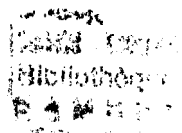


1982/82

REPUBLIQUE DU SENEGAL
MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR
ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

SECRETARIAT D'ETAT A LA
RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE



CN0100844
F315
LOU

SELECTION DU MIL POUR LA RESISTANCE AUX MALADIES
Par D. LOUVEL

Mai 1982

Centre National de Recherches Agronomiques
de "BAMBEY"

INSTITUT SENEGALAIS DE RECHERCHES AGRICOLES
(I. S. R. A.)

SELECTION DU MIL POUR LA RESISTANCE AUX MALADIES

A/- INTRODUCTION

L'établissement d'une stratégie de lutte contre les maladies passe d'abord par une réflexion sur le système dans lequel la plante est cultivée. Le mil est la céréale vivrière des zones semi-arides. C'est donc une plante de subsistance qui, suivant les saisons, est amenée à se développer dans des conditions de déficit hydrique, ou de mauvaise répartition pluviométrique. Dans ce type d'agriculture le facteur le plus important pour définir cette culture est la stabilité du rendement quelles que soient les années, avec un niveau de production atteignant un seuil permettant aux paysans de se nourrir une année. Ce seuil n'est pas forcément très élevé. Egalement dans ce système de subsistance, le matériel végétal utilise l'est pendant de longues périodes, un changement de variétés tous les deux à cinq ans n'est pas envisageable. Ainsi la résistance aux maladies doit être une résistance stable qui, quelles que soient les conditions épidémiologiques permet d'atteindre ce rendement seuil. En terme de pathosystème les termes de résistance verticale et horizontale sont des concepts, qui en dehors des significations que chacun peut leur donner, sont extrêmement utiles quand on veut analyser et gérer ce système. En zone intertropicale, tout le monde s'accorde à reconnaître que dans la gestion du pathosystème la stabilité de la résistance est un impératif, et surtout la stabilité d'une résistance de haut niveau. Ce type de comportement ne peut être obtenu que par l'utilisation de matériel sensible à toutes les races du parasite considéré (absence de résistance verticale) mais qui maintient la maladie à un niveau dont l'incidence sur le rendement est faible. Cette limitation de la quantité de maladie peut être obtenue par un taux d'accroissement journalier de la maladie faible, une épidémie courte, le maintien des tissus malade; aux Feuilles les plus vieilles. Cependant dans l'établissement de cette stratégie de sélection pour la résistance l'utilisation de la résistance verticale n'est pas à exclure et peut même être préconisée. Mais dans ce cas seule l'utilisation de gènes de résistance verticale est possible et un haut niveau de résistance horizontale est à maintenir. Il s'impose donc qu'une bonne connaissance de la structure du pouvoir pathogène du parasite et de sa variabilité est indispensable. Il en est de même en ce qui concerne la résistance de l'hôte.

Un des éléments du pathosystème mil qui nous préoccupe est ici le mildiou du mil dû à Sclerospora graminicola. Dans un premier temps nous allons présenter une synthèse concernant l'analyse et la gestion de la résistance du mil au Sclerospora. Deux documents très complets et riches en information existent déjà concernant l'actualisation des connaissances sur le mildiou du mil et la proposition de programmes de recherches au Sénégal. Nous nous en sommes largement inspirés. Ils datent de 1976 (GIRARD) et 1977 (SY).

La présente synthèse n'est pas exhaustive mais surtout critique. Elle est orientée autour de quatre grands thèmes :

- 1) Inoculation - Propagation de la maladie
- 2) Echelle de lecture
- 3) Structure génétique de la population du S. graminicola
- 4) Criblage de la résistance.

1 - INOCULATION : Rôle épidémiologiques des Zoospores.

Pour King (1970) les zoospores sont une source d'inoculum beaucoup moins importante que les oospores. Cependant de nombreux autres auteurs reconnaissent ou insistent sur l'importance des zoospores dans l'expression de la maladie. Tout d'abord parce qu'elles peuvent être produites en très grande quantité. Ainsi Shankara (1973) récolte plus de 35.000 sporocystes par cm² de feuille et obtient jusqu'à 11 récoltes successives sur une même feuille. Dans ses rapports d'activité de 1975 à 1978 GIRARD souligne que les infections secondaires (par les oospores) peuvent expliquer les symptômes tardifs. L'influence de la quantité d'inoculum (oospores) dans le sol n'est pas toujours évidente. Les travaux de l'ICRISAT soulignent bien le fait que ces zoospores sont produites en très grande quantité et que leur rôle dans les inoculations secondaires est prépondérant quand les conditions sont favorables. Ainsi dans la sélection il apparaît indispensable d'évaluer la résistance des variétés sous cette pression d'inoculum. On peut ainsi lire des recommandations concernant la nécessité d'établir les relations épidémiologiques entre les deux types d'inoculum, sexué, oospores et asexué (zoospores) et de mettre au point une technique d'inoculation utilisant les zoospores comme agent infectieux. L'accent est également mis sur la nécessité d'une échelle de notation et d'évaluation individuelle pour déterminer la résistance au champ. L'efficacité des zoospores est également soulignée par Safeeula qui en inoculant des grains avec celles-ci obtient 100 pour cent de plantules malades.

Plusieurs auteurs font remarquer que la production de zoosporocystes est inversement proportionnelle à celle des oospores. Ceci est expliqué par le fait que les conditions de production de ces types de propagules sont pratiquement opposées. La formation de sporocystes se fait en condition de forte humidité alors que celles des oospores se fait en condition de faible hygrométrie dans les tissus sénescents. Les modalités de la reproduction asexuée sont bien précises. Elle s'effectue entre 15 et 25 C en quelques heures, avec au moins 70 % d'humidité relative, et la présence d'un film d'eau liquide est idéale. Une alternance de faibles températures est plus efficace qu'une température continue. En 1977 les études effectuées en Inde montrant que les zoospores jouent un rôle prépondérant dans le développement de l'épidémie de mildiou. L'importance du rôle de la bordure infestante est soulignée. Ce n'est que très récemment qu'a été précisée l'importance de pouvoir pathogène des zoospores. En bonnes conditions d'humidités des contaminations peuvent se faire jusqu'à plusieurs centaines de mètres et provoquer les mêmes symptômes que ceux provoqués par les oospores.

(Singh et Williams 1980). Ces mêmes auteurs ont également montré la supériorité très nette de l'inoculum asexué provenant d'une bordure infestante par rapport à un inoculum constitué d'oospores. Un dispositif expérimental a été mis au point permettant un criblage efficace pour la résistance, sous une forte pression d'inoculum quelque soit la période de l'année (Williams & all, 1981).

2 - ECHELLE DE LECTURE

Si l'observation des symptômes s'est standardisée, plusieurs auteurs l'estime Parfois insuffisante. Notamment un des écueils est L'importance relative trop grande donnée aux pourcentages de pieds attequés (Incidonca) par rapport à la sévérité de l'attaque. D'autre part il se dégage la nécessité de séparer l'expression foliaire de l'expression paniculaire. Dans les travaux de l'ORSTOM seul ont été noté les symptômes importants. Les symptômes systémiques ont également un poids plus important dans la notation que les symptômes dits "localisés".

Dans le rapport 1980 de l'ICRISAT on note une forte corrélation entre l'incidence et la sévérité, et des fluctuations importantes d'une répétition à l'autre. Les rapports entre symptômes généralisés et localisés restent flous. Ces derniers sont imputés aux infections secondaires qui sont considérées comme très capable de déclencher de fortes épidémies. Sur de jeunes plantules (5 à 20j) les zoospores provoquent des symptômes systémiques, mais également des symptômes localisés. De plus l'expression des symptômes foliaires et paniculaires est très variable et il n'y a pas de suite logique dans l'expression de ceux-ci. King 1970 n'observe aucune relation entre ces 2 types de symptômes et il remarque que l'échelle de lecture ne tient compte que du nombre de pied malades et pas du niveau des symptômes.

3 - STRUCTURE GENETIQUE DE LA POPULATION DU Sclérospora graminicola

Les premiers travaux sur la résistance du mil au mildiou au Sénégal effectués par un phytopathologiste ont débuté en 1973. Cependant en 1972 des travaux de l'ORSTOM portaient sur l'amélioration du mil et le mildiou s'est rapidement révélé un problème important dans la création de nouvelles variétés.

Le rôle des zoospores comme agent infectueux est maintenant bien établi. Le mil étant une population hétérogène ces zoospores peuvent donc initier une endémie suivant les caractéristiques génétiques de la plante contaminée. Ainsi le développement d'une épidémie de mildiou est complexe, puisque interviennent simultanément des phénomènes de virulence et d'agressivité. L'utilisation simultanée de la résistance verticale et horizontale est-elle envisageable ? Pour cela il nous faut connaître d'abord le spectre de virulence du pathotype sénégalais de S. graminicola et la nature de la résistance du mil,

Comme nous l'avons vu au plus haut dans le classement de variétés par rapport aux localités il existe des interactions différentielles appuyant l'idée de la présence de différentes virulences.

En ce qui concerne l'existence de caractères pouvant ~~décrire~~ la résistance horizontale les faits sont moins évidents, Avant d'aller plus loin nous voudrions faire les remarques suivantes sur les relations entre l'incidence et la sévérité qui sont toujours les deux principaux critères d'évaluation de la résistance du mil.

La résistance des variétés est évaluée principalement par l'incidence (I) qui, est le pourcentage de plantes malades ($\frac{n}{N} \times 100$) et par la sévérité (S) évaluée par la formule suivante :

- ou x_i = Note de maladie pour chaque plante
 y_i = effectif de chaque classe de note
 N = nombre de plantes observées
 $E(x_i)$ = étendue de l'échelle de notation ici de 1 à 9
- Considérons le cas où toutes les plantes ont la même note, la formule devient successivement :

$$S = \frac{(x - 1)}{(9-1)} \times \frac{y}{N} \times 100$$

$$S = \frac{(x - 1)}{8} \times \frac{n}{N} \times 100$$

$$S = \frac{(x - 1)}{8} \times I$$

$$\text{et } X = 8 \frac{S}{I} + 1$$

S n'est donc qu'une évaluation pondérée de I et toujours par défaut. En effet la valeur maximale de S est obtenue dans le cas où toutes les plantes ont la même note et la note la plus forte, ici 9.

C'est-à-dire :

$$S = \frac{9 - 1}{8} \times I = I$$

$$\text{donc } S = I$$

Comment se manifeste au niveau expérimental cette relation ? Examinons les résultats des IPMDMN (1977, 1979, 1980). Pour toutes les variétés dans les 10 localités la sévérité est toujours inférieure ou au plus égale à l'incidence. D'autre part nous constatons que dans la grande majorité des cas incidence et sévérité ont des valeurs pratiquement égales, cela signifie qu'en général les plantes attaquées le sont fortement même si elles sont peu nombreuses. Dans le cas d'une incidence faible de sévérité égale cela introduit une forte ambiguïté dans l'interprétation.

Dans l'esprit du notateur cette notion de sévérité a été sans doute créée pour introduire la quantité de maladie portée par la plante. Par contre la manière dont est calculée la sévérité de l'attaque représente un mélange peu interpelable de virulence et d'agressivité. De plus cette sévérité ne représente absolument pas la sensibilité des pieds malades puisque dans le cas de l'expression d'une résistance verticale pour la plupart des individus de la population, même peu de pieds malades sont détruits, l'indice de sévérité reste faible puisqu'il ne peut être supérieur à l'incidence. Comme illustration effectuons la comparaison suivante de deux variétés, dont nous estimons que le niveau d'expression de la maladie est le même pour tous les pieds malades.

Variétés V1	1 = 10 %	S = 10 %
Variétés V2	1 = 100%	s = 40 %

de l'équation (2) nous tirons une note moyenne de 9 pour VI et 4,2 pour V2. Dans un cas (VI) une résistance verticale s'exprimera pour 90 % des plants mais les 10% de pieds malades sont détruits, Dans l'autre cas, variétés V2, toutes les plantes sont malades mais le niveau reste très moyen. Il s'agit donc ici d'un choix de sélection. Mais il semblerait que, pour le mil ce choix soit fait a priori sans connaissance précise du pathosystème. Compte tenu de la discontinuité du pathosystème mil-mildiou ce choix est sans doute judicieux, mais dans certains cas les déceptions ont été importantes. Cette stratégie, "à priori", basée sur l'immunité des plants au moment du choix présente donc des risques.

L'observation d'un comportement différentiel des variétés suivant le lieu d'implantation et en particulier la chute de résistance en dehors de Bambey est expliquée par des différences génétiques dans les populations du S. graminicola; surtout pour les mils précoces. Une expérimentation avec inoculation d'oospores provenant de Bambey et de Sonkorong a montré la très nette différence du pouvoir pathogène des deux isolats, compte-tenu de l'échelle de notation. En 1975 GIRARD souligne que quelles que soient les zones climatiques et surtout le niveau d'humidité le mildiou du mil est partout présent. Le niveau de la maladie n'augmente pas avec la pluviométrie. La culture de neuf variétés dans six localités du Sénégal montre clairement, sauf pour la variété la plus sensible une influence du lieu à la fois sur le nombre de pieds malades et le niveau des symptômes. Au Sénégal l'agressivité des races semble pouvoir varier. Ce lot de variétés a également été observé dans six pays de l'Afrique de l'Ouest. La comparaison de leur comportement met en évidence des interactions différentielles. Suivant l'origine des oospores utilisées pour les inoculations artificielles il existe des différences de pathogénicité pour la variable pourcentage d'infection. La quantité d'oospore produite peut être une caractéristique variétale, D'autre part SY (1977) note que la teneur en oospores est plus faible chez une variété très sensible que moyennement sensible, et à concentration égale les oospores d'une variété moyennement sensible sont plus efficaces que celles d'une variété très sensible. D'une manière générale les auteurs parlent de niveau de résistance sans préciser le sens qu'ils donnent à ce concept. Enfin l'hétérothallisme a été mis en évidence à l'ICRISAT.

4 - SELECTION POUR LA RESISTANCE

L'objectif de sélection est la création de variétés synthétiques. La comparaison des résultats des criblages est parfois difficile à effectuer du fait que les estimations de l'incidence et de la sévérité ne sont pas faites aux mêmes stades dans les différentes expérimentations. Dans les travaux de l'ORSTOM l'incidence (n° de pieds malades) est le premier critère de sélection suivie par la sévérité. D'autre part les sélectionneurs ont retenu comme caractéristique un ~~domanage~~ tardif de l'épidémie. Le terme de bonne résistante apparente revient souvent, GIRARD se demande si en étant trop sévère dans la sélection on ne sélectionne pas de la résistance verticale (ex. HB3). Actuellement à Bambey un ignore la nature de la résistance manipulée. Il rappelle le comportement des mils traditionnels Africains, fortes incidences mais symptômes modérés ou légers.

A l'ICRISAT les plants indemnes de maladies sont isolés de populations et on parle de lignées indemnes et de variétés susceptibles.

Au sujet du criblage des variétés suivant le dispositif du "Sick-plot" Fredericksen fait remarquer que concernant le sorgho il connaît deux variétés résistantes en "Sik-plot" mais que seule l'une d'entre elles est résistante aux inoculations par les conidies. Il suggère que deux types de résistance pourraient exister, Il extrapole cette hypothèse au mil en insistant sur le fait qu'il faut se placer en conditions d'épidémie où il y a une forte production de zoospores.

Pour KING (1970) il n'existe aucune relation entre les symptômes foliaires et paniculaires. Dans le programme de sélection la sensibilité a été éliminée des descendance de croisements SxR. Pour Safeeulla l'utilisation du Tifton 23 comme parent a créé une homogénéité du matériel très favorable à la maladie. D'autre part les variétés à haut rendement ont montré une dégénérescence de leur rendement ainsi qu'une faillite de leur résistance. C'est triste expérience s'est répétée dans de nombreux pays. Bien qu'attendu ce phénomène a surpris par son ampleur. Il souligne également l'homogénéité et la trop faible variabilité génétique du matériel.

B - ESSAI DE DESCRIPTION DU PATHOSYSTEME MIL

Si à l'ICRISAT la sélection pour la résistance du mil S. graminicola semble se faire à partir d'une amélioration des connaissances sur le triangle de la maladie : plante-milieu-agent pathogène au Sénégal cette sélection est restée empirique, sans maîtrise de l'épidémie et de ses composantes.

A travers les résultats obtenus et aussi les questions soulevées par les différents travaux s'impose la nécessité d'une approche de la sélection du mil en tant que pathosystème. La notion de système est récente en phytopathologie bien que les méthodes de travail qui y sont associées soient elles, plus anciennes.

L'initiative a été donnée il y a une dizaine d'années avec l'étude et l'utilisation des modèles mathématiques dans les essais de simulation d'épidémie. Il s'agissait pour un couple hôte-parasite particulier de prévoir l'évolution de la quantité de maladie à partir de variables phénotypiques. Puis à l'instar des travaux fait en zoologie et botanique le concept de comportement épidémiologique s'est dégagé tenant on compte les facteurs génétiques et les aspects de la dynamique des populations pour créer un outil de sélection d'une plus grande efficacité. Quelles connaissances avons-nous du pathosystème mil-mildiou. Elles sont pour l'instant assez limitées.

l'hôte	le parasite
- allogamie	Hétérothallisme
- variété synthétique	reproduction sexuée pas de culture in vitro

Dans la population de la plante cela implique l'existence d'une forte hétérozygotie encore accentuée par le système de croisement à l'origine de la variété synthétique. Toutes les conditions pour une très importante discontinuité dans la variété existent donc. Chez l'agent pathogène l'hétérothallisme (WILLIAMS C.P.) et la reproduction sexuée lui offrent aussi les conditions d'une forte variabilité du pouvoir pathogène. A ce sujet ROBINSON (1980) fait remarquer que le pathosystème mil sauvage-S. graminicola est celui qui a certainement une discontinuité maximale. Dans ce cas la sélection pour la résistance horizontale peut s'avérer très difficile.

Comment se présente le pathosystème mil-mildiou. Sur la figure suivante nous on avons représenté les différents éléments compte-tenu de nos connaissances actuelles. L'inoculum exogène primaire est constitué par les oospores des débris de récolte contenus dans le sol. Ces oospores initient l'exodémie. Un certain nombre de pieds vont subir une infection systémique, qui peut s'exprimer ou non. Le pourcentage de pieds malades est donc une estimation par défaut, de la fréquence des races virulentes. Chaque plant attaqué va exprimer avec une intensité variable des symptômes. plusieurs paramètres peuvent la décrire : nombre de tiges malades, âge et nombre de feuilles exprimant des symptômes, intensité et durée de la sporulation,

L'intensité de l'expression de ces symptômes, leur vitesse de développement peuvent être une image de la capacité du mil à freiner l'évolution de la maladie. A cet égard le comportement du Souma III est intéressant. Celui-ci exprime une large variabilité et ce non seulement entre champ mais à l'intérieur d'un même champ. Cette constatation n'est pas surprenante mais impose une réflexion précise et méthodique. En effet compte tenu du modèle proposé l'hétérogénéité des deux populations en présence associée à une expression simultanée de virulence et d'agressivité, nous nous attendons à une large gamme de type de symptômes. Le problème est donc de séparer ce qui correspond à l'expression de la virulence, c'est-à-dire la réussite ou l'échec de l'infection, de l'expression de l'agressivité c'est-à-dire à l'importance du développement des symptômes sur la plante.

Avant d'établir une stratégie de sélection pour la résistance du mil au mildiou basée sur l'utilisation de tel ou tel type de résistance, il est indispensable de connaître l'existence et le niveau d'expression de chacune de ces résistances, si nous conservons le "vieux modèle" de Vanderplank, tout en connaissant les modifications et critiques apportées par les travaux de ces dernières années.

Deux questions se posent :

1/- Quelle est la structure du pathotype vertical de l'agent pathogène et celle du pathodème correspondant chez l'hôte ? La résistance verticale existante-elle et les gènes correspondants sont-ils suffisamment forts pour être utilisés en sélection ?

2/- La résistance horizontale existe chez toutes les plantes, son niveau est très variable mais jamais nul ; chez le mil nous ne savons pas si ce type de résistance peut atteindre un niveau utilisable en sélection,

Les variétés de mil cultivées étant des populations l'utilisation de la résistance verticale est envisageable. Son association à un bon niveau de résistance horizontale serait une stratégie élégante, mais la décision ne peut être prise que si nous pouvons répondre aux deux questions précédentes. Un point également important à connaître est la loi de développement de l'épidémie ; à intérêt simple ou composé,

C - ACTIONS DE RECHERCHES PREVUES POUR LA CAMPAGNE 81-82

- 1 - Etude de l'expression des symptômes . types de symptômes
Echelle de lecture pour l'évaluation de la quantité de
maladie.
- 2 - Test d'évaluation de la résistance au cours d'une endodémie
au champ en inoculation artificielle par des zoospores.
- 3 - Déclenchement et analyse d'une endodémie en conditions
contrôlées au contre saison,
- 4 --Relations entre le pourcentage de pieds attequés et la
quantité de maladie portée par la plante
- 5 - Essai d'obtention de souches de Sclerospora
- 6 - Essai d'analyse du pouvoir pathogène des souches récoltées.

Mise à part l'action 1, toutes les autres études nécessitent
la maîtrise de l'inoculum et de l'entretien d'une épidémie.

RESULTATS

Au cours de l'hivernage 81 nous avons étudié (Action 1)
le comportement de 28 variétés ou population de mil fournie par GAM.
L'essai à deux répétitions est constitué d'une bordure infestante
de la variété NHB3, considéré comme très sensible de part et d'autre
de laquelle sont disposées de manière adjacente les variétés.

Le semis en sec a été effectué au mois de juin et la
première pluie est tombée le 24 juin.

Cet essai n'a pas permis d'obtenir les résultats escomptés
pour deux raisons :

1/- L'épidémie de mildiou a été tardive sans doute,
en partie liée au relatif stress hydrique qui s'est maintenu jusqu'à
fin Août. La variété de la bordure infestante NHB3 hautement sensible
n'a présenté aucun symptômes alors que ceux-ci se sont bien développés
sur certains pieds de Souma III.

2/- Le matériel utilisé a mal supporté le stress
hydrique de début de cycle, le développement végétatif de certain
numéros a été très réduit et ceci a été accentué par la très mauvaise
qualité de la parcelle d'essai,

CONCLUSION

Un point important s'est dégagé de cet essai. Il résulte de la comparaison du comportement de Souma III et de NHB3. La première est considérée comme moyennement sensible (ou résistante), tandis que NHB3 est donnée comme très sensible. Qu'avons nous observé ? Des symptômes assez bien développés sur Souma III et aucun symptômes sur NHB3, malgré le fait que nous ayons arrosé et couvert de sacs plastiques certaines zones de cette bordure. Nous pensons qu'il s'agit de l'expression d'une résistance verticale. Ceci corrobore tout à fait ce que nous savons de cette variété : sélectionnée pour son caractère "Highly resistant" cette résistance s'est effondrée dès sa vulgarisation,

Comme nous l'avons souligné plus haut la mise en place des autres actions de recherches nécessite un bon contrôle du déclenchement et de l'entretien d'une épidémie liée lui-même au maintien de la production de l'inoculum constitué par les zoospores. Au cours de l'hivernage nous avons réalisé quelques essais d'irrigation par nébulisation sur mil dans des enceintes pour développer ce même principe au champ.

Après quelques tâtonnements et prospection concernant le matériel de ce genre d'irrigation par nébulisation à faible pression, un dispositif est actuellement en essai au champ en moyenne grandeur. Dès maintenant il apparaît que si ce système permet de contrôler l'humidité, il ne permet absolument pas de contrôler un autre facteur limitant du déclenchement de l'épidémie de mildiou, la température.