ENVIRONNEMENT

La résistance de certains clones est constante, que ce soit en fonction du temps dans un même pays, mais aussi quelle que soit la localité

Tableau 1. Classement de 13 clones de cacaoyer de provenance diverse après inoculation des rondelles de feuilles par deux espèces *Phytophthora megakarya* et *Phytophthora palmivora* (les degrés de sensibilité des clones références pour l'une et l'autre espèce étant connus pour les fruits).

Clone	Notation des symptômes*				
	<i>P. palmivora</i>		<i>P. megakarya</i>		
IMC47		0,35	a	0,17	a
SNK413	(R)	0,90	ab	0,28	a
T85/799		1,10	abc	1,10	b
CC231	(MR)	1,13	abc	1,52	b
GU333		1,27	bcd	0,85	b
SNK10	(S)	1,35	bcd	1,08	b
SPEC138/8		1,48	bcd	0,90	b
R13	(MR)	1,55	bcd	1,52	b
EBC/10/401		1,63	bcd	1,02	b
UF667	(S)	1,85	bcd	2,40	c
LCTEEN37		1,90	cd	2,20	c
VEN4/4		2,17	d	2,20	c
OC77	(MS)	3,25	d	2,50	c

* l'échelle de notation des symptômes va de zéro (pas de symptôme) à cinq (nécrose vraie). Les notes moyennes à l'intérieur d'une espèce de *Phytophthora* suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman et Keuls au seuil 5 %.

La réaction des fruits aux inoculations artificielles est entre parenthèses (R et MR = plus ou moins résistants, S et MS = plus ou moins sensibles).

géographique : africaine (Côte d'Ivoire, Togo, Cameroun), américaine (Trinité-et-Tobago, Brésil, Costa Rica), insulaire australe (Papouasie-Nouvelle-Guinée). Le déterminisme polygénique des formes de résistance de type horizontal ou partiel chez le cacaoyer doit garantir cette stabilité ou cette durabilité de la résistance à la maladie. En outre, la vie saprophytique obligatoire de *Phytophthora* spp. entre deux campagnes cacaoyères apparaît comme une garantie supplémentaire de cette pérennité de la résistance chez l'hôte (CHEVAUGEON, 1973).

L'absence d'interactions entre une gamme de clones et les isolats d'une même espèce avec *Phytophthora palmivora* comme avec *P. megakarya* (NYASSE *et al.*, 1993) signifierait en outre qu'une sélection peut être menée quel que soit l'isolat (NYASSE *et al.*, 1996) et que les classements obtenus dans un pays semblent pouvoir être utilisés dans d'autres pays (CILAS *et al.*, 1996).

Les différents plans de croisements existants ont permis d'accéder à une sélection sur index après l'estimation des gains génétiques espérés sur chacun des caractères quantitatifs pris en compte, la production et le taux de pourriture, (CILAS *et al.*, 1994). Des génotypes (individu, famille) sont actuellement utilisés en amélioration soit directement comme clones d'élite d'hybride après validation par essais de confirmation, soit comme nouveaux géniteurs dans les programmes de rétrocroisement avec pour objectif l'accumulation d'allèles favorables pour les caractères recherchés (CLÉMENT *et al.*, 1996).

Pour aider la sélection précoce des descendances nouvellement créées, le test sur feuille est un outil applicable, en raison de sa fiabilité, sur les feuilles de semenceaux (environnement uniforme, axe végétatif orthotrope). Toutefois, l'accès direct au génome demeure privilégié, une sélection assistée par des marqueurs moléculaires étroitement liés aux gènes contrôlant le (ou les) caractère(s) cible(s) représente la méthode de criblage par excellence, la plus rapide et la plus sûre. C'est ainsi qu'une carte saturée en liaisons génétiques a été établie à l'aide d'isoenzymes et de marqueurs moléculaires (Rapl, Rflp, Aflp et microsatellites). Des marqueurs Aflp et des microsatellites ont été utilisés pour établir le génotype de 144 individus étudiés en Côte d'Ivoire. Les caractères de résistance à *Phytophthora palmivora* ont été évalués à l'aide du test sur feuille et par l'analyse des pertes de rendement pendant plusieurs années. Quelques Qtl ont pu être identifiés, ouvrant ainsi la voie à une utilisation de ces techniques pour une sélection assistée (N'GORAN, 1994 ; N'GORAN *et al.*, 1996 ; LANAUD *et al.*, 1997).

Pour l'instant, ce sont les corrélations phénotypiques, génétiques et environnementales entre la production potentielle (nombre total de cabosses formées) et le taux de pourriture, pour les trois pays africains mis en comparaison, le Cameroun, le Togo et la Côte d'Ivoire, qui paraissent donner les informations les plus intéressantes sur les interactions entre les génotypes et l'environnement et leurs effets (CILAS *et al.*, 1996). Les corrélations phénotypiques sont très différentes d'un pays à l'autre, notamment au Cameroun, où les effets des Tri-

nitario dans les croisements se distingueraient des effets Hauts-Amazoniens x Bas-Amazoniens (BERRY et CILAS, 1994). La variabilité du pathogène n'est sans doute pas non plus à minimiser. Les corrélations génétiques font apparaître que les bons géniteurs pour la production le sont aussi pour le caractère de résistance à la pourriture brune, les familles très attaquées portant moins de cabosses en raison d'attaques pouvant intervenir sur les jeunes fruits ou sur les fleurs. Les corrélations environnementales sont systématiquement positives entre le taux de pourriture et la production potentielle, fait attribué par les auteurs aux contagions de fruit à fruit qui augmentent avec le nombre de fruits présents et également, à une proximité accrue entre les fruits, plus nombreux, et les sources d'infection (sur l'arbre lui-même, sur l'écorce et sur les coussinets floraux).

Les programmes d'amélioration par des schémas de sélection récurrente avec des populations reconnues génétiquement distinctes sont à même d'aboutir par cumul de gènes mineurs à de nouveaux clones d'élite d'hybride acceptables sur le plan agronomique notamment pour leur résistance à la pourriture des cabosses (PAULIN et ESKES, 1995). Cette lutte génétique ne peut toutefois être suffisante à elle seule, mais doit être associée à d'autres mesures dont, notamment, des pratiques culturales adaptées en vue de réaliser une véritable lutte intégrée.

MULLER (1974) signale l'existence d'une forme d'esquive repérée chez certains clones qui ont la particularité de fleurir à contre-saison dans les cas les plus extrêmes, et dans beaucoup d'autres cas, où une floraison simplement décalée ou très étalée permet à un certain nombre de cabosses d'échapper aux attaques. Cette forme d'esquive peut être comptée parmi les nombreux facteurs intervenant dans la résistance au champ, qui traduit l'impact réel de la maladie. Une sélection à partir de cette notion d'esquive, éventuellement appuyée par des méthodes culturales adaptées, telles que l'irrigation, n'est pas à écarter.

Le caféier

La rouille orangée

Compte tenu de l'importance de la rouille orangée du caféier induite par *Hemileia vastatrix*, ainsi que des contraintes financières et techniques que pose la mise en œuvre d'un programme de lutte chimique, le développement de variétés résistantes a été une priorité pour de nombreux pays producteurs. La sélection de caféiers résistants à la rouille orangée a porté essentiellement sur l'espèce *C. arabica*, les principales variétés cultivées dans le monde

(Bourbon, Typica, Mundo Novo, Caturra) étant très sensibles aux races les plus communes du pathogène. Plusieurs espèces appartenant au genre *Coffea* ont été exploitées comme sources de gène de résistance.

FACTEURS DE RÉSISTANCE SPÉCIFIQUE CHEZ *C. ARABICA*

La première utilisation de facteurs de résistance présents dans l'espèce *C. arabica* a été réalisée en Inde avec la variété Kent et ses dérivés comme la sélection K7 qui possède le gène *SH2*. Toutefois, la résistance a rapidement été surmontée du fait de l'apparition de nouvelles races (MULLER, 1984). Une situation similaire a été observée après l'introduction de facteurs de résistance des caféiers éthiopiens Geisha et Dilla, et Alge disposant du facteur *SH1*, puis avec le génotype Agaro comportant le facteur *SH4*. De même, au Brésil, la résistance de la variété multiligne Iarana, constituée de lignées possédant des combinaisons de gènes associant *SH1*, 2, 4 et 5, a été rapidement surmontée par l'apparition de races complexes. La distribution de cette variété a ainsi été interrompue car la plupart des plants se trouvaient attaqués.

FACTEURS DE RÉSISTANCE SPÉCIFIQUE CHEZ *C. LIBERICA*

Le facteur de résistance *SH3* a été identifié dans l'espèce *C. liberica*. Par le passé, des hybrides interspécifiques avec *C. arabica* avaient été créés et des rétrocroisements réalisés ensuite entre les descendances de ces plants et la variété Kent. La résistance de ces sélections, comme S795, s'est maintenue au champ durant près d'une vingtaine d'années (MULLER, 1984). La résistance de la sélection avancée S1934, diffusée notamment en Indonésie, ne semble plus actuellement efficace que dans de nouvelles zones de culture. Au Brésil, ainsi que dans d'autres zones d'Amérique latine, la résistance au champ conférée par *SH3* semble opérationnelle mais de manière expérimentale, une race capable de surmonter cette résistance a été décrite (ESKES, 1989).

FACTEURS DE RÉSISTANCE SPÉCIFIQUE CHEZ *C. CANEPHORA*

L'espèce *C. canephora* constitue jusqu'à présent la source de résistance la plus importante (facteurs de résistance *SH6* à *SH9* et vraisemblablement *SH10*). Elle a été exploitée à travers des croisements interspécifiques naturels (hybride de Timor) ou artificiels avec *C. arabica*. L'hybride de Timor, découvert au milieu du siècle dans l'île du même nom, n'a pas eu d'exploitation commerciale directe, mais au Portugal, au Cifc (Centro de investigação das ferrugens do cafeeiro), ses descendances (notamment CIFC 832/1 et CIFC 832/2) résistantes à toutes les races connues du parasite ont été croisées avec différentes variétés commerciales ; les croisements effectués avec la variété Caturra à port nain sont à l'origine des Catimor.

Au Brésil, le programme d'amélioration réalisé à partir d'hybridations artificielles entre *C. arabica* et *C. canephora*, avec une succession de rétrocroise-

ments avec *C. arabica*, a conduit à la diffusion, à partir de 1980, de la variété Icatu. En Colombie, c'est à partir d'hybridations entre la variété Caturra et l'origine CIFC.1343 de l'hybride de Timor qu'a été constituée la variété Colombia ; il s'agit d'une variété composite comprenant différentes sélections avancées de valeurs agronomiques similaires mais avec différents facteurs de résistance. Un schéma de sélection voisin a conduit à la création de la variété Ruiru 11 au Kenya (VAN DER VOSSEN et WALYARO, 1980 ; WALYARO *et al.*, 1982 ; NYORO et SPREY, 1986).

Les programmes d'amélioration ont donc principalement été fondés sur l'exploitation des gènes de résistance spécifique présents dans différentes espèces de *Coffea*. La résistance introduite par l'utilisation des gènes *SH1* à *SH5*, présents chez l'espèce *C. arabica*, a été surmontée par l'apparition de races de rouille accumulant par un jeu de mutations monogéniques successives les différents gènes de virulence *v1* à *v5*. Il en est résulté une érosion des gènes de résistance *SH1* à *SH5* qui ne peuvent actuellement plus être utilisés seuls dans un programme de création de variétés résistantes.

Les schémas de sélection sont actuellement orientés vers l'exploitation des gènes de résistance de *C. canephora*. Toutefois, un mécanisme de diversification du parasite s'exerce aussi envers des gènes de résistance présents dans l'espèce *C. canephora*. Des races pathogènes pour différents génotypes de l'hybride de Timor ont été décrites à Timor (GONÇALVES *et al.*, 1977), en Inde, au Sri Lanka, en Angola, ainsi qu'au Brésil (ESKES, 1989). Plus récemment, HOLGUIN MELENDEZ (1993) signale l'existence d'isolats, collectés sur Catimor en Indonésie attaquant quelques plantes issues de l'hybride de Timor ainsi que des Catimor et plusieurs différentiels de *C. arabica*.

Ces éléments posent le problème de la stabilité de la résistance spécifique de *C. canephora* et de ses dérivés. Afin de disposer de variétés présentant une résistance plus durable, des recherches ont été menées pour mettre en évidence une résistance de type non spécifique présentant un caractère quantitatif.

LA RÉSISTANCE INCOMPLÈTE DU CAFÉIER À LA ROUILLE

Des observations réalisées au Cameroun sur 127 origines de *C. arabica* provenant d'Éthiopie ont permis d'observer au champ une grande variation du pourcentage moyen d'attaques et un taux de défoliation très variable selon les origines (TARJOT et LOTODÉ, 1979). LEGUIZAMON (1983) a proposé une méthodologie d'évaluation quantitative du développement des symptômes en conditions expérimentales, au Cirad, en France, qui intègre différentes composantes de la résistance. Les résultats obtenus avec la race II la plus représentée dans le monde mettent en évidence l'existence d'une résistance incomplète sur des caféiers éthiopiens qui se traduit par un faible taux de sporulation et une longue période de latence. FAGIOLI (1988) a confirmé cette résistance quantitative avec plusieurs races et a mis en évidence que l'accumulation de gènes de virulence chez le pathogène pouvait entraîner une

diminution de son agressivité. Ces résultats montrent l'existence d'une source de résistance incomplète dans l'espèce *C. arabica*, comme l'a souligné ESKES (1989).

PERSPECTIVES

La sélection de variétés résistantes à la rouille orangée a été une préoccupation majeure dès l'apparition de cette culture durant la deuxième partie du XIX^e siècle. Les sélections visant à accumuler les gènes de résistance de *C. arabica* et de *C. liberica* ont été plus ou moins rapidement contournées. La résistance, obtenue par l'introgression de gènes provenant de *C. arabica* dans l'hybride de Timor ayant abouti à la création des Catimor, est apparue comme une voie prometteuse.

Toutefois, les observations récentes sur des lignées de Catimor diffusées en Asie ayant perdu leur résistance indiquent que l'accumulation de gènes *SH6* à *SH9* provenant de *C. canephora* peut être surmontée par des isolats possédant un large spectre de gènes de virulence et présentant une forte agressivité. Il apparaît donc indispensable d'éviter l'érosion progressive de la résistance des Catimor. Actuellement, si la stratégie utilisée avec les variétés composites, qui comportent différents facteurs de résistance dans les différentes lignées, donne satisfaction, l'exploitation de la résistance incomplète présente dans l'espèce *C. arabica* devrait permettre la sélection de caféiers présentant une résistance plus durable (MULLER, 1984 et 1985) ; cette voie reste toutefois à approfondir. On peut penser, en particulier, à l'étude de la sensibilisation de la plante avec l'âge : sans doute des correctifs cultureux permettraient-ils l'expression, à l'âge mûr, d'une résistance observée à l'âge immature (voir la partie lutte chimique et technique culturale).

La rouille farineuse

Parallèlement aux travaux conduits au Cameroun sur la rouille orangée, TARJOT et LOTODÉ (1979) ont constaté que le pourcentage de feuilles atteintes par *Hemileia coffeicola*, responsable de la rouille farineuse, était nettement supérieur sur la variété Java que sur la variété Jamaïque, ces deux variétés étant alors les plus représentées dans les plantations d'Arabica. L'étude des collections a montré que le nombre de cultivars atteints de rouille farineuse était plus élevé que celui des cultivars atteints de rouille orangée. Aucun test précoce d'évaluation de la sensibilité n'a cependant pu être mis en œuvre. Sur les caféiers Robusta, d'importantes différences de sensibilité clonale ont été constatées. L'échelle de sensibilité ne varie pas significativement d'une écologie à l'autre mais le degré d'attaque présente des variations qui peuvent être importantes.

L'antracnose des baies du caféier Arabica

ÉVALUATION DE LA RÉSISTANCE

L'évaluation de caféiers Arabica pour la résistance à l'antracnose des baies (*coffee berry disease*) provoquée par *Colletotrichum kahawae* peut être réalisée au champ en conditions naturelles d'infection ; il s'agit plus particulièrement d'observations sur le pourcentage de baies infectées sur les branches. Toutefois, cette évaluation doit tenir compte de la variabilité de la sensibilité des baies au cours du temps et nécessite de nombreuses répétitions afin d'apprécier l'influence des conditions climatiques et de prendre en compte les autres facteurs pouvant avoir une incidence sur l'expression de la maladie comme la structure de la plantation (l'ombrage, la conduite des caféiers) et la productivité des arbres.

A la suite de l'apparition de la maladie en 1922, au Kenya, des différences ont été observées au champ entre les variétés ; un niveau de résistance élevé a été noté sur Blue Mountain (MAC DONALD, 1926). De hauts niveaux de résistance ont été par la suite également observés par FIRMAN (1964), dans une population de caféiers sauvages originaires de l'ouest du Soudan (Rume Sudan), et par VERMEULEN (1966), avec l'hybride naturel entre *C. arabica* et *C. canephora* (hybride de Timor).

En Éthiopie, où la maladie n'a été signalée qu'en 1970, des différences de niveau d'attaque ont été observées dans les populations de caféiers sauvages et les variétés cultivées (ROBINSON, 1974 ; VAN DER GRAAF, 1981). Au Cameroun, les observations au champ ont permis de déceler des caféiers présentant différents niveaux de résistance dans des collections constituées notamment d'introductions de matériel originaire d'Éthiopie. Celles-ci constituent la meilleure source de variabilité du matériel végétal et une bonne réserve de gènes de résistance à la rouille orangée et à l'antracnose des baies (BOUHARMONT, 1992, 1995).

L'évaluation de la résistance à l'antracnose des baies peut être également réalisée à l'aide de tests d'inoculation artificielle. Ils sont effectués par l'application (pulvérisation, trempage) d'une suspension conidienne calibrée sur différentes parties de la plante (hypocotyles de jeunes semenceaux, jeunes tiges, baies) ; les inoculations peuvent être réalisées au champ ou en laboratoire dans des conditions contrôlées sur du matériel végétal détaché de la plante.

Le test sur hypocotyle de semenceaux a été développé par COOK (1973) au Kenya. Il est toujours utilisé pour l'identification et la sélection du matériel végétal résistant. Les résultats peuvent toutefois varier en fonction des conditions de mise en œuvre (hypocotyles racinés ou déracinés et inoculation par trempage ou par pulvérisation). Il apparaît nécessaire de standardiser ce test (conditions contrôlées et homogènes d'inoculation et d'incubation) afin de disposer d'un outil permettant une évaluation fiable du niveau de résistance.

En Éthiopie, VAN DER GRAAF (1992) a utilisé à grande échelle le test sur les baies attachées. Ce test apparaît toutefois trop dépendant des conditions environnementales. L'utilisation du test sur les baies détachées, inoculées en laboratoire, a apparemment donné de bons résultats en Éthiopie, mais les résultats obtenus dans d'autres pays sont controversés. Au Cameroun, les travaux en cours indiquent la nécessité de disposer de conditions d'expérimentation très rigoureuses et homogènes, l'expression des symptômes étant largement influencée par celles-ci.

SOURCES DE RÉSISTANCE ET CARACTÉRISATION DE LA RÉSISTANCE

Les études de la résistance à l'antracnose des baies ont réellement débuté au Kenya, en Éthiopie et au Cameroun au début des années 70. Si la majorité des variétés cultivées était très sensible à la maladie, il a néanmoins été possible de repérer des variétés ou des caféiers sauvages présentant divers niveaux de résistance au champ ; la nature de cette résistance n'est toutefois pas clairement établie.

Au Kenya, des génotypes résistants ont été observés, notamment dans les variétés Pretoria (mutant de Typica) et K7, ainsi que dans des populations de Rume Sudan et de l'hybride de Timor (géniteur particulièrement intéressant résultant du croisement naturel de *C. arabica* avec *C. canephora*), découvert dans l'île de Timor ; en plus de la résistance à l'antracnose des baies, l'hybride de Timor présente l'intérêt de posséder également une grande résistance à la rouille orangée et aux nématodes.

L'étude de ces populations a permis de montrer que la résistance mise en évidence serait de nature oligogénique. L'hypothèse d'un contrôle par trois gènes situés sur des locus différents a été émise (VAN DER VOSSEN et WALYARO, 1980) : le gène récessif *k* présent dans les variétés K7 et Rume Sudan, le gène *T* dans la variété Typica et l'hybride de Timor, et le gène *R* dans la variété Rume Sudan. Des études histologiques (MASABA et VAN DER VOSSEN, 1982) ont montré que la résistance apportée par ces gènes serait essentiellement de nature mécanique ; on constate la formation d'une barrière liégeuse.

Compte tenu de la nature supposée oligogénique de cette résistance, l'étude de sa spécificité envers le pathogène est actuellement une priorité pour les programmes de recherche en cours sur cette maladie. Si quelques travaux font état de la possible existence de races chez *Colletotrichum kahawae* (RODRIGUES *et al.*, 1992), les études réalisées dans le cadre d'un projet européen sur la résistance à l'antracnose des baies tendent à montrer la présence d'une résistance de type quantitatif et non spécifique ; une grande variabilité de l'agressivité des isolats testés est toutefois systématiquement observée (BELLA MANGA *et al.*, 1997).

En Éthiopie, zone de diversification de l'espèce Arabica, l'apparition de la maladie a permis de mettre en évidence différents niveaux d'attaque dans des populations sauvages de *C. arabica*. VAN DER GRAAF (1981, 1992) a montré que

cette résistance présentait un caractère quantitatif, aucun cas d'immunité n'ayant été observé ; l'hypothèse d'une nature polygénique de la résistance a été émise. Au Cameroun, une résistance à l'antracnose des baies a été également montrée dans des introductions de matériel éthiopien (BOUHARMONT, 1995). Jusqu'à présent, il n'a pas été vérifié si les gènes *k*, *R* et *T* étaient également présents dans le matériel éthiopien.

SÉLECTION POUR LA RÉSISTANCE

Parallèlement aux recherches de source de résistance, des programmes d'amélioration ont été conduits dans les différents pays touchés par la maladie.

Au Kenya, le programme de sélection a été élaboré afin de combiner, notamment par différents cycles de rétrocroisements, la résistance mise en évidence dans plusieurs variétés, comme Rume Sudan et K7, avec les qualités organoleptiques des meilleures variétés commerciales (SL28). L'introduction dans les années 1975-1977 de diverses lignées de Catimor a permis de croiser celles qui présentaient une résistance à l'antracnose des baies ainsi qu'une résistance à la rouille orangée avec les meilleurs hybrides connus. Ce travail de sélection a abouti à la création de la variété Ruiru 11 ; il s'agit d'un mélange d'hybrides à port nain actuellement diffusé en milieu paysan (VAN DER VOSSEN et WALYARO, 1980 ; WALYARO *et al.*, 1982 ; NYORO et SPREY, 1986). Après plus de dix ans d'utilisation, la résistance semble stable, même si dans quelques conditions d'environnement défavorables, des symptômes sont observés. Toutefois, la diffusion de ce matériel végétal est freinée par la faible production de semences qui nécessite la mise en œuvre de programmes de pollinisation manuelle.

En Éthiopie, un programme a été mis en place en 1973 pour exploiter la résistance au champ observée sur les caféiers sauvages. Les génotypes repérés ont ainsi été intégrés dans un programme d'amélioration variétale par sélection massale. Ce programme d'amélioration a abouti en 1986 à la sélection de variétés hybrides combinant vigueur et résistance à l'antracnose des baies (VAN DER GRAAF, 1992).

Au Cameroun, des arbres résistants ont été identifiés dans des collections contenant aussi bien des variétés cultivées que des introductions venant d'Éthiopie. Parmi les variétés évaluées, la variété Java a été remarquée pour sa productivité, sa bonne vigueur, son degré de résistance à la rouille orangée et à l'antracnose des baies (BOUHARMONT, 1992). Cette variété présenterait des similitudes avec la variété Abyssinie introduite par Cramer au début du siècle à Java, en Indonésie. La variété Java a été diffusée au Cameroun au début des années 80, toutefois, elle ne semble pas totalement fixée (CILAS *et al.*, 1998) et de récents travaux ont montré une variabilité entre les arbres (BERRY, 1997), ce qui pourrait permettre de repérer des individus plus résistants que la population mère.

La maladie américaine du caféier

Elle est provoquée par *Mycena citricolor*, champignon très polyphage. Par ailleurs, il est d'origine américaine et n'a donc pas pu coévoluer avec le caféier. Les possibilités de trouver des résistances spécifiques sont par conséquent quasiment inexistantes. En revanche, il existe une possibilité non négligeable de détecter une résistance non spécifique ou incomplète. De l'avis même des producteurs et de certains agronomes, le Catimor est plus sensible que le Catuaï.

NUÑEZ *et al.* (1995) ont développé une méthodologie d'estimation de la résistance en laboratoire : résistance à la pénétration et résistance à la fructification. L'originalité de la méthode tient au fait que les inoculations sont effectuées sans pratiquer de blessure. En utilisant cette méthodologie, il est apparu que les Catimor semblaient plus résistants à la pénétration mais moins résistants à la fructification que les Catuaï. Si l'on rapproche ces données des observations de terrain, il devient évident que seule la résistance à la fructification pourrait être responsable de la différence de sensibilité observée. Des mises au point ultérieures dans la méthodologie ont permis de faire des évaluations dans des conditions très proches de l'optimum pour le champignon. Dans ces conditions, aucune différence de sensibilité entre Catimor et Catuaï n'a pu être mise en évidence. Il semble donc que la résistance incomplète, si elle existe, ne soit utile que dans les cas où les conditions d'environnement ne sont pas exactement idéales pour le champignon, c'est-à-dire là où la maladie n'est sans doute pas sévère. L'intérêt de cette résistance s'en trouve diminué.

Enfin, il faut mentionner que des différences de résistance au champ pourraient être dues à des architectures différentes entre les variétés. Il est possible que certaines architectures permettent de conserver une ambiance plus humide dans la plantation et favorisent par là même la maladie. Il n'est pas non plus à exclure des différences d'adhérence de l'eau sur les feuilles en fonction des cultivars.

La trachéomycose

Cette maladie est occasionnée par le champignon *Fusarium xylarioïdes*. Les observations conduites en République centrafricaine dès 1951 ont montré que les Excelsa et les néo-Arnoldiana étaient sensibles à la trachéomycose à 100 % et que les Robusta avaient une sensibilité, selon les clones, allant de 0 à 100 % (SACCAS, 1951). En Côte d'Ivoire, les Kouilou (*C. canephora* indigènes) se sont montrés sensibles, les Excelsa se comportant mieux et les Robusta présentant de nets caractères de résistance. Au Cameroun, seuls les Excelsa étaient atteints. La maladie a été identifiée en Éthiopie en 1970. À l'avenir, la sélection de clones ou de variétés résistants devra se faire en tenant compte de la grande diversité dont paraît être dotée l'espèce pathogène, qui n'attaque pas

partout les mêmes variétés, alors qu'elles coexistent, certaines pouvant être sensibles en un point et résistantes ailleurs.

Les maladies à nématodes

LA PRATIQUE DU GREFFAGE DE L'ARABICA SUR LE ROBUSTA

En raison de la fréquence de nématodes très pathogènes dans les plantations de café du Guatemala, REYNA (1968) a mis au point, dans ce pays, une méthode de greffage en utilisant comme porte-greffe des plants de Robusta non sélectionnés, pour lesquels avait été observée d'une manière générale une certaine résistance ou une tolérance à ces ravageurs. Ce greffage, de type hypocotylédonnaire, est réalisé au stade de la paire de feuilles cotylédonnaires avec un bandage à l'aide d'une fine bande de film plastique durant la cicatrisation. La cicatrisation et le sevrage ont lieu en germe ou directement dans les sacs de pépinière. Cette technique est maintenant couramment utilisée par les producteurs de café au Guatemala, en particulier dans les zones de forte présence de nématodes, où la quasi-totalité des grandes exploitations ne produisent plus en pépinière que des plants greffés. Son succès est dû principalement à une très bonne maîtrise de la technique : 90 à 95 % de réussite dans la pépinière, une très bonne efficacité comme le montre la figure 1 pour le contrôle de *Pratylenchus* sp., qui est le nématode parasite du café le plus répandu au Guatemala, et un coût très faible par rapport à la lutte chimique, plus polluante et peu efficace (VILLAIN et al., 1996).

Cette technique a été transférée au Salvador, où les plantations de café sont également parasitées par des populations hautement pathogènes de nématodes (HERNANDEZ et al., 1995). Par ailleurs, de grands producteurs du Costa Rica se

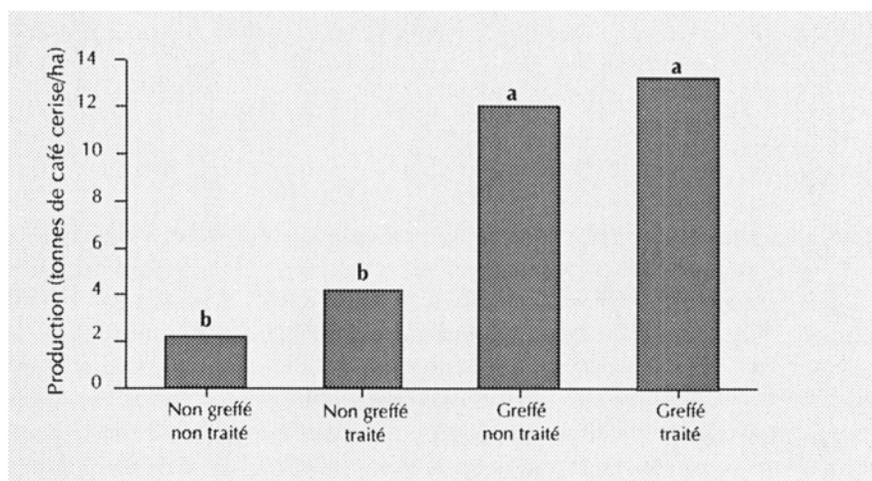


Figure 1. Effet du greffage et du traitement au Terbufos contre *Pratylenchus* sp. sur la production moyenne des caféiers (d'après VILLAIN et al., 1996).

sont aussi intéressés à cette technique. Enfin, elle est très largement diffusée au Brésil.

SÉLECTION DE PORTE-GREFFES RÉSISTANTS À *MELOIDOGYNE* SPP. CHEZ *COFFEA CANEPHORA* CV. ROBUSTA

Une sélection de matériel végétal chez le cultivar Robusta a été conduite au Brésil. Elle a donné lieu à la création de la variété Apoata (FAZUOLI, 1986 ; GONÇALVES et FERRAZ, 1987) résistante à divers pathotypes de *Meloidogyne incognita*, qui provoquent de graves problèmes sur le café. En revanche, en Amérique centrale, aucune vraie sélection n'a été réalisée pour la résistance aux nématodes. Dans le cas d'attaques de *Pratylenchus* sp., le greffage sur des Robusta non sélectionnés a donné, au Guatemala, des résultats très satisfaisants. En revanche, il a été nécessaire de réaliser une sélection pour la résistance aux populations de *Meloidogyne* spp. présentes en Amérique centrale et, plus particulièrement, pour les populations du Guatemala et du Salvador très pathogènes pour le café (ANZUETO, 1993 ; HERNANDEZ *et al.*, 1995). Un projet d'évaluation et de sélection de matériel génétique pour la résistance aux principaux nématodes en Amérique centrale a donc été mis en place avec un financement de l'Union européenne de 1993 à 1997. Cette recherche de résistance aux nématodes est devenue l'un des principaux critères de sélection dans le programme régional d'amélioration du café en Amérique centrale.

Selon les études réalisées dans plusieurs pays d'Amérique centrale (DECAZY *et al.*, 1997), la plupart des lignées de Robusta testées sont résistantes aux populations de *M. exigua* du Costa Rica, espèce également présente au Nicaragua et au Honduras (HERNANDEZ *et al.*, 1995). Elles sont en revanche généralement sensibles aux populations de *Meloidogyne* spp. hautement pathogènes au Guatemala et au Salvador. En effet, de cette évaluation, seulement deux Robusta présents dans la collection du Catie (Centro agrónomico tropical de investigación y enseñanza) ont transmis à leur descendance un niveau élevé de résistance aux populations de *Meloidogyne* spp. collectées dans les pays d'Amérique centrale (photo 94). Ces deux clones sont actuellement soumis par le Cirad à une multiplication végétative massive *in vitro* réalisée au laboratoire du Catie. Les vitroplants commencent à être distribués aux institutions du café des pays d'Amérique centrale pour passer en phase d'acclimatation et de sevrage. Ils seront ensuite plantés en intercalaire dans des champs semenciers isolés à fécondation contrôlée afin d'éviter les contaminations par du pollen étranger à ces parcelles. La semence hybride résultant du croisement de ces deux clones et constituant la variété porte-greffe Nemaya sera diffusée auprès des producteurs à partir de l'an 2000 (ANZUETO *et al.*, 1995). Il est à signaler que ces deux clones de Robusta ont également montré un bon niveau de tolérance et de résistance aux populations de *Pratylenchus* sp. du Guatemala, qui se sont révélées fortement pathogènes pour *C. arabica*.

SÉLECTION ET CRÉATION DE CULTIVARS ARABICA RÉSISTANTS À *MELOIDOGYNE* SPP.

Une résistance aux populations de *M. exigua* a été observée chez certains descendants de l'hybride de Timor, Catimor et Sarchimor, mais n'a pas été trouvée pour les autres variétés déjà diffusées en Amérique centrale (Catuai, Bourbon, Caturra) ni pour les différentes origines éthiopiennes testées (DECAZY *et al.*, 1997 ; HERNANDEZ, 1997). La variété IAPAR59, sélectionnée au Brésil par l'Institut agronomique du Paraná, s'est révélée résistante aux populations de *M. exigua* du Costa Rica. Grâce à sa bonne qualité organoleptique, elle serait susceptible d'être largement diffusée au Costa Rica, ainsi qu'au Honduras et au Nicaragua, où la même espèce semble présente.

Les tests réalisés selon un plan factoriel d'hybridation avec les populations agressives de *Meloidogyne* sp. du Guatemala (*M. incognita* ou proche de cette espèce) ont montré qu'aucune résistance n'était transmise par les deux descendants évalués de l'hybride de Timor : Catimor T8667 et Sarchimor T5296. En revanche, deux des géniteurs éthiopiens testés, le ET59a2 et le ET52a2, ont transmis un bon niveau de résistance à toutes les descendances (DECAZY *et al.*, 1997). Diverses autres lignées sauvages originaires d'Ethiopie ont également montré une résistance à ces populations du Guatemala (ANZUETO, 1993 ; HERNANDEZ, 1997), ainsi qu'à certaines populations de *M. arenaria* du Salvador et des populations de *M. arabicida* du Costa Rica (HERNANDEZ, 1997). L'hybridation avec des géniteurs d'origine éthiopienne semble être une autre voie intéressante pour créer du matériel résistant à certaines populations du genre *Meloidogyne* et complémentaire à la sélection de porte-greffes résistants.

Il n'y a donc pas pour le moment de variétés commerciales résistantes aux diverses espèces ou aux types de nématode à l'échelle régionale. L'obtention d'une variété résistante universelle pour la région apparaît très difficile du fait de la diversité du pouvoir pathogène (HERNANDEZ, 1997). En premier lieu, il faudra sélectionner le matériel végétal en fonction des populations présentes dans chaque pays. Cette solution permettrait d'éviter le greffage, en particulier dans les pays ou dans les régions où cette pratique est peu utilisée et où elle augmente significativement les coûts de production, en particulier là où la main-d'œuvre est chère. Cependant, il faudra veiller à obtenir une bonne qualité organoleptique, facteur maintenant indispensable à prendre en compte dans les programmes d'amélioration génétique du café. Il faudra également étudier le comportement de ces cultivars envers des populations de *Pratylenchus* sp., qui occasionnent des dégâts d'une grande importance économique dans certains pays. Enfin, il faudra veiller à un contrôle accru de la circulation du matériel végétal pour éviter les introductions d'espèces pathogènes pour les variétés sélectionnées.

Le cocotier

La sélection variétale est actuellement peu utilisée comme méthode de lutte contre les maladies du cocotier. Cependant il existe souvent des indications, recueillies sur le terrain, selon lesquelles résistance ou sensibilité semblent liées à certains écotypes. Ces indications sont toutefois fragiles et encore rarement exploitables par les améliorateurs.

C'est ainsi que, dans le cas des maladies foliaires au Brésil, l'observation des différents écotypes et hybrides de cocotier existant dans ce pays a permis de constater que les cocotiers Nains sont moins sensibles à *Phyllachora torrendiella*, agent de la *lixia pequena*, que les cocotiers Grands ou les hybrides ; le développement limité du stade périthèce sur les Nains pourrait expliquer ce meilleur comportement (IRHO, 1989).

Des différences de comportement entre plusieurs cultivars de cocotier ont été détectées dans l'Etat du Sergipe, pour la *queima das folhas*, en considérant l'évolution de la taille des lésions dans le rachis des feuilles, le nombre de lésions et le nombre de feuilles saines (WARWICK *et al.*, 1991). Sur ces critères, les hybrides Nain Vert Guinée Equatoriale x Grand Ouest Africain (NVE x GOA) et Nain Rouge Cameroun x Grand Ouest Africain (NRC x GOA) présentent les meilleures performances dans les conditions étudiées. Ces indices permettent d'envisager d'utiliser la diversité génétique du cocotier afin de planter le matériel végétal le mieux adapté.

Le cocotier d'origine polynésienne est sensible à l'helminthosporiose mais il a été possible d'identifier des cultivars plus résistants que d'autres, utilisables pour la production d'hybrides Nain x Grand, résistants à la maladie. Le Grand Ouest Africain est particulièrement résistant et manifeste à l'égard du parasite une réaction d'hypersensibilité (QUILLEC et RENARD, 1975).

En revanche, ni le *hartrot* ni le *cadang-cadang* ne paraissent pouvoir être freinés par le choix de tel ou tel écotype. Pourtant, divers champs de comportement variétal à l'égard du *hartrot* ont été plantés et étudiés ces vingt dernières années, notamment en Guyane française, où quatre variétés de Nain, huit variétés de Grand et sept hybrides Grand x Nain ont été testés sans succès.

On a obtenu plus de résultats avec le dépérissement foliaire au Vanuatu, le jaunissement mortel et les pourritures à *Phytophthora*.

Le dépérissement foliaire du cocotier

Toutes les variétés introduites au Vanuatu, quelle que soit leur origine (Pacifique, Asie, Afrique), sont sensibles au dépérissement foliaire du cocotier. Seul, le Grand local, appelé Grand Vanuatu, est tolérant : le virus du dépérissement foliaire du cocotier peut s'y multiplier sans que l'arbre cesse sa croissance et sa production (CALVEZ *et al.*, 1980).

On peut noter des variations individuelles chez certaines variétés. Ainsi, bien qu'il puisse être rapidement atteint de dépérissement foliaire, le Grand Rennell présente un taux de rémission élevé. Certains arbres de cette variété semblent en outre échapper à la maladie, même s'ils sont situés au cœur d'un foyer. Des cas isolés de rémission ont même pu être observés sur l'une des variétés réputées les plus sensibles au dépérissement foliaire, le Nain Rouge Malaisie. A l'inverse, le Nain Rouge local (NRV) est peu sensible à la maladie, bien qu'il puisse exprimer de très forts symptômes le conduisant parfois à la mort. L'hybride GVT x NRV est très résistant.

Il est possible de reproduire la maladie sur de très jeunes cocotiers récemment germés (stade une ou deux feuilles émergentes) par l'introduction d'insectes vecteurs, *Myndus taffini*, collectés en champ sur des cocotiers, malades ou non : 200 insectes par plant de Nain Rouge Malaisie dans une cage contenant 25 de ces jeunes cocotiers entraînent 90 à 100 % de cas de maladie. Ces essais permettent d'avoir rapidement une idée de la sensibilité des variétés testées. Ils ont permis de mettre en évidence un phénomène de résistance acquise ou de résistance induite pour certaines variétés après un passage dans une cage avec *M. taffini* (JULIA, comm. pers.). Après une exposition à *M. taffini*, certains jeunes cocotiers présentent des symptômes typiques de dépérissement foliaire ; ils hébergent le virus mais ne meurent pas, et sortis de la cage, ils peuvent être plantés. Ce phénomène se retrouve chez la plupart des variétés. Ainsi, le Nain Vert Brésil (NVB), croisé par le Grand Vanuatu (GVT), passé par l'étape de la cage à *Myndus* devient tolérant à la maladie. Sur un essai de trois lignes de 25 arbres NVB x GVT contenant 8 témoins non passés en cage, les témoins sont morts ou ont exprimé de très forts symptômes suivis d'une longue et difficile rémission, alors que les arbres exposés en cage à *Myndus* ont survécu. Des essais de réinfection de ces arbres ayant acquis une résistance, à raison de plus de 10 000 vecteurs par arbre, n'ont pas permis de reproduire la maladie. Cette propriété n'est pas utilisée actuellement comme moyen de lutte par crainte d'une multiplication trop importante du virus, mais elle peut ouvrir des voies de contrôle par transformation génétique du cocotier avec des gènes viraux.

Les jaunissements mortels

En Jamaïque, un très bon degré de résistance du Nain Rouge Malaisie au jaunissement mortel a été observé dès les années 50. Plus tard, le Nain Vert et le Nain Jaune Malaisie se sont révélés également très résistants à ces maladies à phytoplasme et plusieurs champs de comportement variétal ont été plantés à divers endroits de l'île au cours des années 60. Sur l'ensemble de ces sites, une moyenne de survie de 96 % après 10 à 18 ans a été obtenue (BEEN, 1981). Toutefois, des taux de mortalité de 10 à 11 % ont été enregistrés sur ces Nains de Malaisie, sur certains sites. Depuis, d'autres écotypes ont été introduits. Certains présentent une bonne résistance tels que le Nain Vert du Sri Lanka ou le King coconut.

Des hybrides ont été créés : l'hybride Nain Jaune Malaisie x Grand de Panamá (Maypan F1) a donné de bons résultats avec une résistance acceptable au jaunissement mortel. En 1989, environ 10 millions de Maypan ou de Nains de Malaisie avaient déjà été replantés en Jamaïque. Mais depuis l'ouragan de 1988, des taux de maladie beaucoup plus élevés qu'auparavant ont été enregistrés (BEEN, 1995). La recherche de nouvelles variétés résistantes a donc repris.

En Tanzanie, les essais de comportement variétal multilocaux donnent des résultats variables d'un endroit à l'autre, comme en Jamaïque. En moyenne, les Nains sont plus résistants que les Grands, et parmi les Nains, le Nain Rouge Cameroun et le Nain Vert Guinée Equatoriale. En revanche, il est assez étonnant de voir que certaines origines du Grand Local de Tanzanie (de la région de Tanga) semblent assez résistantes à la maladie (SCHUILLING et MPUMANI, 1990).

C'est au Ghana que le Cirad s'est particulièrement impliqué en participant à la mise en place, entre 1981 et 1983, de cinq champs de comportement (SANGARE *et al.*, 1992). Pour des raisons diverses, concernant notamment l'épidémiologie de la maladie, seuls deux de ces champs ont pu être exploités plus de dix ans après leur installation. En effet, les autres champs, bien que situés dans la zone de la maladie ou à proximité de celle-ci, n'ont pas encore été affectés. Les résultats obtenus sur ces deux champs sont résumés dans le tableau 2 (MARIAU *et al.*, 1996).

Les résultats portent à ce jour sur dix variétés (cinq Grands et cinq Nains) et dix-sept hybrides dont quinze Grand x Nain et deux Grand x Grand. D'autres causes de mortalité se sont manifestées (attaques d'*Oryctes*, sécheresse) et les plants manquants ont été ou non remplacés. Certains de ces arbres de remplacement ont été affectés par la maladie, et dans ce cas ils se trouvent dans la colonne morts de maladie (M), d'autres n'étaient pas assez développés pour être affectés par la maladie, auquel cas ils restent dans la colonne R (remplaçant), ce qui entraîne une certaine hétérogénéité dans les résultats.

Malgré la faiblesse de certains effectifs, on constate que d'une manière générale les Nains manifestent une plus grande résistance que les Grands, à l'exception du Grand Vanuatu, dont le niveau de résistance est cependant à confirmer. Tous les autres Grands testés sont très sensibles, en particulier le Grand Ouest Africain. Parmi les Nains, le Nain Jaune paraît être assez résistant. Cependant, en cas de forte pression de la maladie, on a pu constater en d'autres lieux que la plupart des arbres finissaient par succomber. La forte résistance apparente du Nain Vert Sri Lanka est très probablement intéressante à utiliser en croisement avec un Grand, qui pourrait être le Grand Vanuatu. D'autres champs de comportement ont été mis en place récemment afin de tester d'autres variétés et d'autres hybrides. En attendant les résultats, qui demanderont de nombreuses années, un premier programme de régénération de la cocoteraie peut être envisagé avec le matériel résistant existant.

Tableau 2. Incidence de la maladie du jaunissement mortel sur différentes variétés.

Variétés	Nombre de cocotiers				
	initiaux	manquants (M) ou remplaçants (R)	vivants	morts de maladie	% de mortalité
GOA	37	7M + 5 R	0	25	100
GRL	12	9M	0	3	100
GML	12	6M	0	6	100
GPY	12	2M + 2R	2	6	75
GVT	6	1M	5	0	0
NJM	30	15M + 4R	10	1	9
NVS	36	11M	25	0	0
NVE	29	8M + 2R	10	9	47
NRM	36	16M + 1R	11	8	42
NRC	37	10M + 5R	6	16	78
NRM x GOA	35	4M + 3R	6	21	84
NRC x GOA	30	2M + 3R	4	21	84
NRM x GPY	28	0M + 1R	8	19	70
NRC x GML	36	18M	7	11	61
GRL x GOA	48	8M + 2R	5	33	87
NJM x GOA	36	9M + 1R	4	22	84
NJM x GPY	9	4M	1	4	80
NJM x GML	12	1M + 1R	6	4	40
NJM x GRL	12	7M	0	5	100
NJM x GVT	12	4M + 4R	1	3	75
NVS x GOA	11	5R	1	5	83
NVE x GOA	12	3M	0	9	100
NVE x GVT	12	3R	1	8	89
NRC x GRL	12	1M + 5R	0	6	100
NRC x GVT	12	3R	1	8	89
NRC x GPY	12	3M	1	8	89
GVT x GML	12	4M + 1R	2	5	71

GML : Grand Malaisie GOA : Grand Ouest Africain GVT : Grand Vanuatu
GRL : Grand Rennell GPY : Grand Polynésie NJM : Nain Jaune Malaisie
NVS : Nain Vert Sri Lanka NVE : Nain Vert Guinée Equatoriale
NRM : Nain Rouge Malaisie NRC : Nain Rouge Cameroun

Les pourritures à *Phytophthora*

Les travaux les plus importants sur le comportement du cocotier à l'égard de *Phytophthora* ont été conduits en Côte d'Ivoire, en Indonésie et aux Philippines (RENARD, 1996). La caractérisation du matériel végétal repose sur deux types d'information : le comportement au champ des cultivars plantés et l'aptitude des noix à développer des lésions après une inoculation artificielle.

En Côte d'Ivoire, des tests comparatifs d'écotypes et de leurs hybrides, soumis à une forte pression naturelle de *Phytophthora katsurae*, ont fait l'objet, pendant une dizaine d'années, de relevés individuels et systématiques de la mortalité due à la pourriture du cœur et de la chute des noix immatures (FRANQUE-

VILLE *et al.*, 1989). Ces observations ont permis d'obtenir pour chacun de ces caractères un classement des différents cultivars (tableau 3 ; RENARD, 1993).

De même, en Indonésie et aux Philippines, où la pression parasitaire due à différentes espèces de *Phytophthora* est élevée, les données résultent le plus souvent d'enquêtes effectuées à travers le pays, où sont plantés de nombreux écotypes et des hybrides de cocotiers.

En Indonésie, parmi les écotypes les plus courants, le Grand Ouest Africain, sensible à la pourriture du cœur partout où il est planté, confère aux hybrides une sensibilité marquée à la pourriture du cœur due à *P. palmivora*. Les écotypes locaux (Bali, Tenga, Palu) sont en général plus résistants que les écotypes introduits, à l'exception du Grand Polynésie et du Grand Rennell qui, en outre, présentent une meilleure résistance à la pourriture du cœur que le Grand Bali dans le nord de Sumatra. Ces écotypes, Grand Polynésie et Grand Rennell, manifestent un bon comportement, aussi bien en présence de *P. palmivora* qu'en présence de *P. katsurae*. Aux Philippines, les écotypes locaux présentent une certaine résistance ; deux hybrides, Nain Vert de Camotes x Grand Baybay et Grand Ouest Africain x Grand Rennell sont épargnés par la pourriture du cœur (CONCIBIDO-MANO HAR et ABAD, 1994).

Tableau 3. Essai de comportement de Samo, Côte d'Ivoire. Comportement de matériel végétal vis-à-vis de la pourriture du cœur et de la chute des noix dues à *Phytophthora katsurae*.

Matériel végétal	Pourriture du cœur (%)	Chute des noix (%)
Nain Jaune Malaisie	5,0	1,3
Nain Rouge Malaisie	28,3	2,4
Nain Rouge Cameroun	13,3	4,2
Nain Jaune Malaisie x GOA*	8,3	21,5
Nain Rouge Malaisie x GOA	20,0	14,2
Nain Rouge Cameroun x GOA	20,0	36,6
Nain Vert Guinée Equatoriale x GOA	31,7	37,2
Nain Jaune Malaisie x Grand Rennell	5,0	11,2
Nain Rouge Malaisie x Grand Rennell	15,0	6,9
Nain Rouge Cameroun x Grand Rennell	6,7	11,0
Grand Ouest Africain x Grand Rennell	8,3	7,7
Nain Jaune Malaisie x Grand Vanuatu	6,7	2,0
Grand Vanuatu x Grand Vanuatu	5,0	1,9
Nain Jaune Malaisie x Grand Malaisie	0,0	4,7
Nain Rouge Cameroun x Grand Malaisie	8,6	12,8
Grand Vanuatu x Grand Malaisie	5,0	1,9
Grand Malaisie x Grand Malaisie	1,8	3,3
Nain Jaune Malaisie x Grand Polynésie	0,0	2,3
Nain Rouge Malaisie x Grand Polynésie	3,3	5,3
Grand Ouest Africain (Port Bouet)	25,0	8,8
Grand Ouest Africain (Samo)	20,9	2,9

*GOA : Grand Ouest Africain

La détection de facteurs de résistance de la noix à l'égard de *Phytophthora* a été tentée en Indonésie par la méthode d'inoculation artificielle de la noix détachée (KHARIE *et al.*, 1994). La méthode qui met en œuvre la production d'un inoculum constitué d'une suspension de zoospores déposée sur la zone équatoriale d'une grosse noix immature (rang 15 à 20) permet d'établir un classement en fonction de l'étendue et de la vitesse de progression des lésions, ainsi qu'en fonction du taux de réussite de l'infection. Parmi les cultivars Nains, le Nain Jaune Bali, le Nain Jaune Nias, le Nain Rouge Malaisie et le Nain Vert Jombang se sont révélés globalement très sensibles à *P. palmivora*, *P. nicotianae* et à *P. arecae*, malgré quelques différences selon l'espèce de *Phytophthora* utilisée. Les noix de Grand Palu et de Grand Bali sont également sensibles ainsi que les noix de l'hybride Nain Jaune Malaisie x Grand Ouest Africain.

Parmi les cultivars les plus résistants, on notera le Nain Vert Salak, le Nain Vert Tebbing Tinggi, le Grand Rennell, le Grand Polynésie et les populations de Grands de Mapanget, KB 1, 2, 3, 4.

Ces résultats nécessitent d'être validés par le comportement sur le terrain ; cela n'a pas été toujours possible compte tenu de la faible représentation de certains cultivars au champ. Le champ de comportement mis en place au centre de Balitka, dans le nord des Célèbes, en Indonésie, dans le cadre du programme financé par l'Union européenne, devrait apporter une réponse dans l'avenir (THÉVENIN, 1994).

La précaution de confronter les résultats de laboratoire et le comportement au champ est d'autant plus indispensable que les résultats obtenus en Côte d'Ivoire avec *P. katsurae* font état de différences notables de comportement de la noix selon qu'elle est inoculée artificiellement ou soumise à la contamination naturelle au champ (FRANQUEVILLE et ALLOU KOUASSI, 1994) ; tel est le cas, en particulier, des noix de l'hybride Nain Jaune Malaisie x Grand Polynésie, peu affectées au champ par la chute des noix alors que les noix détachées inoculées sont très sensibles à *P. katsurae* et, dans une moindre mesure, des noix de l'hybride Grand Rennell x Grand Ouest Africain.

Toutes les données déjà existantes sur le comportement du cocotier devraient par conséquent permettre aux acteurs du développement de procéder au choix raisonné du matériel végétal à planter en fonction de la région considérée.

Le palmier à huile

Toutes les descendances de palmier à huile (*Elaeis guineensis*), quelle que soit leur origine, sont très sensibles aux trypanosomes du dépérissement du palmier (*marchitez*) dès l'âge de deux ans. L'hybride *E. guineensis* x *E. oleifera* y est également sensible. Il n'existe donc à ce jour aucune solution génétique contre les maladies à trypanosomes intraphloémiques, à l'instar du *hartrot* du coco-

tier. Il ne semble pas y avoir non plus de solutions génétiques contre la pourriture sèche du cœur, l'anneau rouge ou les taches annulaires.

Dans le cas de la cercosporiose, aucun programme de sélection pour la résistance n'a été développé, bien qu'il apparaisse que certains génotypes sont plus sensibles que d'autres à la maladie. C'est d'autant plus vrai avec les clones chez lesquels on a observé une gamme de sensibilité plus large qu'avec le matériel sexué couramment utilisé. *Elaeis oleifera* et les hybrides *E. oleifera* et *E. guineensis* sont beaucoup plus sensibles que les purs *E. guineensis*. Des cas de mortalité peuvent être enregistrés dans ce type de matériel végétal, que ce soit en pépinière ou en jeune plantation. Mais, en tout état de cause, la réponse que l'on peut apporter à la maladie, grâce à une lutte chimique raisonnée, ne justifie pas que ce critère de sélection soit pris en considération.

Trois maladies létales du palmier à huile, en revanche, illustrent le concours qu'apporte, à des degrés divers, la lutte génétique : le *blast*, dont l'incidence sur clone peut être un facteur limitant, la pourriture du cœur en Amérique latine, contre laquelle on perçoit qu'il faut dégager des stratégies de sélection, et la fusariose, qui constitue l'un des exemples les plus probants de l'efficacité de la lutte génétique.

Le *blast*

Le *blast* a été longtemps considéré comme une maladie dont le développement n'était que peu imputable à l'origine du matériel végétal. Ce constat a été infirmé par la culture de clones de palmier à huile, ceux-ci couvrant, en conditions naturelles, une large gamme de sensibilité. La reproduction des symptômes de la maladie s'obtient aisément par l'introduction de *Recilia mica* Kramer, insecte vecteur de la maladie (voir le chapitre Insectes vecteurs), dans des cages *insect-proof* contenant des plants de palmier à huile au stade pépinière (IRHO, 1992). Au cours d'un essai conduit en cage, cinq clones choisis pour leur comportement (sensible, résistant, intermédiaire) en pépinière, ont été soumis à une pression élevée de *R. mica* en cage. Les résultats, conformes aux observations de pépinière, sont présentés dans le tableau 4.

Tableau 4. Différences de comportement de clones de palmier à huile à l'égard du *blast*.

Clone	% de <i>blast</i>	% de rémission
LMC 104	96,0	27,0
LMC 051	74,0	32,0
LMC 056	70,0	44,0
LMC 096	20,0	100
LMC 044	16,0	100

Ces résultats montrent que l'on dispose d'une méthode d'évaluation des clones pour la maladie. Aucune exploitation n'en est faite dans les stratégies de sélection, mais la sensibilité d'un clone donné peut être prise en considération dans la gestion des méthodes de lutte appliquées en pépinières, voire dans le jeune âge, en plantation.

La pourriture du cœur en Amérique latine

Les facteurs environnementaux ont une incidence sur le développement de la maladie, ce qui permet d'envisager la mise en place de pratiques culturales destinées à en limiter l'impact. Mais ce n'est que par la voie génétique que l'on pourra remédier à cette maladie, qui limite considérablement le développement de la culture du palmier à huile en Amérique latine. Au sein de l'espèce *Elaeis guineensis*, il existe une certaine variabilité de la sensibilité à cette maladie, mais elle est probablement faible. À l'inverse, les hybrides entre *E. guineensis* et *E. oleifera* manifestent un haut degré de résistance. Sur une plantation industrielle, on a noté, sur une parcelle âgée de 10 ans plantée avec un mélange d'hybrides de ce type, un taux d'arbres malades de 0,2 %, alors que les parcelles immédiatement voisines plantées avec *E. guineensis* et de même âge subissaient un taux d'attaque de 15 à 20 % (MARIAU, 1992). De plus, on pouvait observer que, dans la quasi-totalité des cas, les hybrides atteints ne mouraient pas mais se rétablissaient après quelques mois. Ce type de guérison est tout à fait exceptionnel avec *E. guineensis*. Peut-être existe-t-il une variabilité au sein même de ces hybrides mais plusieurs chercheurs pensent que c'est là que se trouve la solution du problème.

La fusariose

Lorsque la fusariose a commencé à s'étendre au sein des palmeraies africaines, durant les années 50, il est apparu très vite qu'à l'instar d'autres fusarioses, dont notamment celle du palmier dattier (PEREAU-LEROY, 1954), la sélection de matériel végétal résistant à la maladie pouvait permettre d'en limiter le développement (BACHY et FEHLING, 1957). En effet, les observations recueillies sur le terrain et les dispositifs de plantation en croisements repérés ont permis de constater d'importantes différences de comportement directement imputables à l'origine et à l'ascendance de ces croisements.

PRENDERGAST (1963) a proposé de mettre en place un test précoce permettant d'évaluer le comportement du matériel végétal envers la fusariose, en suivant une démarche expérimentale proche de ce qui était réalisé sur le palmier dattier (LAVILLE, 1962). Ce test repose sur l'inoculation de *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaeidis* à des plantules de pépinière. RENARD et al. (1972) l'ont ensuite amélioré en passant du stade de la pépinière à celui de la prépépinière afin d'obtenir une réponse plus rapide sur un nombre de croisements plus impor-

tant. L'amélioration du niveau général de résistance à la fusariose a dès lors été amorcée.

Les plantules de palmier à huile sont âgées de 1,5 à 2 mois lorsqu'elles subissent l'inoculation de l'agent pathogène. Celle-ci se fait au collet préalablement dégagé pour laisser apparaître la base des racines et les racinelles les plus superficielles. L'inoculum est obtenu par broyage d'une culture de *Fusarium oxysporum* âgée de 5 jours. Chaque plantule reçoit ainsi 20 millimètres du broyat contenant en moyenne $3,5 \times 10^6$ propagules. Les croisements ou les clones sont représentés par 160 plantules réparties en huit répétitions.

La lecture du test est réalisée cinq mois plus tard par dissection du pseudobulbe de chaque plantule. L'observation du brunissement des fibres vasculaires confirme l'examen des symptômes externes.

Le résultat d'un croisement ou d'un clone est exprimé par un indice, représentant le rapport entre le pourcentage de plants fusariés enregistré dans ce croisement ou ce clone et celui de la moyenne de tous les croisements représentés dans la série d'inoculation. L'indice 100 étant attribué à cette moyenne, un croisement est donc d'autant plus résistant que son indice est faible.

Un géniteur représenté dans plusieurs croisements sera caractérisé par la moyenne des indices des croisements dans lesquels il intervient, mais également par le nombre de croisements ayant des indices supérieurs ou inférieurs à 100, qui est la valeur moyenne d'une série. On peut caractériser de même un type de matériel végétal déterminé en regroupant soit les différents croisements, soit les différents arbres appartenant à ce type de matériel végétal.

Le matériel végétal testé pour son comportement envers la maladie appartient à différents programmes de sélection et, notamment, au programme général d'amélioration du palmier à huile, dont le schéma repose sur le principe de la sélection récurrente réciproque (MEUNIER et GASCON, 1972). Pour le matériel destiné à l'Afrique, la résistance à la fusariose constitue un critère de sélection essentiel. RENARD *et al.* (1980) ont décrit les sources de résistance mises en évidence par les tests d'inoculation, dans le cadre de la sélection récurrente réciproque d'une part, et dans celui de nouvelles introductions, telles que les origines latino-américaines dérivant d'*Elaeis oleifera* et de son hybridation avec *E. guineensis*, d'autre part. Ces résultats ont conduit RENARD et MEUNIER (1983) à définir les catégories de matériel végétal à conserver, ou à éliminer, pour les zones touchées par la fusariose.

La validité générale des tests a été démontrée, aussi bien en Côte d'Ivoire (RENARD et MEUNIER, 1983) qu'en République démocratique du Congo (FRANQUEVILLE, 1984), dans des conditions et avec des origines génétiques fort différentes, en comparant les performances du matériel végétal au jeune âge à celles qui sont exprimées par ce même matériel à l'âge adulte, en replantation sur des antécédents fusariés.

La confirmation en vraie grandeur de la validité de ces tests précoces a été apportée par FRANQUEVILLE et RENARD (1990) grâce à l'étude de l'évolution de la fusariose sur les 4 000 hectares de la plantation expérimentale Robert Michaux, en Côte d'Ivoire (figure 2). Les cultures les plus anciennes ont subi, en moyenne, 20 à 30 % de fusariose, pourcentage diminuant régulièrement au cours des programmes successifs jusqu'à une incidence négligeable, malgré les conditions de replantation confrontant le matériel planté à un risque toujours plus élevé de fusariose. Cette évolution est directement liée à l'amélioration du niveau de résistance du matériel végétal décelé grâce à l'introduction du test d'inoculation.

Ce dernier ne se limite pas à la caractérisation du matériel sexué. De nombreux clones de palmier à huile — environ une centaine — ont été introduits dans des tests précoces. Les plus prometteurs ont été retenus pour une plantation en zone fusariée, et cela depuis 1989 (RENARD *et al.*, 1991). Des essais de comportement ont également été mis en place en soumettant ces clones à une pression d'inoculum aussi élevée que possible.

La sélection opérée semble reposer sur une résistance de type polygénique (MEUNIER *et al.*, 1979). Il n'y a pas d'interaction significative entre l'origine géographique des isolats de l'agent pathogène et le comportement du matériel végétal soumis à son inoculation. Le classement d'une même gamme de croisements demeure identique, que cette gamme soit confrontée à des isolats d'une ancienne zone de forêt ou d'un précédent de savane (FRANQUEVILLE,

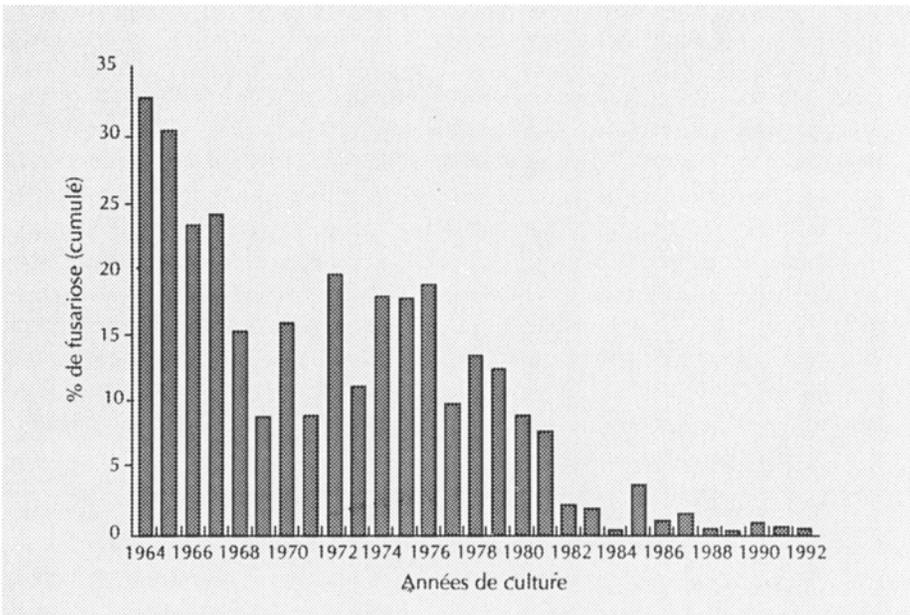


Figure 2. Evolution de la fusariose sur la plantation Robert Michaux (Côte d'Ivoire ; d'après FRANQUEVILLE et RENARD, 1990, actualisé par FRANQUEVILLE et DIABATE, 1995).

1991). Cela semble également être la règle d'un pays à l'autre, dans ce cas seules des différences d'agressivité du pathogène peuvent être constatées (MEPSTED *et al.*, 1994). Cela n'exclut évidemment pas une forte variabilité de l'agent pathogène, variabilité que l'on retrouve aussi bien à l'aide des techniques de groupe de compatibilité végétative qu'à l'aide de marqueurs moléculaires (voir le chapitre Agents pathogènes).

Les techniques de sélection par inoculation donnent certes des résultats probants mais sont coûteuses en temps et en effectifs de plantules de palmier à huile. Afin de mieux comprendre les mécanismes impliqués, l'étude du métabolisme phénolique, commencée au cours des années 80 (TAQUET *et al.*, 1985), a permis de mettre en évidence des différences de réponse en fonction du génotype du palmier à huile face à l'agression parasitaire (DIABATE *et al.*, 1990 ; LEDEME *et al.*, 1992). Les efforts de recherche se dirigent donc vers une optimisation des techniques de sélection.

L'hévéa

La lutte génétique contre les maladies de l'hévéa est d'application délicate. Il en est notamment ainsi dans le cas des pourridiés, à *Fomes lignosus* par exemple, qui attaquent le porte-greffe. Des travaux sont en cours afin de trouver des porte-greffes résistants à la maladie à partir de différentes familles de *seedlings* infectées artificiellement. Les plants ayant survécu à une inoculation massive sont destinés à être multipliés par microbouturage. Cependant, des méthodes de lutte chimique ou utilisant des techniques culturales existent.

Pour certaines maladies foliaires, comme celle provoquée par *Colletotrichum* en Afrique centrale, l'utilisation de techniques culturales a permis d'apporter une solution (voir le chapitre Lutte chimique raisonnée et techniques culturales). Pour la maladie sud-américaine des feuilles d'hévéa (Salb, *South American leaf blight*), provoquée par *Microcyclus ulei*, la lutte génétique est considérée comme incontournable.

La maladie sud-américaine des feuilles de l'hévéa

L'entreprise Ford a été la première à lancer en 1937 un programme d'amélioration génétique. La sélection a d'abord été conduite au Brésil essentiellement, mais aussi au Costa Rica et au Guatemala. En raison des ravages observés sur ses plantations, Ford a dû abandonner en 1946 son entreprise courageuse. Il a été relayé en 1949 par la compagnie américaine Firestone qui développa un réseau comprenant le Guatemala (Finca Clavellinas), le Brésil (Fazenda Tres Pancadas dans l'Etat de Bahia), la Floride (station de quarantaine) et le Liberia.

Les premières sources de résistance provenaient des populations sauvages d'*Hevea brasiliensis* rencontrées dans le bas et dans le moyen bassin amazonien mais également dans le haut bassin amazonien, où ont été trouvés des arbres à résistance élevée : Acre (Brésil), Madre de Dios (Pérou), région commune au Brésil, au Pérou et à la Colombie, entre Leticia et Iquitos. On pense que c'est dans cette vaste région que vivent des populations hautement résistantes de *H. brasiliensis* (HOLLIDAY, 1970).

Deux autres espèces, *H. benthamiana* (Rio Negro) et *H. pauciflora* ont été utilisées pour leur très haut niveau de résistance ; la première surtout, particulièrement le clone F 4542 (Ford 4542), employé comme parent résistant dans les programmes de croisement qui suivirent. L'espèce *H. pauciflora*, totalement résistante à la maladie sud-américaine des feuilles mais non productive, présente un intérêt pour sa vigueur et l'absence d'hivernage (CHEE et al., 1986).

Trois autres espèces, *H. guianensis*, *H. microphylla* et *H. spruceana*, ont servi à la création d'hybrides interspécifiques avec *H. brasiliensis*, mais ces hybrides ont été éliminés car ils ne présentaient pas de caractéristiques agronomiques satisfaisantes (PINHEIRO et LIBONATI, 1971).

Les meilleurs résultats pour améliorer la résistance de l'hévéa à la maladie ont été obtenus par croisements interspécifiques entre *H. brasiliensis* et *H. benthamiana*. Cependant, la base génétique de la résistance se limite essentiellement au clone F 4542 (*H. benthamiana*) en raison, notamment, de sa résistance à *Phytophthora* des feuilles (HOLLIDAY, 1970).

Les sources primaires de résistance chez *H. brasiliensis* pour effectuer les croisements précédents proviennent de l'Acre (Brésil) et sont limitées aux clones F 351, F 409, FA 1717 (sélections Ford).

Un très grand nombre de croisements primaires ont également été effectués avec des clones orientaux très productifs tels que Pb 86-186 (Malaisie), Tjir 1, Tjir 16 (Java), Avros 49-183-363 (Sumatra). Les meilleurs descendants ont ensuite été rétrocroisés ou croisés avec ces mêmes clones orientaux.

Ces derniers sont en général extrêmement sensibles à *M. ulei*, car ils sont créés à l'abri de toute pression exercée par ce parasite. Il est aussi admis que leur base génétique commune se limite à 22 arbres seulement, depuis environ un siècle d'hévéaculture et que des millions d'arbres plantés actuellement ont ces individus comme ancêtres. Bien que les croisements successifs aient permis d'augmenter la productivité à un niveau presque équivalent à celui des clones orientaux des années 60, on peut regretter que la quasi-totalité des sélections sud-américaines issues de ces programmes de croisement possèdent comme seul parent commun, une source de résistance à *M. ulei*, le clone F 4542 (PINHEIRO et LIBONATI, 1971).

En outre, TOWNSEND (1960) signale une mauvaise transmission de la résistance du clone F 4542 sur les générations F₂ et F₃ obtenues par rétrocroisement avec un parent oriental sensible. Cela peut expliquer que les clones qui ont été

recommandés et le plus largement plantés en Amérique du Sud sont des clones de première génération (F_1) entre autres :

– *H. brasiliensis* x *H. benthamiana* = FX (Ford cross) 3810 - 3899 - 3925, IAN 717 (Belém) ;

– *H. brasiliensis* x *H. brasiliensis* = FX 25 - 3864 - 4098, IAN 710 - 713 - 873 (HOLLIDAY, 1970 ; CHEE *et al.*, 1986).

Ces clones sont encore plantés de nos jours à l'échelle industrielle, là où *Microcyclus* n'autorise pas la culture de clones orientaux.

L'hévéaculture en Amérique du Sud se trouve donc confrontée au double problème de la variabilité du parasite, encore mal définie, et d'une base génétique réduite, sur laquelle repose la résistance du matériel planté actuellement. En outre, ce matériel possède un potentiel de production maintenant dépassé par les clones modernes.

Compte tenu des possibilités d'adaptation du pathogène aux modifications de la population hôte, il est nécessaire aujourd'hui de s'intéresser non plus seulement à la résistance de type spécifique, ou totale, mais à une autre forme de résistance dite partielle, plus durable par nature car non spécifique (SIMMONDS, 1982).

De nouvelles sources de résistance doivent en conséquence être trouvées. En 1974 et en 1981, deux prospections ont été réalisées en Amazonie ; elles ont permis d'enrichir de façon significative le pool génique de l'hévéa et un fond de résistance aux maladies foliaires a pu être observé (NICOLAS *et al.*, 1994). Ce matériel nouveau a été sélectionné pour constituer une collection de travail (*core collection*), dans laquelle certains clones pourront servir de géniteurs pour la création clonale (CLÉMENT-DEMANGE *et al.*, 1995).

En Guyane française, des recherches ont été entreprises depuis 1982 (RIVANO *et al.*, 1989), d'une part, pour évaluer l'étendue de la variabilité génétique du parasite, d'autre part, pour identifier chez les clones disponibles (anciens et nouveaux) un certain nombre de composantes de la résistance partielle pouvant servir de base dans un nouveau programme d'amélioration génétique de l'hévéa pour l'Amérique latine (RIVANO, 1992).

Ces recherches sont orientées principalement sur l'étude du comportement des espèces du genre *Hevea*, de leurs hybrides et des clones d'intérêt agronomique dans des conditions écologiques et climatiques très favorables au *South American leaf blight*.

Des collections ont été constituées et sont constamment enrichies depuis près de quinze ans. Des champs de clones expérimentaux ont été mis en place, à petite échelle (clones en nombre élevé, effectifs réduits à moins de 50 individus par clone) et à grande échelle (nombre de clones réduit, effectifs supérieurs à 300 arbres par clone). Ce dispositif est complété par un laboratoire de phytopathologie, où est cultivée une importante collection d'isolats du champignon parasite.

Ces installations ont permis de recueillir des informations sur l'adaptation du matériel végétal au milieu et, notamment, sur sa sensibilité à *M. ulei* et à d'autres parasites foliaires. Elles ont permis de faire la part entre ce qui revient aux interactions hôte-climat à travers la phénologie de l'arbre et ce qui est dû aux interactions parasite-climat dans la relation complexe qui lie la plante et l'agent pathogène. Une première retombée de ces études de base réside dans la mise au point d'une méthode d'évaluation au champ de la résistance générale de l'hévéa aux maladies foliaires, et en particulier à *M. ulei* (RIVANO, 1997).

Les principales manifestations de la maladie évaluables quantitativement au champ sont le taux d'abscission des feuilles, l'intensité de la déformation des jeunes feuilles, le pourcentage de surface foliaire nécrosée chez les feuilles adultes. Pour chacune de ces trois expressions de la maladie, les clones testés ont pu être classés en trois groupes statistiquement homogènes. A quelques exceptions près, les clones d'origine sud-américaine sont significativement plus résistants que les matériels asiatiques ; certains sont même totalement résistants à la maladie depuis plus de dix ans (figure 3).

Par ailleurs, le rôle prépondérant de la phénologie, phénomène naturel de défoliation et de refoliation qui se manifeste chaque année en saison sèche et à partir de la cinquième année de plantation, a été démontré pour la protec-

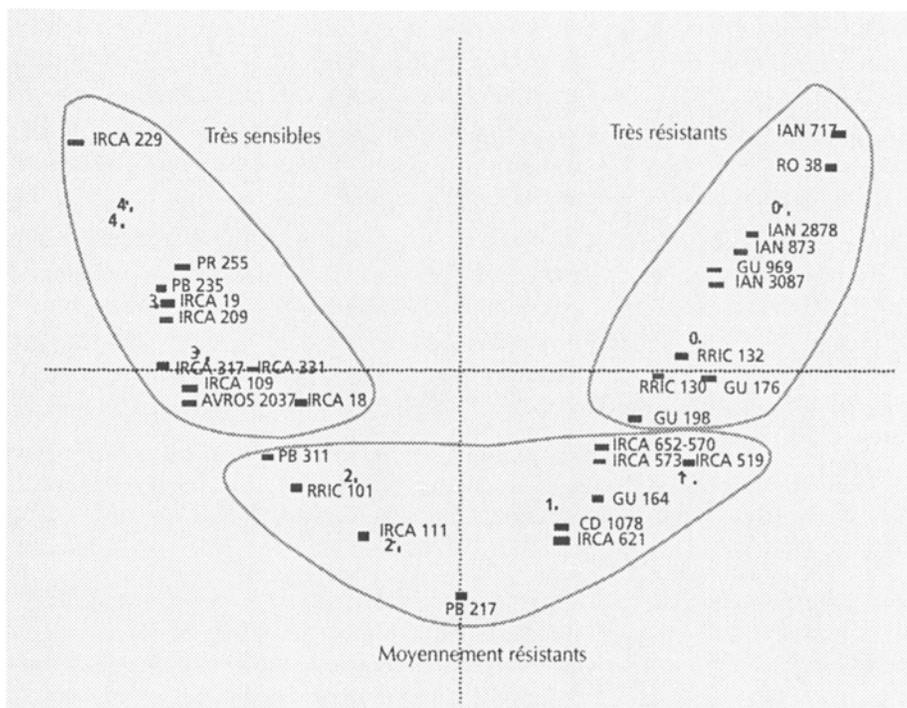


Figure 3. Répartition des clones d'après l'Afc réalisée à partir des notes d'intensité d'attaque de *Microcyclus ulei* sur jeunes feuilles (0 à 4) et feuilles âgées (0' à 4') (d'après RIVANO, 1997).

tion des arbres face aux attaques du champignon. Elle est le reflet de l'adaptation des clones aux conditions écologiques et climatiques dans lesquelles ils sont plantés et, dans les cas favorables, elle se traduit par une refoliation homogène et rapide de tous les arbres pendant une période de l'année où les conditions climatiques sont défavorables au développement du champignon. Etant donné que seules les feuilles de moins de 15 jours sont sensibles à *M. ulei*, ce phénomène naturel permettrait à certains clones d'échapper à la maladie en reconstituant en saison sèche leur feuillage et limiterait ainsi le développement des épidémies pendant la saison des pluies (RIVANO, 1992).

Une approche complémentaire, consistant à étudier en conditions contrôlées une dizaine de composantes de la résistance partielle de l'hévéa en pratiquant sur des plants en pots des inoculations artificielles de *M. ulei*, a permis d'arriver à des comparaisons clonales sur des bases quantitatives, tout en consolidant les résultats obtenus au champ (RIVANO, 1992).

Les résultats de ces inoculations font apparaître très fréquemment des interactions à caractère quantitatif entre les clones et les souches, qui ne permettent pas de porter un jugement global et définitif sur le niveau de résistance partielle d'un clone ou sur le niveau d'agressivité d'une souche pathogène. En effet, on ne peut se fonder sur l'inoculation d'une seule souche pour apprécier la résistance partielle d'un clone et réciproquement.

Ces interactions interdisent de considérer que la résistance partielle n'exerce aucune pression sur l'agressivité de la population pathogène et qu'elle est durable par nature. Contrairement aux hypothèses de VAN DER PLANK (1968), il faut admettre que l'agressivité peut évoluer en fonction de la force que lui oppose telle ou telle part des moyens de résistance mis en jeu par l'hôte.

La parade pourrait résider dans l'association de mécanismes de défense différents dans un même génotype d'hévéa, mais cela implique qu'on connaisse mieux ces mécanismes chez la plante.

On ne peut plus envisager de tirer parti d'un renforcement de la résistance partielle sans l'employer dans le cadre de stratégies conçues pour en prolonger la durée et l'efficacité. Lorsqu'on introduit la culture de l'hévéa dans une région nouvelle où *M. ulei* est encore absent, on peut envisager de réunir dans un même clone des formes de résistance partielle efficaces et des résistances totales dont le contournement serait jugé le moins probable, ces dernières assureraient une protection efficace au moins pendant les phases juvéniles du développement de l'arbre au cours desquelles l'absence de rythme de refoliation le rend particulièrement vulnérable ; la résistance partielle prendrait ensuite son relais en ralentissant la progression des dommages.

L'étude séparée des composants de la résistance partielle en conditions contrôlées d'infection a également révélé qu'aucun des clones en expérience ne présente les meilleures caractéristiques pour l'ensemble des manifestations de la résistance partielle. Tout se passe, de ce point de vue, comme si les sélections

réalisées en Amérique du Sud, en présence de la maladie et incluses dans nos essais avaient été menées partiellement en aveugle. Un matériel peut présenter de très bonnes caractéristiques associées à d'autres qui le sont moins.

Ces résultats ont permis de débiter sur de nouvelles bases un programme d'amélioration génétique de l'hévéa au Brésil afin de créer un matériel résistant à la maladie sud-américaine des feuilles, en associant dans un même génotype plusieurs éléments de résistance partielle, actuellement dispersés dans différents clones, tout en cherchant à rehausser le niveau de production.

Les cultures fruitières

La gommose à *Phytophthora* des agrumes

La lutte par voie génétique contre la gommose à *Phytophthora* des agrumes s'est révélée dès le début très intéressante. Elle s'est rapidement généralisée, essentiellement par le choix de variétés résistantes devant servir de porte-greffes. (BOCCAS et LAVILLE, 1978 ; LAVILLE, 1984).

Leur choix dépend de plusieurs facteurs. Il faut, en premier lieu, que les associations que les porte-greffes constituent avec les variétés commerciales soient compatibles avec l'existence des maladies à virus des agrumes, la *tristeza* notamment. Il faut également que les porte-greffes soient bien adaptés aux sols et au climat afin de permettre la récolte de fruits de qualité. C'est pourquoi la majorité des vergers de clémentiniers sont greffés soit sur le bigaradier, soit sur *Poncirus trifoliata*, soit sur le citrange Troyer.

Face aux attaques de *Phytophthora*, le bigaradier est considéré jusqu'à présent comme correctement résistant, à condition que les troncs et les racines ne soient pas blessés, car on sait que toute altération de l'écorce et des zones corticales des racines diminue notablement la résistance de cette variété de porte-greffe.

Poncirus trifoliata est nettement plus résistant, à la fois aux attaques insidieuses sur les racines et aux attaques de la base du tronc. Les blessures n'altèrent pas sa résistance et la cicatrisation s'effectue sans infection secondaire à *Phytophthora* (LAVILLE et BLONDEL, 1979 ; JACQUEMOND et BLONDEL, 1986).

La résistance du citrange Troyer est également de bon niveau, mais l'association de ce porte-greffe avec le clémentinier pose quelques problèmes dans certains vergers de Corse. On note en effet, sur le tronc, à la limite du greffon et du porte-greffe, quelques craquelures d'écorce sur le bourrelet de greffe. Ces blessures sont souvent à l'origine d'une gommose, qui se développe ensuite rapidement sur la partie du clémentinier sensible. Ces chancres, apparaissant

sur le tronc même à une certaine distance du sol, envahissent rapidement la base des branches charpentières. On ne peut donc dire, malgré les apparences, que le citrange Troyer est sensible à la gommose, mais on constate que ce type d'attaque de la greffe est plus fréquent sur l'association entre le citrange Troyer et le clémentinier (BOCCAS et LAVILLE, 1978).

Ce type d'attaque ainsi que les infections survenant directement sur les branches charpentières, sur la partie greffée du tronc (plantation trop basse) ou sur les racines ne peuvent être traités que chimiquement.

Les travaux portant sur la nature des relations entre les hôtes et les parasites indiquent que dans le couple agrume-*Phytophthora* se superposent deux catégories de relation, l'une de type polygénique, l'autre de type oligogénique (LAVILLE, 1975 ; VALLAVIEILLE, 1983). Cette dernière est plus facilement révélée au sein d'une population d'hôtes relativement sensibles appartenant à un même groupe, comme dans l'exemple des orangers ou lorsque seule la variété greffée varie. La première semble en revanche prépondérante, d'une part lorsque l'on compare l'ensemble des variétés d'agrumes, des plus sensibles aux plus résistantes, d'autre part, au sein de groupes d'hôtes résistants comme *Poncirus*.

Ces résultats indiquent qu'il est nettement préférable de sélectionner de nouvelles variétés résistantes dans les populations d'hybrides obtenus par croisement interspécifiques. En effet, au regard des caractéristiques principales des maladies à *Phytophthora* des agrumes, on note une forte variabilité potentielle des parasites, une faible variabilité des hôtes et une forte pression de sélection sur les populations parasites, l'utilisation d'une résistance de type horizontal (forte résistance partielle) présente indiscutablement de meilleures garanties de durée et d'efficacité dans les différentes zones géographiques.

La cercosporiose des agrumes

L'évaluation de la cercosporiose des agrumes, due à *Phaeoramularia angolensis* au champ a déjà été réalisée pendant plusieurs années au Cameroun. Sur environ 120 accessions d'agrumes, aucune d'elles ne s'est révélée totalement résistante (BELLA MANGA *et al.*, 1991 ; REY *et al.*, 1986 ; KUATE, 1993 ; KUATE *et al.*, 1994). Les différentes observations suggèrent toutefois une variation importante dans le comportement variétal allant d'une résistance partielle plus ou moins prononcée (limettiers, citronniers, pamplemoussiers et certains mandariniers) à une forte sensibilité (pomelos, orangers et d'autres mandariniers). Il n'existe toutefois aucune information sur les composantes mises en jeu au cours de ces interactions entre l'hôte et le parasite, qui peuvent moduler le niveau de résistance partielle. L'analyse de ces interactions, qui doit être effectuée dans des conditions standardisées (pour l'hôte et pour la pression d'inoculum), est réalisable en utilisant les techniques d'inoculations expérimentales déjà mises au point (NZOUMBA, 1985). Ces données sont indispen-

sables pour orienter le travail de criblage variétal pour lequel la résistance à *P. angolensis* devient le principal enjeu. L'exploitation des sources de résistance présentes dans le complexe d'espèces requiert la connaissance du déterminisme génétique et de l'héritabilité de la résistance partielle. Cet aspect sera prochainement étudié pour les deux principales méthodes de création variétale aujourd'hui bien maîtrisées chez les agrumes, la recombinaison sexuée et l'hybridation somatique (OLLITRAULT *et al.*, 1994a, 1994b).

Le chancre bactérien des agrumes

La sensibilité des agrumes, et plus largement celle des rutacées, au chancre bactérien, ou chancre asiatique, est généralement assez comparable chez l'ensemble des cultivars qui composent l'espèce végétale. Il existe cependant quelques différences marquées de sensibilité au sein des cultivars d'orangers et de pamplemoussiers vrais. La sensibilité des principaux agrumes est résumée dans le tableau 5 (VERNIÈRE, 1992).

La maladie des taches noires du manguier

A la Réunion, une large collection de manguiers a été constituée à partir des années 60. Les cultivars présents dans cette collection étaient principalement originaires de Floride et de l'archipel des Mascareignes (la plupart de ceux-ci ou leurs parents ont probablement été introduits d'Inde lors des migrations massives du XIX^e siècle). Des observations conduites pendant environ une décennie ont permis de constater que la majorité de ces cultivars étaient très sensibles à la maladie des taches noires due à *Xanthomonas sp. mangiferaeindicae*. Ces observations ont conduit depuis le début des années 80 à la diffusion auprès des arboriculteurs de trois cultivars José, Auguste et Early Gold. Les cultivars José et Auguste ont été diffusés à la Réunion car il existe une forte demande locale de fruits de type indien. Ils ont été choisis car ils étaient parmi les moins sensibles des cultivars de ce type et que leurs périodes de production étaient décalées de quatre à six semaines. La récolte de ces deux cultivars a donc lieu alors que la saison des pluies a déjà débuté à la Réunion. L'accumulation des données depuis les années 80 a permis de vérifier le bon comportement global du cultivar Auguste. Le cultivar José, trop tardif, est régulièrement l'objet d'assez sévères infections liées aux fortes pluies de la saison cyclonique.

Le bon comportement du cultivar Early Gold à la Réunion a pu être vérifié dans les nombreux vergers commerciaux installés depuis le début des années 80. Des études ont permis de démontrer les points suivants :

Tableau 5. Sensibilité des agrumes à *Xanthomonas axonopodis* pv. *citri*.

Classes de sensibilité des cultures fruitières			
Très sensible	Sensible	Peu sensible	Résistant
<i>C. paradisi</i> (Pomelo)	<i>C. latifolia</i> (limettier de Tahiti)	<i>C. medica</i> (cédrat)	<i>C. madurensis</i> (calamondin)
<i>C. aurantifolia</i> (Limettier mexicain)		<i>C. limon</i> (citronnier)	<i>C. unshiu</i> (mandarinier Satsuma)
<i>C. hystrix</i> (Combava)			<i>C. reticulata</i> (mandarinier)
		<i>C. grandis</i> (Pamplemoussier)	
	<i>C. sinensis</i> (Oranger) Tangelo*	Tangor*	<i>Fortunella</i> spp. (Kumquat)
* Cultivars hybrides Tangelo : <i>C. reticulata</i> x <i>C. paradisi</i> Tangor : <i>C. sinensis</i> x <i>C. reticulata</i>			
Classes de sensibilité des porte-greffes			
Très sensible	Sensible	Peu sensible	Résistant
<i>Poncirus trifoliata</i> (Oranger trifolié)		<i>C. macrophylla</i>	
Citrange* (Rangpur)	<i>C. limonia</i>		
Citrumelo* (citronnier rugue ux)	<i>C. jambhiri</i>		
	<i>C. aurantium</i> (bigaradier)		
	<i>C. reshni</i> (mandarinier Cléopâtre)		
* cultivars hybrides : Citrange, <i>C. sinensis</i> x <i>Poncirus trifoliata</i> ; Citrumelo, <i>Poncirus trifoliata</i> x <i>C. paradisi</i> cv. Swingle			

– la sensibilité intrinsèque des fruits du cultivar Early Gold à la maladie est élevée, qu'il s'agisse d'infections par blessures ou lenticellaires (PRUVOST et LUISETTI, 1991) ;

– dans les vergers de production, on constate que les arbres de ce cultivar portent peu de lésions foliaires par rapport aux cultivars très sensibles. Il a par ailleurs été démontré sur plusieurs cultivars, à la Réunion et en Afrique du Sud, qu'il existe une relation très nette entre les niveaux de maladie enregistrés sur les feuilles lors de la saison hivernale et les pourcentages de fruits atteints à la

récolte (MANICOM, 1986 ; PRUVOST *et al.*, 1990). La faible sensibilité des feuilles du cultivar Early Gold a été vérifiée en le comparant aux cultivars Maison Rouge, Haden et Irwin plus sensibles ;

– la présence d'eau est indispensable pour qu'une infection ait lieu.

Si la moindre sensibilité foliaire joue un rôle dans le comportement global du cultivar Early Gold, il est important de souligner qu'il figure parmi les cultivars les plus précoces de la collection initiale. La majorité de la récolte est donc chaque année effectuée à la Réunion avant le début de la saison des pluies. Ce cas constitue donc un bon exemple d'adaptation d'un cultivar aux conditions écologiques.

En Afrique du Sud, où la saison des pluies commence dès le début du mois de novembre, le comportement du cultivar Early Gold est relativement médiocre.

Plusieurs autres cultivars présentent des niveaux intéressants de résistance. Le cultivar Sensation, pourtant très tardif, est décrit dans la littérature comme résistant à la maladie. Il n'a pas été diffusé à la Réunion, car au vu des problèmes rencontrés avec le cultivar José, l'accent avait été mis sur la diffusion de cultivars précoces. Son niveau de résistance, confirmé par plusieurs équipes, en fait néanmoins un cultivar potentiellement intéressant. Il a été utilisé largement en Australie et en Afrique du Sud dans des programmes de création variétale visant à obtenir des lignées résistantes (DU PLOOY, 1991 ; WHILEY *et al.*, 1993). Les recherches menées en Afrique du Sud ont conduit à la diffusion récente de quatre cultivars sélectionnés pour leur résistance à la maladie des taches noires en Afrique du Sud : Ceriese, Heidi, Neldica, et Neldawn (DU PLOOY, 1991). Les mécanismes de résistance restent inconnus. Le comportement agronomique et la sensibilité à cette maladie sont actuellement en cours d'évaluation à la Réunion pour les cultivars Sensation, Heidi et Neldawn.

La maladie des taches noires du manguier est probablement originaire du sous-continent indien. Des symptômes typiques ont été observés sur des échantillons d'herbier collectés vers 1880. C'est probablement dans cette région qu'il y a eu la plus longue confrontation entre l'hôte et l'agent pathogène. La diversité génétique de l'agent pathogène au sein des souches d'Inde est nettement plus large que chez celles qui proviennent d'autres pays (GAGNEVIN *et al.*, 1997). Une prospection de sources de résistance à la maladie dans cette région serait donc intéressante à entreprendre. Par ailleurs, aucune information n'est disponible à ce jour sur la sensibilité d'autres espèces du genre *Mangifera* à la maladie. Des sources de résistance pourraient exister dans ce matériel.

Des travaux récents ont mis en évidence l'existence d'une assez large variabilité phénotypique et génétique chez *Xanthomonas sp. mangiferaeindicae* (GAGNEVIN *et al.*, 1997). Il est indispensable de prendre en compte cette variabilité lors de l'évaluation de la sensibilité des cultivars de manguier à la maladie des taches noires.

La *tristeza* des agrumes

LES PLANTES HÔTES DU *CITRUS TRISTEZA VIRUS*

On entend par plante hôte les plantes capables de multiplier le *citrus tristeza virus* dans leurs tissus, indépendamment de l'expression de symptômes. Cette capacité est habituellement testée par dosage Elisa de l'antigène viral dans les plantes.

La gamme d'hôtes du *citrus tristeza virus* est essentiellement restreinte à la famille des rutacées. En effet, plus de 100 espèces appartenant à 38 autres familles se sont révélées indemnes de *citrus tristeza virus* après une inoculation mécanique ou après une exposition aux insectes vecteurs. Seules certaines passifloracées ont pu être infectées expérimentalement. Toutefois, dans les conditions naturelles de l'île de la Réunion, où la maladie est efficacement disséminée par un vecteur, les passiflores sont très rarement infectées par le *citrus tristeza virus*. Ainsi, après deux ans d'exposition de 400 lianes (principalement *Passiflora edulis*) aux populations vectrices naturelles, une seule s'est trouvée infectée.

LES SOURCES DE RÉSISTANCE ET DE TOLÉRANCE CHEZ LES RUTACÉES

La forme foudroyante de la *tristeza* (*quick decline*) touche particulièrement les orangers et les mandariniers lorsqu'ils sont associés à certains porte-greffes, le bigaradier notamment. Elle résulte d'une incompatibilité entre le porte-greffe et le greffon provoquée par le virus et a entraîné la perte de millions d'arbres greffés sur le bigaradier à travers le monde. Pour les orangers et les mandariniers, on peut remédier à ces dégâts par l'emploi de porte-greffe conférant une tolérance ou une résistance à l'association. Une vingtaine de lignées de porte-greffes ont été testées avec le mandarinier Beauty. Ces associations, criblées à la Réunion en présence de souches virales sévères, ont permis d'identifier différents porte-greffes présentant à la fois un bon niveau de résistance au virus et des caractéristiques agronomiques satisfaisantes (GRISONI, 1995 ; GRISONI *et al.*, 1989). En revanche, plusieurs hybrides ayant comme parents le bigaradier et *P. trifoliata* ont été décevants. L'hybride naturel de bigaradier Gao-Tao présente un bon niveau de résistance au *quick decline* mais s'est révélé sensible au *stem pitting* dans les conditions de l'île de la Réunion.

La résistance au *citrus tristeza virus* de *Poncirus trifoliata* a déjà été mise à profit pour la production de porte-greffes. D'autres sources de résistance au virus pourraient être trouvées chez certaines rutacées et utilisées dans les programmes d'amélioration variétale.

Le citrange Carrizo (hybride entre *P. trifoliata* et l'oranger) a été retenu pour les programmes de développement des pépinières à la Réunion. Ce choix de porte-greffe a également été effectué dans les Antilles françaises bien avant l'introduction récente du *citrus tristeza virus* et du puceron *Toxoptera citricidus* (Kirkaldy), ce qui a permis d'en réduire considérablement l'impact.

LA PRÉMUNITION DES ESPÈCES DIRECTEMENT SENSIBLES

Plusieurs espèces ont une sensibilité propre au *citrus tristeza virus* (indépendante du porte-greffe utilisé). Il s'agit surtout des *Citrus* acides comme les limettiers, les combavas ou les pomelos. Cette sensibilité se traduit par des symptômes de *stem pitting*, souvent accompagnés d'une diminution plus ou moins importante de la vigueur des plants. L'intensité des symptômes varie fortement en fonction de la nature des souches virales. Cette variabilité et l'existence d'interactions entre isolats viraux permet de protéger les espèces sensibles des dégâts provoqués par les souches sévères en préinoculant les plants avec un isolat modéré. Des isolats prémunisants ont été sélectionnés à la Réunion pour le combava (AUBERT et BOVÉ, 1984 ; GRISONI, 1995). La prémunition permet de garantir durablement la productivité des combavas dans un environnement où sévissent des souches sévères de *tristeza* (figure 4).

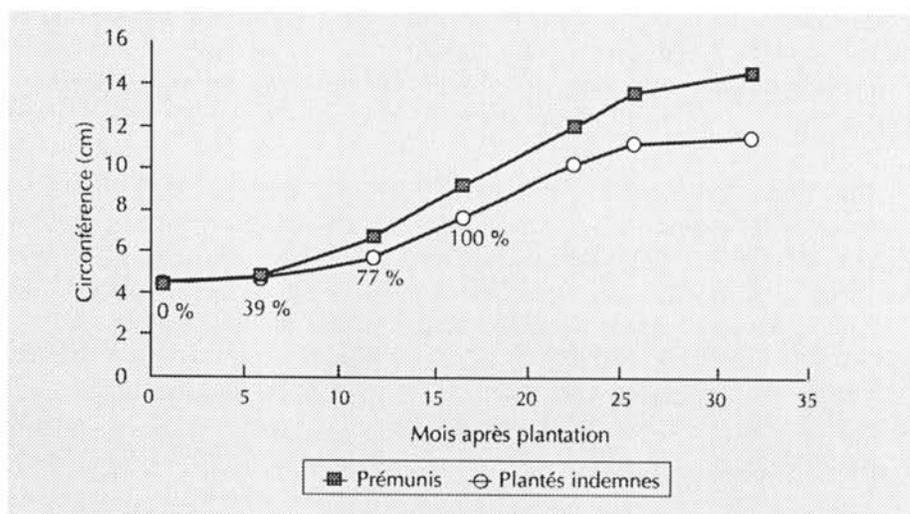


Figure 4. Croissance du greffon entre combavas, plantés indemnes de Ctv et plants prémunis par l'isolat TR 26. Taux de contamination des arbres plantés indemnes (d'après GRISONI, 1995).

Conclusion

Les travaux décrits dans ce chapitre ont bien souvent contribué à juguler les maladies des cultures pérennes tropicales grâce à une connaissance approfondie de l'évolution de la plante dans son milieu permettant de définir des stratégies de sélection, qui intègrent les différents paramètres d'intérêt économique.

Ces travaux se sont toutefois heurtés, ou se heurtent toujours, à plusieurs écueils, qui ne peuvent être ignorés. Ils tiennent, en premier lieu, à la nature même des cultures pérennes dont, par définition, les cycles de reproduction et

de culture imposent généralement de longs délais pour obtenir des résultats et les exploiter.

Il est par conséquent nécessaire de mettre au point des tests précoces, fiables, rapides et reproductibles. Dans la plupart des cas, la connaissance de l'agent pathogène, ou de son vecteur, a conduit à mettre en œuvre des méthodes de criblage, dont les résultats peuvent être désormais constatés en vraie grandeur. Il faut toutefois se prémunir, par des stratégies adaptées, des risques liés au développement des résistances vite contournées par le pathogène (rouille orangée du caféier, maladie sud-américaine des feuilles de l'hévéa). De même, il faut diffuser un matériel végétal qui ne repose pas sur une base génétique trop étroite, comme c'est encore le cas pour la fusariose du palmier à huile en Afrique de l'Ouest. L'apparition de nouveaux pathogènes pourrait alors se révéler désastreuse.

L'essor récent des biotechnologies laisse espérer de nouveaux développements dans l'amélioration de la résistance variétale. C'est ainsi, tout d'abord, que l'analyse des populations phytopathogènes et de leur diversité, caractérisées à l'aide de marqueurs moléculaires, permet de cibler les isolats les plus représentatifs des différentes zones de production. Ce progrès devrait conduire à mieux évaluer les résistances et contribuer à définir de nouvelles stratégies d'amélioration, fondées sur la sélection assistée par marqueurs. De plus en plus, la génétique de la résistance, dont l'étude est liée à la cartographie du génome des plantes et à l'identification des gènes de résistance, permet d'entrevoir une meilleure gestion des relations entre hôtes et parasites et des mécanismes qui les régissent.

Références bibliographiques

- ANZUETO F., 1993. Etude de la résistance du caféier (*Coffea* sp.) à *Meloidogyne* sp. et *Pratylenchus* sp. Thèse de doctorat, Ensa, Rennes, France, 123 p.
- ANZUETO F., BERTRAND B., DUFOUR M., 1995. Desarrollo de una variedad porta-injerto resistente a los principales nematodos de América Central. Boletín Promecafe, Enero-Junio : 13-15.
- AUBERT B., BOVÉ C., 1984. Mild and severe strains of *Citrus tristeza virus* in Reunion Island. In : Proc. IXth Conf. IOCV, Riverside, University of California, Etats-Unis, p. 57-61.
- BACHY A., FEHLING C., 1957. La fusariose du palmier à huile en Côte d'Ivoire. J. Agric. Trop. Bot. Appl. 4 : 228-240.
- BEEN B.O., 1981. Observations on field resistance to lethal yellowing in coconut varieties and hybrids in Jamaica. Oléagineux 36 (1) : 9-11.

- BEEN B.O., 1995. Integrated pest management for the control of lethal yellowing : quarantine cultural practices and optimal use of hybrids. In : lethal yellowing : research and practical aspects, F.W. Howard et G.R. Ashburner éd., Kluwer Academic Publishers, Oropesa Ed., p. 101-109.
- BELLA MANGA, BIEYSSE D., MOUEN BEDIMO J.A., AKALAY I., BOMPARD E., BERRY D., 1997. Observations sur la diversité de la population de *Colletotrichum kahawae* agent de l'anthracnose des baies du caféier arabica : implications pour l'amélioration génétique. XVII^e colloque scientifique sur le café, Nairobi, Kenya. Paris, France, Asic, 228 p.
- BELLA MANGA, KUATE J., REY J.Y., DAMESSE F., NGBWA M., 1991. Criblage variétal au champ de divers groupes d'agrumes en fonction de leur sensibilité à la cercosporiose. Journées Ifra-Cirad agrumes et manguiers, Montpellier, septembre 1991, doc. 45.
- BERRY D., 1997. Recherche et création de variétés de caféiers résistants à l'anthracnose des baies. Montpellier, France, Cirad, document cirad-cp n° 568.
- BERRY D., CILAS C., 1994. Etude génétique de la réaction à la pourriture brune des cabosses chez les cacaoyers (*Theobroma cacao* L.) issus d'un plan de croisement dialèle. Agronomie 14 : 599-609.
- BESSE J., 1964. L'amélioration du cacaoyer en Côte d'Ivoire. Café, cacao, thé 8 (4) : 245-263.
- BESSE J., 1969. Bilan des travaux de sélection et d'amélioration du cacaoyer en Côte d'Ivoire. In : Mem. II Conf. Internac. Pesquisas em Cacau, 1967, Salvador e Itabuna, Bahia, Brésil, p. 57-70.
- BLAHA G., LOTODÉ R., 1976. Un critère primordial de sélection du cacaoyer au Cameroun : la résistance à la pourriture brune des cabosses (*Phytophthora palmivora*). Variations des réactions à la maladie en liaison avec les données écologiques et l'état physiologique des fruits. Café, cacao, thé 20 (2) : 97-116.
- BLAHA G., PARIS N., 1987. Examen en microscopie électronique de l'aspect externe des cabosses du cacaoyer saines ou infectées par *Phytophthora megakarya*. Café, cacao, thé 31 (1) : 23-34.
- BOCCAS B., LAVILLE E., 1978. Les maladies à *Phytophthora* des agrumes. Paris, France, Setco, 162 p.
- BOUHARMONT P., 1992. Sélection de la variété Java et son utilisation pour la régénération de la caféière Arabica au Cameroun. Café, cacao, thé, 36 (4) : 247-262.
- BOUHARMONT P., 1995. La sélection du caféier Arabica au Cameroun (1964-1991). Montpellier, France, Cirad-cp, document interne.
- CALVEZ C., RENARD J.-L., MARTY G., 1980. La tolérance du cocotier hybride Local x Renell à la maladie des Nouvelles-Hébrides. Oléagineux 35 : 443-449.
- CHEE K.H., KAI-MING Z, DARMONO TW, 1986. Occurrence of eight races of *Microcyclus ulei* on hevea rubber in Bahia, Brazil. Transactions of the British Mycological Society 87 (1) : 15-21.
- CHEVAUGEON J., 1973. Synthèse et bilan de la seconde réunion du sous-groupe de travail Afrique sur le *Phytophthora palmivora*. Cah. Orstom, série Biol. 20 : 101-104.

- CILAS C., BERRY D., PAULIN D., N'GORAN J.A., DJIEKPOR E.K., 1996. La résistance à la pourriture des cabosses au Cameroun, en Côte d'Ivoire et au Togo. In : XIIIth Intern. Cocoa Research. Conf., Salvador, Bahia, Brésil.
- CILAS C., BOUHARMONT P., BOCCARA M., ESKES A., BARADAT P., 1998. Prediction of genetic value for coffee production in *Coffea arabica* from a half-diallel with lines and hybrids, *Euphytica*, 104 : 49-59.
- CILAS C., VERSCHAVE P., BERRY D., 1994. Recherche chez le cacaoyer d'un index de sélection pour deux caractères. In : Traitements statistiques des essais de sélection. Stratégies d'amélioration des plantes pérennes. Actes du séminaire de biométrie et génétique quantitative. Montpellier, France, Cirad, p. 333-341.
- CLÉMENT D., N'GORAN J.A., PAULIN D., LACHENAUD P., SOUNIGO O., ESKES A.B., 1996. Amélioration du cacaoyer en Côte d'Ivoire : nouvelles sorties variétales. In : XIIIth Intern. Cocoa Research. Conf., Salvador, Bahia, Brésil.
- CLÉMENT-DEMANGE A., NICOLAS D., LEGNATE H., RIVANO F., LE GUEN V., GNAGNE M., CHAPUSET T., 1995. Hévéa : stratégies de sélection. Plantations, recherche, développement 2 (3) : 5-14.
- CONCIBIDO-MANO HAR E.C., ABAD R.G., 1994. Notes on the incidence of *Phytophthora* infection on coconut cultivars in the Philippines. In : Coconut *Phytophthora*, Cec-Balitka-Cirad. Workshop Proceedings, 26-30 October 1992, Manado, Indonésie. Collection Colloques Cirad, Montpellier, France, p. 129-135.
- COOK R.T.A., 1973. Screening coffee plants for CBD resistance. Coffee Res. Found. Kenya. Annu. Rep. 73 : 66-68.
- DECAZY B., PHILIPPE R., MARBAN N., VILLAIN L., SARAH J.-L., 1997. Evaluation et sélection de germoplasme pour la résistance aux principaux nématodes en Amérique centrale. Rapport technique final. Montpellier, France, Cirad, 65 p. (document interne).
- DIABATE S., TAQUET B., RENARD J.-L., FRANQUEVILLE H. DE, REISER P., 1990. Analyse en Clhp des substances produites par le palmier à huile au cours de l'infection par le *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaeidis*. Perspectives pour la sélection. Oléagineux 45 (2) : 49-55.
- DUFOUR B., DJIEKPOR E.K., PAULIN D., CILAS C., 1993. Méthode de criblage pour la résistance au virus du *swollen shoot* : amélioration de la transmission par cochenilles. In : XI^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 18-24 juillet 1993, p. 243-244.
- DU PLOOY C.P., 1991. Mango breeding and selection for South Africa. Csfri Inf. Bull. 221 : 3-4.
- ESKES A.B., 1989. Resistance. In : Coffee rust : epidemiology, resistance and management. A. C. Kushalappa et A. B. Eskes (édit.). Etats-Unis, CRC Press, p. 171-291.
- FAGIOLI S., 1988. Recherches sur la résistance à *Hemileia vastatrix* Berk. et Br. de génotypes de *Coffea arabica* L. d'origines éthiopiennes : nature de la résistance, aspects histopathologiques, pouvoir pathogène d'*H. vastatrix*. Thèse de doctorat, Ensa, Montpellier, France, 124 p.
- FAZUOLI L.C., 1986. Genética e melhoramento do cafeeiro. In : A.B. Rena *et al.* édit. Cultura do cafeeiro, fatores que afetam a produtividade, Piracicaba, Brésil, Associação para Pesquisa da Potassa e do Fosfato, p. 87-113.

FIRMAN D., 1964. Screening of *Coffea* for resistance to coffee berry disease. E. Afric. Agric. For. J. 29 : 192.

FRANQUEVILLE H. DE, 1984. La fusariose du palmier à huile : relation entre la résistance en pépinière et la résistance en champ. Oléagineux 39 (11) : 513-518.

FRANQUEVILLE H. DE, 1991. Antécédent savane ou antécédent forêt : influence des isolats du pathogène sur le comportement des lignées de palmier à huile vis-à-vis de la fusariose. Oléagineux 46 (5) : 180-186.

FRANQUEVILLE H. DE, ALLOU KOUASSI, 1994. Development of an inoculation test with *Phytophthora katsurae*, a cause of immature nutfall in Côte d'Ivoire. In : Coconut *Phytophthora*, Cec-Balitka-Cirad. Workshop Proceedings, 26-30 October 1992, Manado, Indonésie. Collection Colloques Cirad, Montpellier, France, p. 117-120.

FRANQUEVILLE H. DE, DIABATE S., 1995. La fusariose du palmier à huile en Afrique de l'Ouest. Plantations, recherche, développement 2 (4) : 5-13.

FRANQUEVILLE H. DE, RENARD J.-L., 1990. Bilan de l'amélioration du niveau de tolérance du palmier à huile à la fusariose. Evolution de la maladie sur la plantation R. Michaux. Oléagineux 45 (10) : 399-405.

FRANQUEVILLE H. DE, TAFFIN G. DE, SANGARE A., LE SAINT J.-P., POMIER M., RENARD J.-L., 1989. Mise en évidence de caractères de tolérance au *Phytophthora hevea* chez le cocotier en Côte d'Ivoire. Oléagineux 44 (2) : 93-103.

GAGNEVIN L., LEACH J.E., PRUVOST O., 1997. Genomic variability of the *Xanthomonas* pathovar *mangiferaeindicae*, agent of mango bacterial black spot. Appl. Environ. Microbiol. 63 : 246-253.

GONÇALVES W., FERRAZ, LCCB, 1987. Resistência do cafeeiro a nematóides. In : Informe Agropecuario. Minas Gerais, Brésil, Epamig, p. 172 : 66-72.

GONÇALVES M.M., RODRIGUES M.L., MEXIA J.N., E. DA EHNHARDT E., 1977. Amélioration de la caféiculture à Timor face à l'*Hemileia vastatrix* B. et Br. In : VIII^e colloque scientifique international sur le café. Abidjan, Côte d'Ivoire. Paris, France, Asic, p. 515-522.

GRISONI M., 1995. Le virus de la tristezza des agrumes (Ctv). Variabilité de l'agent pathogène et épidémiologie de la maladie dans les conditions de l'île de la Réunion. Thèse de doctorat, Ensam, Montpellier, France, 172 p.

GRISONI M., CABEU P., AUBERT B., 1989. Résultats de douze années d'un essai de comportement de 5 porte-greffes en association avec 4 cultivars d'agrumes à l'île de la Réunion. Fruits 44 : 529-538.

HERNANDEZ A., 1997. Etude de la variabilité intra et interspécifique des nématodes du genre *Meloidogyne* parasites des caféiers en Amérique centrale. Thèse de doctorat, université Montpellier II, France, 102 p.

HERNANDEZ A., FARGETTE M., SARAH J.-L., ESKES A., DECAZY B., MOLINIER V., BOISSEAU M., 1995. Caractérisation biochimique, biologique et morphologique de différentes populations de *Meloidogyne* spp. parasites du café en Amérique centrale. Résumés du X^e colloque de l'Asic, Kyoto, Japon, 9-14 avril 1995.

HOLGUIN MELENDEZ F., 1993. Contribution à la recherche d'une résistance durable du caféier (*Coffea* spp.) à la rouille orangée (*Hemileia vastatrix* Brek. et Br.). Etude de la

variabilité génétique du pathogène. Thèse de doctorat, université Montpellier II, France, 172 p.

HOLLIDAY P., 1970. South American leaf blight (*Microcyclus ulei*) of *Hevea brasiliensis*. Kew, Royaume-Uni, Commonwealth Mycological Institute. Phytopathological papers n° 12, 30 p.

IRHO, 1989. Rapport d'activité, Institut de recherches pour les huiles et oléagineux. Numéro spécial. Oléagineux 44 (4) : 117-118.

IRHO, 1992. Rapport d'activité, institut de recherches pour les huiles et oléagineux. Numéro spécial. Oléagineux 47 (6) : 374.

JACQUEMOND C., BLONDEL L., 1986. Contribution à l'étude des porte-greffes d'agrumes : le *Poncirus trifoliata*. Fruits 41 (6) : 381-392.

KHARIE S., THÉVENIN J.M., MOTULO H.F.J., 1994. Assessing coconut *Phytophthora* disease tolerance in Indonesia : development of an inoculation method and first tests. In : Coconut *Phytophthora*, Cec-Balitka-Cirad. Workshop Proceedings, 26-30 October 1992, Manado, Indonésie, collection Colloques Cirad, Montpellier, France, p. 121-127.

KUATE J., 1993. A diagnostic sheet for citrus leaf spot disease. In : Methods and practices of plant disease diagnosis. Aps Press, 10 p.

KUATE J., BELLA MANGA, DAMESSE F., FOURE E., REY J.Y., 1994. La cercosporiose des agrumes due à *Phaeoramularia angolensis*. Evolution de la maladie sur fruits en zones forestières humides. Fruits 49 (2) : 93-101.

LANAUD C., KEBE I., RISTERUCCI A.M., N'GORAN J.A.K., GRIVET L., TAHI M., CILAS C., PIERETTI I., ESKES A.B., DESPREAUX D., 1997. Mapping quantitative trait loci (QTLs) for resistance to *Phytophthora palmivora*. In : *Theobroma cacao*. International conference on the status of plant and animal genome research, San Diego, Etats-Unis, 12-16 janvier 1997, S.R. Heller (éd.) Washington, Etats-Unis, p. 137.

LAVILLE E., 1962. Infestation expérimentale de jeunes plantules de palmier-dattier par *Fusarium oxysporum* var. *albedinis*. Fruits 17 : 88-90.

LAVILLE E., 1975. Réflexions sur la nature des relations hôte-parasite dans le couple agrumes-*Phytophthora* spp. Fruits 30 (1) : 19-22.

LAVILLE E., 1984. La gommose à *Phytophthora* des clémentiniers en Corse. Arboriculture fruitière 2 : 32-35.

LAVILLE E., BLONDEL L., 1979. Comportement de différents clones de *Poncirus trifoliata* aux attaques racinaires à *Phytophthora* sp. Fruits 34 (3) : 175-178.

LEDEME P., DIABATE S., FRANQUEVILLE H. DE, RENARD J.-L., JAY M., 1992. Role of phenolic metabolism in respect to the tolerance of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) to *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaeidis*. In : XXth conference of the European foundation for plant pathology : mechanisms of plant defence, Strasbourg, France, 24-27 août 1992.

LEGG J.T., LOCKWOOD G., 1977. Evaluation and use of a screening method to aid selection of cocoa (*Theobroma cacao*) with field resistance to cocoa swollen shoot virus in Ghana. Annals of Applied Biology 86 : 241-248.

- LEGUIZAMON J., 1983. Contribution à la connaissance de la résistance incomplète du caféier à *Hemileia vastatrix* Berk. et Br. Thèse, Ensa, Montpellier, France, 183 p.
- LOTODÉ R., MULLER R.A., 1974. Problems of experimentation with cocoa trees. In : *Phytophthora* disease of cocoa ; P.H. Gregory éd., Longman Londres, Royaume-Uni, p. 23-50.
- MAC DONALD J., 1926. A preliminary account of a disease of green coffee berries in Kenya. Transactions of the British Mycological Society 11 : 145-154.
- MANICOM, B.Q., 1986. Factors affecting bacterial black spot of mangoes caused by *Xanthomonas campestris* pv. *mangiferaeindicae*. Ann. Appl. Biol. 109 : 129-135.
- MARIAU D., 1992. Etudes entomologiques relatives à la transmission de la maladie de la pourriture du cœur du palmier à huile en Amazonie équatorienne. Document interne Cirad-cp, n° 2412 (mars 1992).
- MARIAU D., DERY S.K., SANGARE A., N'CHO Y.P., PHILIPPE R., 1996. Le jaunissement mortel du cocotier au Ghana et tolérance du matériel végétal. Plantations, recherche, développement 3 : 105-112.
- MARTICOU H., MULLER R.A., 1964. Essai de mise au point d'une méthode d'expérimentation adaptée aux conditions de la cacaoyère camerounaise traditionnelle. Café, cacao, thé 8 (3) : 173-202.
- MASABA D.M., VAN DER VOSSEN H.A.M., 1982. Evidence of cork barrier formation as resistance mechanism to berry disease (*Colletotrichum coffeanum*) in Arabica coffee. The Netherland J. of Plant Path. 88 : 19-32.
- MEPSTED R., FLOOD J., PAUL T., COOPER R.M., 1994. Virulence and aggressiveness in *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaeidis*; implications for screening for disease resistance. Oléagineux 49 (5) : 209-212.
- MEUNIER J., GASCON J.-P., 1972. Le schéma général d'amélioration du palmier à huile à l'Irho. Oléagineux 27 (1) : 1-12.
- MEUNIER J., RENARD J.-L., QUILLEC G., 1979. Hérité de la résistance à la fusariose chez le palmier à huile *Elaeis guineensis* Jacq. Oléagineux 34 : 555-561.
- MULLER R.A., 1974. Integrated control methods. In : *Phytophthora* disease of cocoa, P.H. Gregory (éd.), Longman, Londres, Royaume-Uni, p. 259-265.
- MULLER R.A., 1984. Quelques réflexions à propos de la sélection de variétés de caféiers résistants à la rouille orangée (*Hemileia vastatrix* B. et Br.). Café, cacao, thé 26 : 17-42.
- MULLER R.A., 1985. Quelques idées relatives au problème de la sélection de variétés de caféiers résistantes à la rouille orangée (*Hemileia vastatrix* B. et Br.). In : XXI^e colloque scientifique international sur le café, Lomé, Togo. Paris, France, Asic, p. 615-623.
- NICOLAS D., RIVANO F., LEGNATE H., SEGUIN M., GOBINA M.S., 1994. Etude et caractérisation de nouvelles ressources génétiques : leur utilisation en amélioration de l'hévéa. Montpellier, France, Cirad-cp, 80 p.
- N'GORAN J.A.K., 1994. Contribution à l'étude génétique du cacaoyer par les marqueurs moléculaires : diversité génétique et recherche de Qtl. Thèse de doctorat, Ustl, Montpellier II, France, 105 p.

- N'GORAN J.A.K., KEBE I., TAHI M., PAULIN D., CLÉMENT D., ESKEA A.B., 1996. Pathology and breeding research on resistance to black pod in Côte d'Ivoire. In : Ingenic, International workshop on the contribution of disease resistance to cocoa variety improvement, Bahia, Brésil, 25-26 novembre 1996, p. 32-33.
- NUÑEZ C., BERTRAND B., VARGAS L., AVELINO J., 1995. Estudio preliminar sobre el modo de inoculación del hongo *Mycena citricolor* (ojo de gallo) sin heridas en la hoja del cafeto : importancia de diferentes factores que intervienen en la penetración. In : XVI Simposio sobre caficultura latinoamericana, lica, Costa Rica, 1993.
- NYASSE S., 1997. Etude de la diversité de *Phytophthora megakarya* et caractérisation de la résistance du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) à cet agent pathogène. Thèse de doctorat, Ensat, Institut national polytechnique, Toulouse, France, 165 p.
- NYASSE S., BIDZANGA N.L., BLAHA G., FLAMENT M.H., BERRY D., CILAS C., ESKEA A.B., DESPREAUX D., 1996. Update of the work on resistance of cocoa to *Phytophthora* spp. for selection in Cameroon. In : XIIIth Intern. cocoa research Conf., Salvador, Bahia, Brésil.
- NYASSE S., BLAHA G., CILAS C., 1993. Pathogénie de *Phytophthora megakarya* et son implication pour la mise au point d'un test précoce de sensibilité à la pourriture brune sur cacaoyer. In : XIth intern. cocoa research conf., Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, p. 83-90.
- NYASSE S., CILAS C., HERAIL C., BLAHA G., 1995. Leaf inoculation as an early screening test for cocoa (*Theobroma cacao* L.) resistance to *Phytophthora* black pod disease. Crop Protection 14 (8) : 657-663.
- NYORO J.K., SPREY L.H., 1986. Producing Ruiru 11 seedlings. Kenya Coffee 51 : 7.
- NZOUNBA B., 1985. Inoculations expérimentales de *Cercospora angolensis* sur jeunes plantules d'agrumes. Fruits 40 (3) : 191-195.
- OLLITRAULT P., DAMBIER D., CABASSON C., ALLENT V., ENGELMAN F., 1994a. Optimized management of citrus embryogenic calli for breeding programmes. Fruits 49 : 394-397.
- OLLITRAULT P., DAMBIER D., CABASSON C., TEISSON C., LURO F., 1994b. Protoplast fusion in *Citrus*. Fruits 49 : 401-403.
- PAULIN D., DJIEKPOR E.K., CAPLONG P., CILAS C., 1993. Evaluation de la résistance du cacaoyer au virus du swollen shoot. In : XXI^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 18-24 juillet 1993, p. 243-244.
- PAULIN D., ESKEA A.B., 1995. Le cacaoyer : stratégies de sélection. Plantations, recherche, développement 2 (4) : 5-18.
- PEREAU-LEROY P., 1954. Variétés de dattier résistant à la fusariose. Fruits 9 (10) : 450-451.
- PINHEIRO E., LIBONATI V.F., 1971. O emprego do *Hevea pauciflora* M.A. como fonte genética de resistencia ao mal das folhas. Polímeros 1 : 31-39.
- PRENDERGAST A.G., 1963. A method of testing oil palm progenies at the nursery stage for resistance to vascular wilt disease caused by *Fusarium oxysporum* Schl. J. W. Afric. Inst. Oil Palm Res. 4 : 156-175.

- PRUVOST O., COUTEAU A., LUISETTI J., 1990. Development of bacterial black spot of mangoes and epiphytic populations of the pathogen (*Xanthomonas campestris* pv. *mangiferaeindicae*) under natural conditions in Reunion Island. *Fruits* 45 : 125-140.
- PRUVOST O., LUISETTI J., 1991. Effect of time of inoculation with *Xanthomonas campestris* pv. *mangiferaeindicae* on mango fruits susceptibility. Epiphytic survival of *X. c.* pv. *mangiferaeindicae* on mango fruits in relation to disease development. *J. Phytopathol.* 133 : 139-151.
- QUILLEC G., RENARD J.-L., 1975. L'helminthosporiose du cocotier. Etudes préliminaires. *Oléagineux* 30 (5) : 209-213.
- RENARD J.-L., 1993. Les maladies à *Phytophthora* du cocotier. In : La recherche européenne au service du cocotier. Séminaire Burotrop-Cirad-Cce-Mesr-Mae, 8-10 septembre 1993, Montpellier, France, Cirad, collection Colloques, p. 153-164.
- RENARD J.-L., 1996. Etude des maladies à *Phytophthora* du cocotier. Caractérisation des espèces impliquées. Epidémiologie. Stratégie de lutte. Science et technique au service du développement. Agriculture tropicale et subtropicale, 2^e programme. Projets de recherche 1987-1991. Résumés des rapports finaux. Centre technique de coopération agricole et rurale Acp-ue ; Cta S. Risopoulos édit., p. 105-108.
- RENARD J.-L., FRANQUEVILLE H. DE, MEUNIER J., NOIRET J.-M., 1991. Méthode d'évaluation du comportement du palmier à huile vis-à-vis de la fusariose vasculaire due à *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaeidis*. Résultats. In : L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides. Montrouge, France, John Libbey Eurotext, p. 121-134.
- RENARD J.-L., GASCON J.-P., BACHY A., 1972. Recherches sur la fusariose du palmier à huile. *Oléagineux* 27 (12) : 581-591.
- RENARD J.-L., MEUNIER J., 1983. Research for durable resistance to vascular wilt disease (*Fusarium oxysporum* f. sp. *elaeidis*) of oil palm (*Elaeis guineensis*). In : Durable resistance in crops. Plenum Publishing Corporation p. 287-290.
- RENARD J.-L., NOIRET J.-M., MEUNIER J., 1980. Sources et gammes de résistance à la fusariose chez le palmier à huile, *Elaeis guineensis* et *Elaeis melanococca*. *Oléagineux* 35 (8-9) : 387-393.
- REY J.-Y., DUCELIER D., NJONGA B., 1986. Maladies et ennemis des agrumes au Cameroun. Yaoundé, Cameroun, Mesres-Ira, 20 p.
- REYNA E.H., 1968. La técnica de injerto hipocotiledonar del cafeto para el control de nematodos. *Café, Lima* 7 (1) : 5-11.
- RIVANO F., 1992. La maladie sud-américaine des feuilles de l'hévéa. Etude en conditions naturelles et contrôlées des composantes de la résistance partielle de l'hévéa à *Microcyclus ulei* (P. Henn). V. Arx. Thèse de doctorat, université Paris XI, France, 260 p.
- RIVANO F., 1997. La maladie sud-américaine des feuilles de l'hévéa. II. Evaluation précoce de la résistance des clones d'hévéa. *Plantations, recherche, développement* 4 (3) : 187-196.
- RIVANO F., NICOLAS D., CHEVAUGEON J., 1989. Résistance de l'hévéa à la maladie sud-américaine des feuilles. Perspectives de lutte. *Revue générale des caoutchoucs et plastiques* 66 (690) : 199-206.

- ROBINSON R.A., 1974. Terminal report of the Fao coffee pathologist to the government of Ethiopia. Rome, Italie, Fao, Ago/74/443.
- RODRIGUES JR C.J., VARZEA V.M., MEDEIROS E.F., 1992. Evidence for the existence of physiological races of *Colletotrichum coffeanum* Noack *sensu* Hindorf. Kenya Coffee 57 (672) : 1417-1419.
- SACCAS A.M., 1951. La trachéomycose (carbunculariose) des *Coffea excelsa*, néo-Arnoldiana et Robusta en Oubangui-Chari. L'Agronomie tropicale 6 (9-10).
- SANGARE A., TAFFIN G. DE, FRANQUEVILLE H. DE, ARKHUST E.D., POMIER M. 1992. Le jaunissement mortel du cocotier au Ghana. Premier résultats sur le comportement au champ du matériel végétal. Oléagineux 47 (12) : 699-704.
- SCHUILING M., MPUMANI A., 1990. Lethal disease of coconut palm in Tanzania : review of research up to date and preliminary result of resistance trials. In : La problemática del amarillamiento letal del cocotero en Mexico, Merida, Mexique, 1989. Centro de investigación científica de Yucatán, p. 171-183.
- SIMMONDS N.W., 1982. Some ideas on botanical research on rubber. Trop. Agric. Trin., 59 : 2-8.
- TAQUET B., RAVISE A., RENARD J.-L., KUNESCH G., 1985. Modulation des réactions de défense du palmier à huile contre le *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaeidis* (Schlecht) Toovey. Applications. Prémunition et stimulation chimique. Phytopathol. Z. 112 : 298-314.
- TARJOT M., 1964. De quelques facteurs favorisant le développement des pourritures de cabosse du cacaoyer en Côte d'Ivoire. Café, cacao, thé 8 (1) : 32-38.
- TARJOT M., 1965. Etude de la résistance des cacaoyers à la pourriture brune des cabosses due au *Phytophthora palmivora* (Butl.) Butl. en Côte d'Ivoire. 1. Inoculations expérimentales par blessure et fragment de culture. Café, cacao, thé 9 (2) : 126-133.
- TARJOT M., 1967. Etude de la résistance des cacaoyers à la pourriture brune des cabosses due au *Phytophthora palmivora* (Butl.) Butl. en Côte d'Ivoire. 2. Inoculations expérimentales au laboratoire par dépôt d'une goutte de suspension de zoospores sur la cabosse sans blessure. Café, cacao, thé 11 (1) : 3-13.
- TARJOT M., 1969. Etude de la résistance des cacaoyers à la pourriture brune des cabosses due au *Phytophthora palmivora* (Butl.) Butl. en Côte d'Ivoire. 3. Inoculations expérimentales sur le terrain. Café, cacao, thé 13 (4) : 297-309.
- TARJOT M., LOTODÉ R., 1979. Contribution à l'étude des rouilles orangée et farineuse du caféier au Cameroun. Café, cacao, thé 23 (2) : 103-118.
- THEVENIN J.M., 1994. Studies of coconut *Phytophthora* diseases, characterization of implicated species, epidemiology, control strategy. Report of activities, 1990/1994. Rapport interne Cirad, 21 p. + annexes.
- TOWNSEND C.H.T., 1960. Progress in developing superior *Hevea* clones in Brazil. Economic Botany 14 (3) : 189-196.
- VALLAVIEILLE C. DE, 1983. Structure d'une population phytopathogène sélectionnée sous la pression d'une population hôte pérenne : le cas de *Phytophthora* sp. inféodé aux

agrumes de la plaine orientale corse. Thèse de doctorat d'Etat, université Paris XI, 169 p.

VAN DER GRAAF N.A., 1981. The principles of scaling and the inheritance of resistance to coffee berry disease in *Coffea arabica*. Euphytica 31 : 735-740.

VAN DER GRAAF N.A., 1992. Coffee berry disease. In : Plant diseases of international importance, IV. A.N. Mukhopadhyay *et al.* (éd.), p. 202-230.

VAN DER PLANK J.E., 1968. Disease resistance in plants. New York, Etats-Unis, Academic Press Inc., 223 p.

VAN DER VOSSEN H.A.M., WALYARO D.J., 1980. Breeding for resistance to coffee berry disease in *Coffea arabica* L. II. Inheritance of the resistance. Euphytica 29 : 777-791.

VERMEULEN M., 1966. Plant pathology. Coffee Res. Found. Kenya. Annual Rep. 1964-65, 57-60.

VERNIÈRE C., 1992. Le chancre bactérien des agrumes (*Xanthomonas campestris* pv. *citri*) ; étude épidémiologique et écologique dans le cadre de l'île de la Réunion. Thèse de doctorat d'université. Université Paris XI, Paris, France, 140 p.

VILLAIN L., SARAH J.-L., DECAZY B., MOLINA A., SIERRA S., 1996. Evaluation of grafting on *Coffea canephora* var. Robusta, and chemical treatment for *Pratylenchus* sp. in *C. arabica* cropping systems. In : IIIrd international nematology congress. Gosier, Guadeloupe, 7-12 juillet 1996.

WALYARO D.J., VAN DER VOSSEN H.A.M., OWUOR J.B.O., 1982. Breeding Arabica coffee in Kenya for resistance to coffee berry disease. In : Workshop coffee berry disease, Addis Ababa, 19-23 juillet, p. 189-202.

WARWICK D.R.N., BEZERRA A.P.T., RENARD J.-L., 1991. Reaction of coconut hybrids to leaf blight (*Botryodiplodia theobromae* Pat.), field observations. Oléagineux 46 (3) : 100-108.

WHILEY A.W., MAYERS P.E., SARANAH J.-B., BARTLEY J.-P., 1993. Breeding mangoes for Australian conditions. Acta Hort. 341 : 136-145.