



HAL
open science

Résistance partielle du blé, *Triticum aestivum* L., à *Septoria nodorum* Berk. - Etude du temps d'incubation

F. Rapilly, P. Auriau, Yves Laborie, C. Depatureaux, M. Skajennikoff

► To cite this version:

F. Rapilly, P. Auriau, Yves Laborie, C. Depatureaux, M. Skajennikoff. Résistance partielle du blé, *Triticum aestivum* L., à *Septoria nodorum* Berk. - Etude du temps d'incubation. *Agronomie*, 1981, 1 (9), pp.771-782. hal-02725679

HAL Id: hal-02725679

<https://hal.inrae.fr/hal-02725679>

Submitted on 2 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Résistance partielle du blé, *Triticum aestivum* L., à *Septoria nodorum* Berk. - Etude du temps d'incubation

Frantz RAPILLY (*), Philippe AURIAU (**), Yves LABORIE (*), Camille DEPATUREAUX (**), & Michèle SKAJENNIKOFF (*)

I.N.R.A. (*) Station de Pathologie végétale,
(**) Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques, Route de St-Cyr, F 78000 Versailles

RÉSUMÉ

Résistance,
Blé,
Septoria nodorum,
Temps d'incubation.

Des études antérieures en conditions contrôlées (RAPILLY, 1977) avaient montré qu'il existe des différences variétales chez les blés pour la durée d'incubation (L.P.I.) de *Septoria nodorum* Berk. Différents croisements ont donc été observés de 1977 à 1980 pour étudier le déterminisme héréditaire de ce caractère.

Il a été démontré que les facteurs du milieu sont responsables d'une part importante de la variabilité observée au champ. Néanmoins, on a pu en 1977 classer les 6 cultivars parentaux en 4 groupes distincts. Les populations F₂ étudiées cette même année ont montré que le caractère « longue L.P.I. » se comportait comme partiellement dominant.

Les observations faites en 1979 sur 8 populations issues de croisements entre 2 cultivars ont d'abord montré un allongement de la L.P.I. moyenne des F₁ par rapport au meilleur parent. Des transgressions ont aussi été observées sur les rétrocroisements ; le même phénomène a été observé en 1980 sur les F₃ et les BC₂. En 1979, on a aussi observé des plantes qui n'ont montré aucun symptôme, en proportion très variable selon les populations. Le même phénomène avec le même classement des populations a été observé en 1980.

La L.P.I. pour les plantes présentant les taches chlorotiques typiques et le pourcentage de plantes dépourvues de ces symptômes sont apparus comme des caractères soumis à la fois à une interaction des gènes parentaux et à un effet cytoplasmique. Le déterminisme génique est plus ou moins complexe selon les croisements ; mais tout se passe comme si certaines combinaisons géniques augmentaient à la fois la L.P.I. et la proportion de plantes indemnes. Par contre, les 2 cytoplasmes *aestivum* et *ventricosa* agissent en sens inverse sur ces 2 caractères. L'utilisation des taches chlorotiques comme critère de sélection est envisagée avec la prudence qu'impose l'importance des effets du milieu.

SUMMARY

Resistance,
Wheat,
Septoria nodorum,
Incubation time.

Partial resistance of wheat (Triticum aestivum L.) to Septoria nodorum Berk. Study of the inheritance of the incubation time (L.P.I.)

A previous study on the varietal parameters to take into account in epidemics of *S. nodorum* on wheat (RAPILLY, 1977a) has stated that genetic differences exist between cultivars.

Different crosses have therefore been observed from 1977 to 1980, in an attempt to determine the inheritance of one of these parameters, the incubation time (L.P.I.), which in artificial conditions has proved to be highly correlated with other parameters.

In 1977, the relative frequencies of L.P.I. for some parent cultivars appeared to be heterogeneous (tables 1a and 3). But, in 1978 and 1979, some other derived lines were also heterogeneous, for which no genetic reason could be responsible (fig. 2).

A comparison of cultivars on years shows also large differences, indicating a large climatic contribution to the variation (fig. 3).

A possible correction based on the SHEARER and ZADOKS's formula has proved unable to suppress this annual effect (fig. 4).

However, the cumulated frequencies curves (fig. 5A) class the six cultivars of 1977 into four groups. Figures 5B and 5C clearly indicate that, in the F₂ populations, inheritance of a long L.P.I. is partially dominant.

In 1979, the observations concerned eight different populations derived from crosses between two cultivars (tabl. 2 and 6). Some of the plants within the populations showed no symptoms ; this percentage being different depending on the population, but was of the same order in 1980.

On average, the F₁ had a longer L.P.I. than the longest parental L.P.I. Transgression were also observed on the backcross populations. The inheritance of a long L.P.I. and of a high percentage of nonflecked plants both depend on the genic combinations and the cytoplasmic effect.

The genic effect by itself is fairly complex but it acts in the same way for the L.P.I. as for the percentage of nonflecked plants.

The reverse is true for the cytoplasmic effect indicating a different level of action.

Observations made on F₃ and BC₂ show that it is possible to breed for a longer L.P.I. and for a higher percentage of nonflecked plants. However, the use of chlorotic flecks as a selection criterion is doubtful, in view of the significant effects of the environment.

I. INTRODUCTION

Aucun cas de résistance absolue à *Septoria nodorum* Berk. n'a été signalé chez le blé. On n'observe pas non plus d'interaction entre les génotypes de l'hôte et du parasite quoique AO & GRIFFITHS (1976) signalent des changements d'agressivité des souches après passage sur divers hôtes, changements que nous même avons constatés pour des souches isolées de *Triticale*. Il existe par contre chez le blé des caractères de résistance partielle, comme l'a notamment montré RAPILLY (1977a). La possibilité d'utiliser en sélection des résistances partielles a surtout été étudiée pour les parasites biotrophes (NELSON, 1978 ; PARLEVLIET, 1979). Pour un parasite nécrotrophe comme *Septoria tritici* Desm., ROSIELLE & BROWN (1978) ont observé des résistances à déterminisme héréditaire mono- ou digénique.

Dans un article consacré à la résistance du blé à *S. nodorum*, ROSIELLE & BROWN (1980), ont tenté de distinguer l'importance relative de 3 types de résistance : l'esquive limite seulement le risque de contamination, la résistance vraie ralentit le développement du parasite, enfin la tolérance diminue les pertes de rendement imputables à des symptômes donnés. Un test mis au point par BRÖNNIMANN (1968a, 1970) et destiné à comparer les niveaux de résistance variétale a ensuite été utilisé par SCOTT (1973), puis par TROTTEY *et al.* (1975). Ce test consiste à effectuer, à l'anthesis, une contamination avec une très forte concentration d'inoculum. Les pourcentages de réduction du poids de 1 000 grains entre lignes contaminées et lignes témoins sont pris comme critères de sensibilité. Avec cette technique, bien qu'aucune variété n'échappe à la contamination, d'importantes différences variétales peuvent être observées. Cependant, les pressions d'inoculum auxquelles sont soumises les épis n'existent pas dans la nature où, en outre, la contamination de l'épi ne se fait pas directement mais à partir de l'inoculum produit sur les feuilles malades. BRÖNNIMANN (1968b), KRUPINSKI *et al.* (1973) et SCOTT (1973) indiquent que la contamination de l'épi entraîne une réduction de la photosynthèse. Cette réduction s'observe aussi pour les feuilles contaminées (SCHAREN & TAYLOR, 1968) et semble imputable à une toxine produite par le champignon (BOUSQUET & SKAJENNIKOFF, 1974 ; BOUSQUET *et al.*, 1980).

Une autre approche pour définir les possibilités de résistance partielle a été tentée par RAPILLY (1977a) qui a étudié les paramètres épidémiologiques variétaux susceptibles de ralentir suffisamment le développement de la septoriose pour éviter la contamination des organes supérieurs. Des résultats obtenus par simulation ont montré que c'est la vitesse d'extension des surfaces contagieuses (P. max.) qui joue le plus grand rôle dans la propagation des épidémies (RAPILLY & JOLIVET, 1976). Ensuite vient la durée de latence (L.P.G.) qui sépare l'inoculation de l'apparition des premières pycnides, la durée d'incubation (L.P.I.), qui sépare l'inoculation de la première chlorose caractéristique, représentant une fraction de la durée de latence.

Le calcul de simulation accorde moins de part à la L.P.I. qu'aux autres paramètres. Par contre, les mesures faites en conditions optimales sur des feuilles en survie ont montré qu'il existe une corrélation positive et significative élevée ($2 = 0,64$) entre L.P.I. et L.P.G.. La corrélation négative entre L.P.I. et vitesse de développement des symptômes (P. max), encore plus élevée ($r = 0,86$), est également significative. C'est une des raisons qui ont justifié l'étude du déterminisme héréditaire de la L.P.I. En outre, la détermination de la vitesse d'extension des symptômes est difficile à

réaliser au champ sur une population en disjonction. Les manipulations nécessaires sont une grande source d'erreur.

Quant à la L.P.G. il n'est pas aisé non plus de percevoir, dans ces conditions, l'apparition des premières pycnides de façon précise. La détermination de la L.P.I. se fait par observation d'une chlorose, ce qui offre moins de difficulté.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Inoculum et contamination

Les souches de *Septoria nodorum* utilisées ont été isolées à partir de grains ou de feuilles de blé. KRUPINSKI *et al.* (1973) ont montré qu'il est impossible de cloner les souches sans qu'elles perdent leur agressivité. Le degré d'agressivité des souches utilisées d'une année à l'autre peut donc varier sans qu'on puisse le tester autrement que par rapport à un hôte commun.

Les concentrations en pycniospores des suspensions utilisées pour les inoculations ont été ajustées à 10^6 spores/ml.

L'inoculation a été réalisée par pulvérisation sur des plantes aux stades 8-9 de l'échelle de FEEKES (gonflement).

B. Matériel végétal

Cinq populations F_2 ont été comparées à leurs lignées parentes en 1977. Ces dernières avaient été choisies pour leur comportement différent (tabl. 1a et 1b).

Des familles F_3 issues de 2 de ces croisements ont été étudiées en 1978 et des lignées F_4 de l'un d'eux, en 1979.

Cette même année, on a comparé aux cultivars « Carala » et « Roazon » diverses populations issues de croisements réciproques entre ces 2 parents (tabl. 2). Des plantes issues de ces populations ont été étudiées en 1980. Ces croisements réciproques ont permis une comparaison entre le cytoplasme *Triticum aestivum* apporté par « Carala » et celui *Aegilops ventricosa* apporté par le cultivar « Roazon ».

Pour contrôler le rôle possible d'une variabilité génétique au sein d'un cultivar, on a comparé les variétés « César », en 1978, et « Moisson », en 1979, à des lignées issues de plantes haploïdes doublées (produites et fournies par E. PICARD de la Faculté des Sciences d'Orsay), obtenues par cultures d'anthers de ces cultivars.

C. Lecture de la durée d'incubation

La lecture a été effectuée sur les limbes foliaires supérieurs. On a retenu comme durée d'incubation d'une plante (L.P.I.) le temps séparant l'inoculation de l'apparition des premières chloroses ponctuelles. Les relevés étant effectués en fin de matinée, on a retenu la date du jour précédent (J-1) pour calculer la durée d'incubation.

KENT & STROBEL (1976) ont identifié une toxine particulière qui provoque l'apparition de cette chlorose. Des contrôles ultérieurs ont été effectués pour vérifier que ces chloroses évoluaient bien en symptômes typiques de la septoriose.

On a également veillé à écarter les plantes atteintes d'autres affections parasitaires qui, en accélérant le processus de sénescence, pourraient modifier la réaction à la septoriose.

La plupart des résultats sont exprimés en temps réel. Dans certains cas, on a tenté d'utiliser un « temps biologique » par application de la formule proposée par SHEARER & ZADOKS (1972), pour tenir compte de l'influence sur le développement du parasite, de la température et de

TABLEAU 1a

Cultivars étudiés de 1977 à 1979
Cultivars studied from 1977 to 1979

Numéro du catalogue de Versailles	Nom du Cultivar	Origine	Caractères	
			L.P.I. (1)	Res. (2)
VT 17	« D9 »	Allemagne	100	MR
VT 424	« Carala »	Etats-Unis	90	R
VT 1133	« Lafron »	Etats-Unis	99	MR
VT 1230	« Hardi »	France	71	MR
VT 1282	« Mironovskaya 808 »	Union Soviétique	88	MR
VT 1773	« Roazon »	France	74	MR

(1) Paramètres variétaux caractéristiques de la P.I., obtenus sur feuilles détachées à 18 °C. La valeur correspondante pour « Etoile de Choisy » est 69. L.P.I. varietal parameters obtained on isolated leaves at a temperature of 18 °C, the same value for « Etoile de Choisy » is 69.

(2) Résistance appréciée par la technique BRÖNNIMANN, R = résistant, MR = moyennement résistant, S = sensible. Varietal resistance according to the BRÖNNIMANN test. R = resistant, MR = medium resistant, S = sensible.

TABLEAU 1b

Croisements entre les cultivars précédents étudiés de 1977 à 1979
Crosses between the previous cultivars studied from 1977 to 1979

Croisements	Code	Effectifs en F2	Suite	
			F3	F4
« Carala » × « Hardi »	Ca X H	223		
« Carala » × « D9 »	Ca X D 9	233	X	X
« Carala » × « Lafron »	Ca X L	248	X	
« Mironovskaya 808 » × « Lafron »	M X L	236		
« Carala » × « Roazon »	Ca X R	220		

l'humidité relative. Cette dernière doit être proche de la saturation pour qu'il y ait évolution du phénomène considéré.

D. Dosage de la masse de mycélium

Sur des plantes F₃ issues des croisements « Carala » × « D9 » et « Carala » × « Lafron », nous avons utilisé le test à la glucosamine (RIDE & DRYSDALE, 1972 ; WHIPPS & LEWIS, 1980) pour déterminer la masse de mycélium du parasite présente dans les tissus de l'hôte. En effet, dans le

cas de *S. tritici*, HARROWER (1977) a trouvé une relation entre cette masse et les symptômes observés.

III. RÉSULTATS OBTENUS

Les déterminations qui ont été faites visaient 2 objectifs :

A) distinguer, dans la variabilité obtenue, les parts respectives du génotype et du milieu ;

B) apprécier, en comparant les populations issues de divers croisements, le degré de complexité du déterminisme

TABLEAU 2

Croisements et rétrocroisements entre « Carala » et « Roazon » étudiés en 1979
Crosses and back-crosses between « Carala » and « Roazon » studied in 1979

Croisements	Code	Génération	Effectifs
« Roazon » × « Carala »	A ₁	F1	27
« Carala » × « Roazon »	B ₁	F1	23
« Roazon » × « Carala »	A ₂	F2	86
« Carala » × « Roazon »	B ₂	F2	123
(« Roazon » × « Carala ») × « Roazon »	A ₁ R	Bc1	23
(« Roazon » × « Carala ») × « Carala »	A ₁ C	Bc1	24
(« Carala » × « Roazon ») × « Roazon »	B ₁ R	Bc1	36
(« Carala » × « Roazon ») × « Carala »	B ₁ C	Bc1	32
« Roazon »	R		43
« Carala »	C		34

héréditaire pour la part héritable de la durée d'incubation (L.P.I.).

A. Génotype et milieu

1) Variabilité génétique intravariétale

RAPILLY (1977a) a montré que les L.P.I. variaient avec les cultivars. Mais entre plantes appartenant à un même cultivar supposé homozygote, on observe aussi des différences que l'on peut traduire par une courbe des fréquences relatives en fonction du temps. C'est ainsi qu'en mai 1977, on a obtenu pour 4 cultivars les courbes de la figure 1. La dispersion des fréquences est faible pour les cultivars «Hardi» et «Carala». Par contre, pour les cultivars «Roazon» et «Lafron», les courbes de fréquence relative sont bimodales et l'amplitude des temps atteint 11 jours pour «Lafron». Ces courbes suggèrent qu'il pourrait s'agir de populations hétérogènes, plutôt que de génotypes homozygotes.

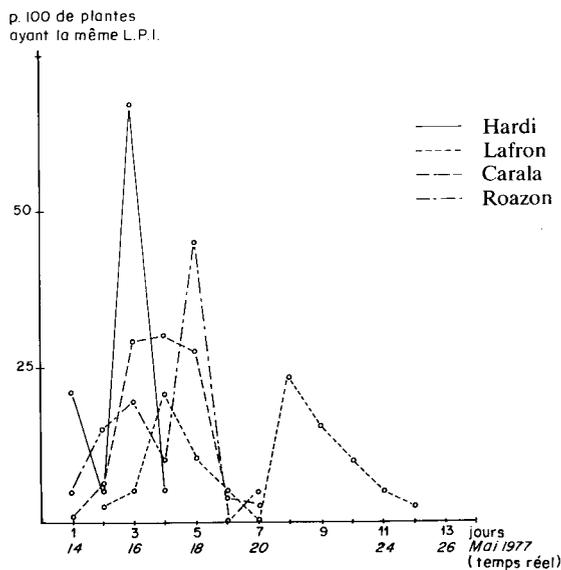


Figure 1
Fréquences relatives des durées d'incubation en temps réel de *S. nodorum* sur quatre cultivars (1977).
Relative frequencies of *S. nodorum* incubation time, in natural time on four cultivars (1977).

Mais la comparaison des courbes de fréquence de la L.P.I. des variétés «César» et «Moisson» avec celles des haploïdes doublés correspondants montre (fig. 2) que ce type de variabilité ne semble pas d'origine génétique. Il faudrait plutôt l'attribuer aux petites hétérogénéités du milieu au sein d'une même parcelle. L'ampleur de cette variabilité intravariétale montre que le paramètre étudié est fortement influencé par le milieu. L'étude de la part héréditaire de ce caractère ne peut qu'en être gênée.

2) Influence des facteurs climatiques

La durée de la L.P.I. dépend non seulement de la variété mais aussi de la température et de l'humidité relative. Si cette dernière est trop faible, le développement de la septoriose est arrêté et les chloroses n'apparaissent pas.

Sur la figure 3 sont comparées pour 1977 et pour 1979, en temps réel, les fréquences relatives obtenues pour 2 variétés. La différence entre ces 2 années est trop importante pour qu'on puisse la négliger. La transformation du temps

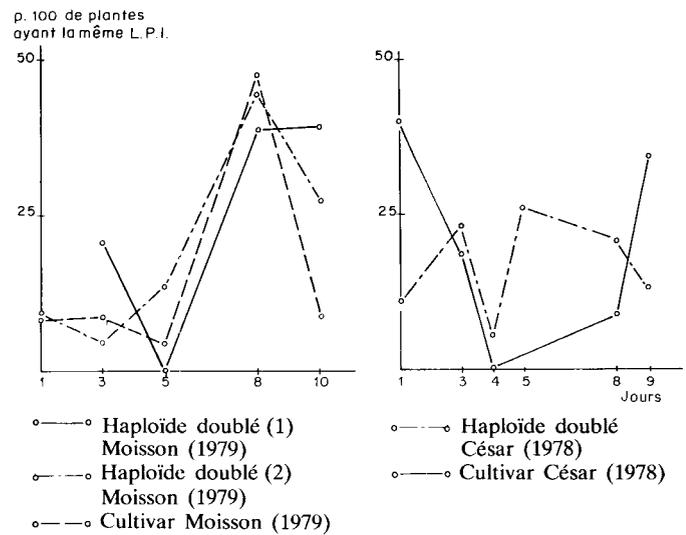


Figure 2
Fréquences relatives des durées d'incubation en temps réel sur deux cultivars et sur quelques lignées issues de culture d'anthere des mêmes cultivars (1978, 1979).
Relative frequencies of the incubation time in natural time, on two cultivars and on some anther culture derived lines (1978, 1979).

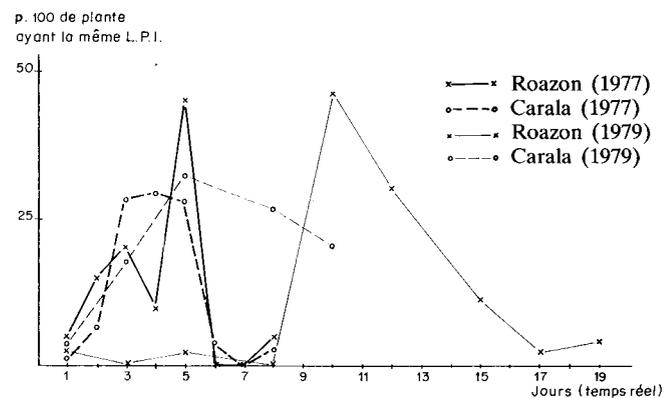


Figure 3
Effet de l'année sur les fréquences relatives de la durée d'incubation de deux cultivars (1977, 1979).
Annual effect on the relative frequencies of the incubation time on two cultivars (1977, 1979).

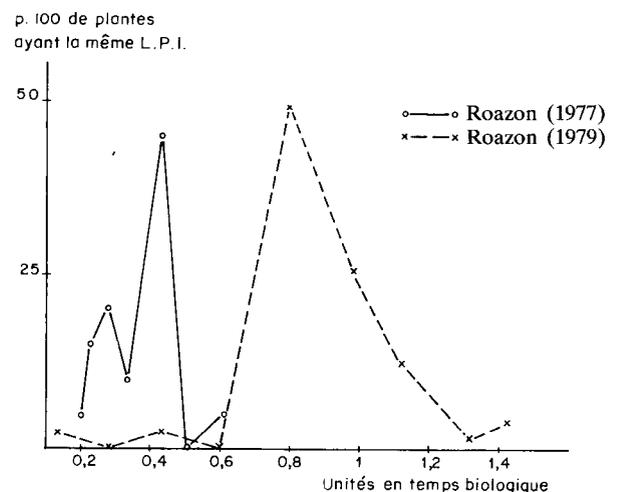


Figure 4
Fréquences relatives des durées d'incubation en temps biologique pour «Roazon».
Relative frequencies of the incubation time, in biological time for «Roazon».

TABLEAU 3

Fréquences relatives des durées d'incubation en temps réel observées au champ après inoculation sur six cultivars et sur six populations F_2 (Mai 1977)

Relative frequencies of incubation time in natural time observed in the field after inoculation on six cultivars and six F_2 populations (May 1977)

Parents et F_2	Date (J - 1) Mai 1977												effect. total
	12 ⁽¹⁾ et 13	14	15	16	17	18 ⁽¹⁾ et 19	20	21	22 ⁽¹⁾ et 23	24	25	26	
« Lafron »	—	2,6	5,16	21,1	10,5	5,2	22,7	15,8	15,8	2,6	—	—	38
« Carala »	1,3	6,6	28,9	28,9	27,6	3,9	2,6	—	—	—	—	—	76
« Roazon »	5,0	15,0	20,0	10,0	45,0	0,0	5,0	—	—	—	—	—	20
« D9 »	8,7	4,3	26,08	17,4	8,7	4,3	8,7	13,0	—	—	—	—	23
« Hardi »	21,0	5,2	67,3	5,5	—	—	—	—	—	—	—	—	19
« Mironoskaya »	4,1	16,6	8,3	20,8	4,16	20,8	20,8	0	4,2	—	—	—	24
« Mironoskaya 808 Lafron »	1,7	1,7	4,2	17,8	14,4	22,0	11,4	9,3	16,9	0	0,4	—	236
« Carala » × « Hardi »	1,7	6,3	16,1	30,0	33,63	6,7	1,8	1,8	1,8	—	—	—	233
« Carala » × « Lafron »	0,4	4,03	10,0	20,9	16,5	19,3	8,5	8,1	7,2	20,02	2,8	—	248
« Carala » × « Roazon »	9,5	10,9	16,4	19,1	20,9	11,8	4,5	3,2	3,6	—	—	—	220
« Carala » × « D9 »	1,7	9,0	17,2	15,9	20,6	16,3	8,2	3,4	6,1	0,9	0,4	0,4	233

(¹) L'évolution du parasite a été nulle le premier de ces deux jours.

réel en temps biologique compte pour nuls les jours où l'évolution du parasite est impossible pour raisons climatiques ; elle pondère la valeur à accorder aux autres jours. La figure 4 montre, que cela ne suffit pas à effacer l'effet « années ». Pour la variété « Roazon », le rapport du temps d'incubation de 1979 à celui de 1977 qui est de 3 en temps réel, passe à 2,1 en temps biologique. Cette amplitude de réponse d'une variété peut aussi refléter l'hétérogénéité physiologique qui existe entre individus d'une même lignée.

D'autre part, les différences entre cultivars peuvent être amplifiées ou réduites par des variations mésoclimatiques. La comparaison de « Roazon » et de « Carala » en 1977 et en 1979 le montre clairement. Il serait intéressant de savoir si ces différences sont dues au parasite (production modifiée de phytotoxine) ou à la réaction de l'hôte. De toutes façons cette influence climatique constitue une gêne pour étudier le déterminisme héréditaire de la L.P.I.

B. Etude de la composante héréditaire de la durée d'incubation (L.P.I.)

1) Observations effectuées en 1977

Le tableau 3 réunit les fréquences absolues de la L.P.I. pour 6 cultivars et pour 6 populations F_2 issues de croisements entre ces cultivars.

Les courbes des fréquences cumulées correspondant aux 6 cultivars (fig. 5a) permettent une bonne distinction pour la fréquence cumulée de 50 p. 100. On peut ainsi distinguer 4 groupes de cultivars : « Hardi » < « Carala », « D9 », « Roazon » < « Mironovskaya 808 » < « Lafron ». Les fréquences cumulées des 6 F_2 sont intermédiaires entre celles de leurs parents. Les figures 5b et 5c montrent que les courbes de fréquence des F_2 sont plus proches de celle du parent ayant la L.P.I. la plus longue. Les faibles transgressions qui se manifestent dans certains croisements doivent être considérées avec prudence du fait de la forte influence du milieu. L'ensemble de ces résultats peut-être interprété en admettant que le caractère « longue L.P.I. » est régi par

des gènes partiellement dominants ou épistatiques. C'est particulièrement net pour des croisements issus de « Lafron ».

2. Observations effectuées en 1978 et 1979 sur F_3F_4

a) sur Familles F_3

Des plantes F_2 caractérisées soit par une longue, soit par une courte L.P.I. ont été prélevées en 1977 sur 2 croisements. La descendance de chacune de ces plantes a été semée sur une ligne ; après contamination, la L.P.I. a été déterminée plante à plante. Le comportement des familles (lignes) a été jugé d'après la dispersion des résultats (homogènes, hétérogènes). Pour les familles homogènes on a distingué celles dont la L.P.I. était longue de celles où elle était courte.

Les résultats obtenus figurent au tableau 4. Dans les 2 croisements, environ la moitié des plantes à longue L.P.I. a donné des familles présentant le même caractère de façon homogène. L'autre moitié a fourni des familles hétérogènes, le nombre de familles homogènes à L.P.I. courte était faible.

Les plantes à courte L.P.I. ont donné une assez faible proportion de familles homogènes à courte L.P.I. et une majorité de familles hétérogènes ; la proportion de familles homogènes à longue L.P.I. a varié de 0 à 16 p. 100 entre les 2 croisements, pour les descendance de ces plantes. Dans les 2 groupes de familles, la proportion de familles hétérogènes est plus forte dans le croisement dérivé de « Lafron » que dans celui dérivé de « D9 ». Le déterminisme héréditaire de la L.P.I. serait donc plus complexe dans le premier cas que dans le second.

b) Sur lignées F_4

Le même type d'observations a été répété en 1979 sur les lignées F_4 du croisement « Carala » × « D9 », issues de plantes F_3 choisies dans des familles homogènes ayant, en

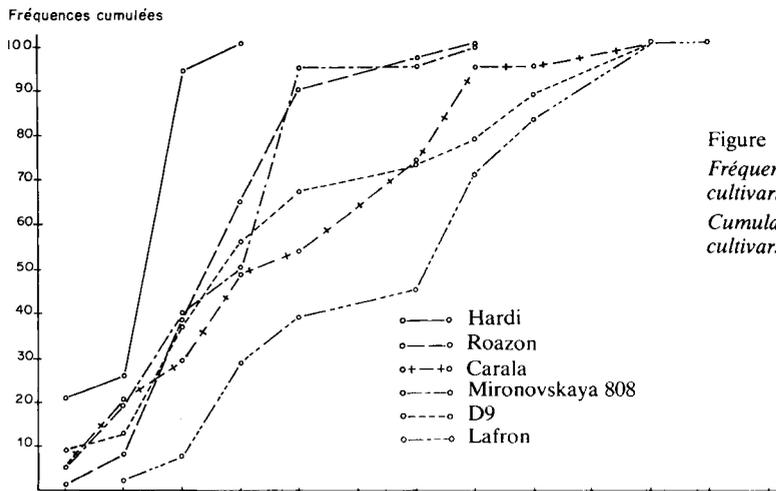


Figure 5A

Fréquences cumulées des durées d'incubation en temps réel pour six cultivars (1977).

Cumulated frequencies of incubation time, in natural time, on six cultivars (1977).

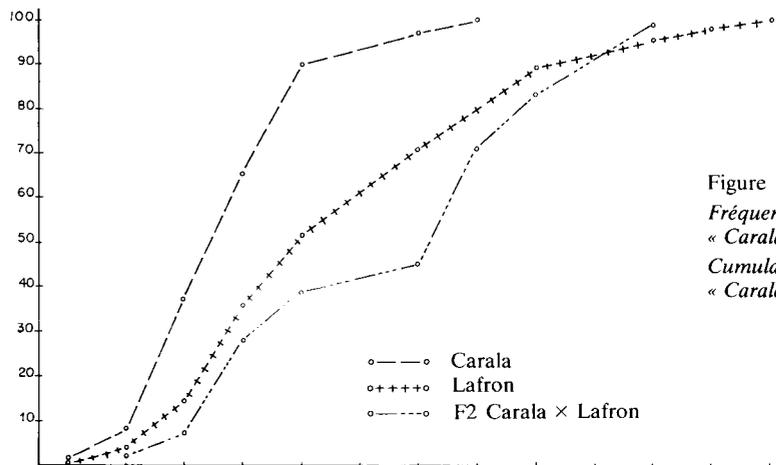


Figure 5B

Fréquences cumulées des durées d'incubation en temps réel sur « Carala », « Lafron » et leur population F_2 (1977).

Cumulated frequencies of the incubation time, in natural time, on « Carala », « Lafron » and their F_2 population (1977).

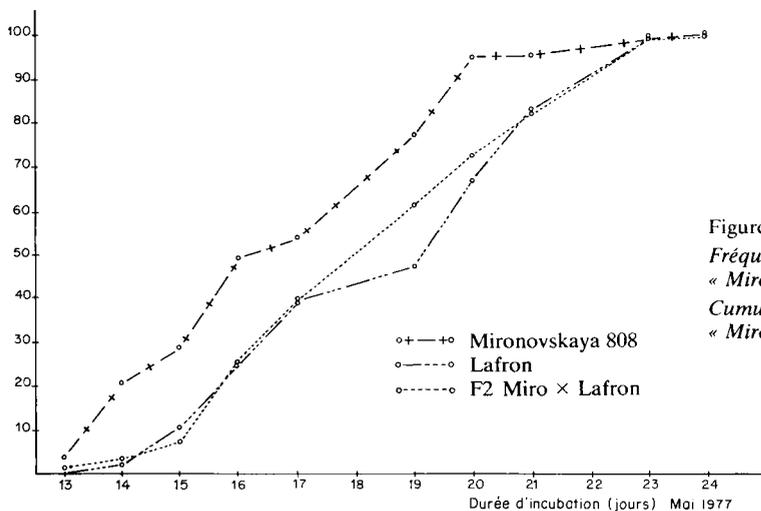


Figure 5C

Fréquences cumulées des durées d'incubation en temps réel sur « Mironovskaya 808 », « Lafron » et leur population F_2 (1977).

Cumulated frequencies of the incubation time, in natural time, on « Mironovskaya 808 », « Lafron » and their F_2 population (1977).

1978, le même comportement que les plantes F_2 (longue ou courte L.P.I.). Les résultats obtenus figurent au tableau 5. En choisissant la date du 20 juin pour distinguer les L.P.I. longues et courtes, on obtient des proportions symétriques de courtes et longues L.P.I. selon le comportement des générations précédentes. Cela peut s'expliquer par une progression de l'homozygotie.

Mais en reportant la coupure au 22 juin, la presque totalité des courtes-courtes redonnent de courtes L.P.I., alors qu'il y a peu de modifications dans la descendance des longues-longues. Ceci peut encore s'expliquer en supposant une dominance partielle du caractère « longue L.P.I. » ;

mais ces résultats montrent aussi la difficulté qu'il peut y avoir à sélectionner pour un tel caractère.

3. Etude comparative des F_1 , F_2 et BC_1 réciproques entre « Carala » et « Roazon »

Le tableau 6 regroupe les principaux résultats obtenus. La proportion de plantes n'ayant manifesté aucun symptôme le 29 juin semble dépendre des populations étudiées. En effet, la dispersion aléatoire des plantes sans symptôme dans les parcelles rend peu probable l'hypothèse d'une absence de contamination. Or, les différences constatées entre les populations vont de 8 à 41 p. 100, ce qui est considérable

TABLEAU 4

Disjonction de la durée d'incubation entre familles F_3 de deux croisements. Entre parenthèses est indiqué en p. 100 les lignes correspondant à un comportement semblable.

Segregation of F_3 families for the incubation times for two crosses. The figures between brackets indicate the percentage of lines with the same comportment.

« Carala » × « D9 »		« Carala » × « Lafron »	
F_2 Notation plante	F_3 Notation ligne	F_2 Notation plante (1977)	F_3 Notation ligne (1978)
longue (effectif 17)	longue homogène (53 p. cent)	longue (effectif 21)	longue homogène (43 p. cent)
	courte homogène (6 p. cent)		courte homogène (5 p. cent)
	hétérogène (41 p. cent)		hétérogène (52 p. cent)
courte (effectif 25)	courte homogène (24 p. cent)	courte (effectif 10)	courte homogène (10 p. cent)
	longue homogène (16 p. cent)		longue homogène (0 p. cent)
	hétérogène (60 p. cent)		hétérogène (90 p. cent)

TABLEAU 5

Durée d'incubation relative (longue ou courte) de plantes F_4 issues du croisement « Carala » × « D9 ». L'effectif est indiqué entre parenthèses.
Relative incubation time (short or long) on F_4 plants from the cross (« Carala » × « D9 »). Between brackets the number of plants.

Notations		Comportement en F_4			
F_2	F_3	Notation du 20 juin 1979		Notation du 22 juin 1979	
		courte	longue	courte	longue
courte	courte	68 (30)	32 (14)	93 (41)	7 (3)
longue	longue	30 (19)	70 (43)	34 (21)	66 (41)

TABLEAU 6

Fréquences relatives des durées d'incubation en temps réel obtenues en 1979 sur diverses populations issues de croisements entre « Carala » et « Roazon » (inoculation le 1-06-1979)

Relative frequencies of the incubation time in natural time observed in 1979 on various population deriving from crosses between the cultivars « Carala » and « Roazon » (inoculated on the 06-1-1979)

Croisement	Dates de notation (Versailles Juin 1979)								
	11	13	15	18	20	22	25	27	29 (*)
« Roazon »	2,3	—	2,3	—	46,5	30,2	11,6	2,3	4,6
« Carala »	—	18,1	33,3	27,2	21,2	—	—	—	—
F_1 R/C	—	—	—	—	22,2	51,8	11,1	3,7	11,1
F_1 C/R	—	—	—	—	21,7	34,7	17,4	4,3	21,7
F_2 R/C	5,8	1,1	10,4	10,4	18,6	33,6	6,9	1,1	11,6
F_2 C/R	4,8	7,3	13	16,2	17,0	20,3	4,1	3,2	13,8
BC_1 R/C//R	—	—	—	—	13,0	17,4	43,5	8,7	17,4
BC_1 R/C//C	—	—	4,1	12,5	20,8	33,3	20,8	—	8,3
BC_1 C/R//R	—	—	—	2,7	19,4	25,0	8,3	2,8	41,6
BC_1 C/R//C	3,1	—	12,5	25,0	28,1	25,0	3,1	3,1	—

(*) Symptômes non visibles le 29.06.1979.

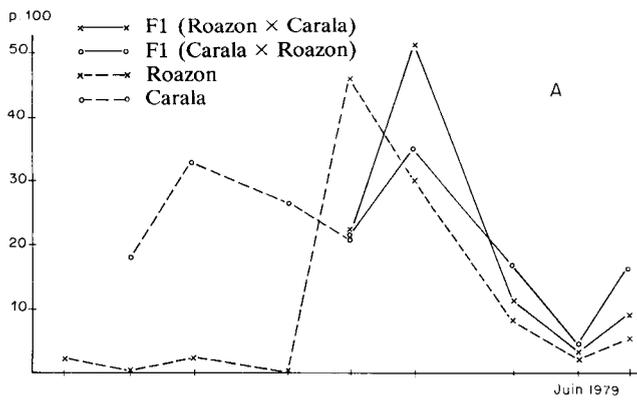


Figure 6A

Fréquences relatives des durées d'incubation en temps réel sur les populations F_1 issues de « Carala » et « Roazon » (1979).

Relative frequencies of the incubation time, in natural time, on the F_1 populations from « Carala » and « Roazon » (1979).

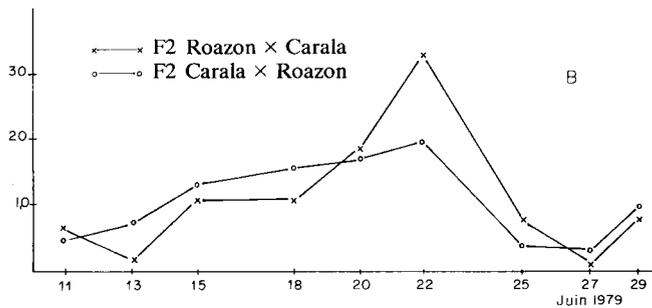


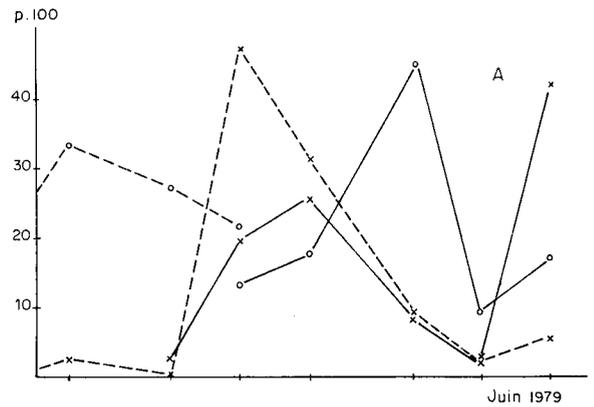
Figure 6B

Idem pour les populations F_2 .

The same on the F_2 populations (1979).

par rapport à l'écart entre les parents (0 à 4 p. 100). Ce sont les populations chez lesquelles les premiers symptômes sont apparus le plus tard qui ont le pourcentage de plantes indemnes le plus élevé. Tout se passe comme si, en conditions climatiques moins favorables que durant l'année 77, la L.P.I. de certains génotypes tendait vers l'infini.

Les figures 6a, 6b, 7a et 7b illustrent certains résultats du tableau VI. La L.P.I. de « Roazon » est plus longue en 1979 qu'en 1977 et les variétés parentes se distinguent nettement en 1979 (fig. 6A). Les courbes correspondant aux 2 F_1 indiquent un allongement de 2 j de la L.P.I. par rapport à



o—o (Roazon × Carala) × Roazon

x—x (Carala × Roazon) × Roazon

o—o Carala

x—x Roazon

Figure 7A

Fréquences relatives des durées d'incubation en temps réel sur les rétrocroisements pour « Roazon » (1979).

Relative frequencies of incubation time, in natural time, on BC_1 by « Roazon » (1979).

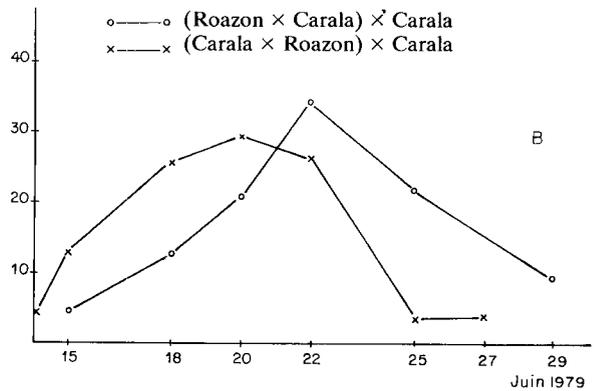


Figure 7B

Idem sur les rétrocroisements par « Carala » (1979).

The same on the BC_1 by « Carala » (1979).

« Roazon », un net retard dans l'apparition des symptômes par rapport à « Carala » mais aussi de 2 j. Elles se distinguent par un sommet plus marqué et par une moindre proportion de plantes indemnes sur cytoplasme *ventricosa*.

Les 2 F_2 se distinguent seulement par un sommet plus marqué sur cytoplasme *ventricosa*.

TABLEAU 7

Fréquences relatives des durées d'incubation en temps réel observées en 1980 sur diverses populations issues de croisements entre « Carala » et « Roazon »

Relative frequencies of incubation time in natural time obtained in 1980 with some populations derived of crosses between « Carala » and « Roazon »

	4	6	9	11	13	16	18	20	23	Plante sans symptôme	Effectif total
« Roazon »	—	—	7,1	28,6	21,4	14,3	—	—	7,1	21,4	14
« Carala »	—	10,0	45,0	20,0	25,0	—	—	—	—	—	20
F_3 (C/R)	6,1	2,6	4,1	19,1	15,6	13,1	5,2	1,9	—	36,7	310
F_3 (R/C)	3,9	6,5	8,6	5,0	22,6	12,2	13,6	—	0,4	30,8	219
BC_2 (R/C//R)	—	1,5	0,5	7,8	15,7	11,8	11,8	2,9	14,7	46,5	204
BC_2 R/C//C	0,5	15,7	5,8	12,2	19,2	9,9	15,1	4,7	—	16,9	172
BC_2 C/R//R	0,8	3,7	2,1	5,8	4,1	8,7	7,5	2,5	0,5	64,3	241
BC_2 C/R//C	1,3	3,0	6,9	10,8	13,4	5,2	24,2	3,9	—	31,2	231

Les 2 rétrocroisements par « Roazon » (fig. 7A) se distinguent aussi par un sommet plus marqué et une moindre proportion de plantes indemnes sur cytoplasme *ventricosa*. En ne considérant que les plantes porteuses de symptômes, on observe aussi un allongement de 3 j de la L.P.I. sur cytoplasme *ventricosa*. Les rétrocroisements par « Carala » se distinguent seulement par un allongement de 2 j de la L.P.I. sur cytoplasme *ventricosa*. La comparaison sur un même cytoplasme des fréquences cumulées des rétrocroisements par les 2 parents montre un allongement de la L.P.I. de 2 à 3 j avec le parent récurrent « Roazon » comparé à « Carala ». Ces résultats montrent que l'interaction nucléoplasmique n'a pas les mêmes effets selon que l'on considère la L.P.I. des plantes atteintes de chlorose ou la proportion de plantes indemnes. Dans les 2 cas, c'est le rétrocroisement par « Roazon » qui est supérieur, mais sur cytoplasme *ventricosa* dans le premier cas, sur cytoplasme *aestivum* dans le second. Il est intéressant d'observer que ces quatre BC₁ sont supérieurs à leur parent récurrent.

4. Etude des mêmes populations en 1980

A l'automne 1979, on a réservé les descendance d'une dizaine de plantes choisies dans chaque population de façon à couvrir l'amplitude de variation, en vue d'apprécier l'effet de la sélection pour une longue L.P.I. Les résultats qui figurent au tableau 7 correspondent à l'ensemble des plantes de chaque population.

La proportion de plantes indemnes a été plus élevée qu'en 1979, y compris sur le parent « Roazon ». Par contre, avec une génération d'écart, les diverses populations où « Roazon » est le parent récurrent se classent de la même façon pour ce caractère. Là aussi, on note que les proportions les plus élevées de plantes sans symptômes correspondent aux populations chez lesquelles les symptômes apparaissent le plus lentement. Certains gènes de « Roazon », dont l'action est renforcée par transfert sur cytoplasme *aestivum*, accroissent la proportion de plantes indemnes. Il reste à déterminer l'importance de ce caractère.

En se limitant aux plantes ayant manifesté une chlorose, on observe d'abord que beaucoup de descendance paraissent en disjonction, ce qui n'est pas surprenant. Certaines descendance sont aussi homogènes que les 2 parents et, parmi elles, quelques-unes manifestent une nette transgres-

sion pour une longue L.P.I. avec un gain de 7 j par rapport à « Roazon ».

Il n'existe pas de corrélation entre la notation de la plante en 1979 et la durée moyenne de la L.P.I. sur les plantes de sa descendance qui présentent des symptômes en 1980. Mais ce sont les plantes dépourvues de symptômes en 1979 qui ont fourni la plus forte proportion de plantes sans symptôme dans leur descendance.

5. Etude de la quantité de mycélium dans le limbe foliaire

Cette étude a porté sur un échantillon de plantes F₃ prélevées dans la descendance de plantes F₂ appartenant à 2 croisements.

Le tableau 8 indique les moyennes des résultats obtenus dans chaque descendance. Il n'y a apparemment aucune relation entre les L.P.I. notées au champ et la teneur en glucosamine qui reflète la masse de mycélium présente dans les feuilles. Cette non-concordance, malgré les difficultés et erreurs d'échantillonnage, confirme le fait que, dans le cas de *S. nodorum*, il n'y a pas de liaison simple entre quantité de symptômes et quantité de parasite. Les résultats du tableau 9 vont dans le même sens. Par contre, il y a de grandes différences de teneur en glucosamine entre les 2 croisements, ce qui indiquerait que la possibilité d'invasion des feuilles par le champignon dépend du génotype de l'hôte. Il faut toutefois indiquer (tabl. 3) que l'évolution de la L.P.I. est plus lente chez la F₂ « Carala » × « Lafron » que pour la F₂ « Carala » × « D9 ».

IV. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

La variabilité observée entre plantes du même cultivar au sein d'une parcelle ne doit pas être attribuée à une variabilité génétique résiduelle, comme l'ont montré les comportements de lignées issues de cultures d'anthers en 1978 et en 1979. On peut, par contre, invoquer la variabilité physiologique qui subsiste toujours entre plantes du même génotype semées ensemble dans une même parcelle.

BALDY (1973) a mis en évidence, parmi les facteurs responsables de la compétition pour la lumière, les différences de taille et la précocité du développement des tiges en semis dense. Or, SHAREN & TAYLOR (1967) ont montré la

TABLEAU 8

Quantité de glucosamine exprimée en $\gamma/100$ mg de poids sec de limbes foliaires (F₃) en fonction de la notation réalisée au champ. Comparaisons entre deux croisements.

Relation between notations in field on the F₃ and the quantity of glucosamine, in $\gamma/100$ mg, comparison between two crosses.

Croisements								
« Carala » × « D9 »				« Carala » × « Lafron »				
Nombre de jours pour l'incubation (F ₂)	Notations		γ glucosamine ⁽¹⁾ pour 100 mg de limbe F ₃	Nombre de jours pour l'incubation (F ₂)	Notations		γ glucosamine ⁽¹⁾ pour 100 mg de limbe F ₃	
	F ₂	F ₃			F ₂	F ₃		
27	lente	lente	56,4	26	lente	lente	19,3	
26	lente	lente	32,8	25	lente	lente	18,4	
25	lente	lente	26,4	24	lente	lente	17,6	
24	lente	lente	28,2	26	lente	rapide	13,3	
15	rapide	lente	31,5	15	rapide	lente	16,0	
15	rapide	rapide	58,7					

(¹) Moyennes de trois répétitions.

TABLEAU 9

Taux comparés de glucosamine entre plantes notées de façon identique pour la L.P.I. issues de deux lignées F₃ (croisement « Carala » × « D9 »)

Variation of glucosamine contents between plants of two F₃ lines with the same notation (cross « Carala » × « D9 »)

Notations		γ de glucosamine pour 100 mg de limbes foliaires (1) F ₃		
F ₂	F ₃	Plante n° 1	Plante n° 2	Plante n° 3
rapide	rapide	78,0	33,0	77,9
lente	lente	23,0	22,7	41,5

(1) moyenne de trois répétitions.

relation qui existe entre la réduction d'activité photosynthétique et les baisses de rendement causées par *S. nodorum*.

Des différences importantes entre les courbes des fréquences relatives en fonction du temps ont aussi été observées, entre les années, pour les cultivars « Carala » et « Roazon » ainsi que pour les F₁ issues de ces cultivars. La formule de SHEARER & ZADOKS (1972), destinée à remplacer le temps naturel par un temps biologique pondéré en fonction du climat, est insuffisante pour effacer les différences entre les années. Cela peut être dû à des différences d'état physiologique entre plantes hôtes. Cela peut aussi venir d'une différence d'agressivité des souches du parasite. La comparaison effectuée en 1979 entre 2 cultivars et diverses populations issues de croisements entre ces cultivars cherchait précisément à se libérer de cet effet années.

Les résultats obtenus tant en 1977 qu'en 1979 suggèrent que la L.P.I. obéit à un déterminisme héréditaire complexe. En s'en tenant aux plantes ayant présenté des symptômes, les 2 F₁ réciproques étudiées en 1979 ont des L.P.I. supérieures de 2 jours à celle de « Roazon », parent dont la L.P.I. est la plus longue. La même tendance atténuée se retrouve sur les F₂.

Sur les rétrocroisements il apparaît que certaines combinaisons des gènes parentaux avec le cytoplasme *ventricosa* permettent d'allonger la L.P.I. moyenne des plantes montrant des taches chlorotiques typiques. Ceci a été confirmé sur BC₂ en 1980.

Dans différentes populations étudiées en 1979 et en 1980, on a aussi observé des plantes dépourvues de symptômes, en proportions variables selon les populations. Ces propor-

tions sont plus élevées en 1980 qu'en 1979, mais le classement des populations n'est pas modifié, ce qui confirme que ce n'est pas l'effet du hasard. Ce caractère est également soumis à une double influence génétique et cytoplasmique. Tout se passe comme si les gènes provoquant l'allongement de la L.P.I. réduisaient aussi la proportion de plantes présentant des symptômes. Cela pourrait s'expliquer en admettant qu'un ralentissement de la croissance du parasite l'empêche d'envahir les tissus de l'hôte. C'est, par contre, le cytoplasme *aestivum* qui accroît la proportion de plantes indemnes par rapport au cytoplasme *ventricosa*. C'est donc le contraire de ce qui se passe pour la L.P.I. ; il est alors vraisemblable que gènes et cytoplasme interviennent à des niveaux différents dans les relations de l'hôte et du parasite.

Il n'est pas possible de dire si cette absence de symptômes correspond à une résistance vraie ou à une tolérance. Quoi qu'il en soit, l'analyse des résultats obtenus sur F₃ ou BC₂ montre qu'il est possible par la sélection d'obtenir des lignées dont la L.P.I. moyenne surpasse de 7 jours celle de « Roazon » (pour les plantes présentant des symptômes) et dont la proportion de plantes indemnes est 4 fois égale à celle de « Roazon ». Le rétrocroisement « Carala »/« Roazon »//« Roazon » devrait fournir la proportion la plus élevée de telles lignées. Il restera évidemment à prouver que ces lignées subissent moins de pertes dues à *S. nodorum* en conditions de culture.

D'autre part, l'observation des chloroses est trop délicate pour être utilisée comme test de routine en sélection.

On pourrait par contre envisager, pour des croisements tels que « Carala »/« Roazon »//« Roazon », de multiplier la population par une méthode dérivée de la sélection unipare ; les épreuves seraient alors appliquées aux descendances issues de plantes à peu près homozygotes. On pourrait ainsi comparer, sur parcelles homogènes, la résistance à la propagation de l'épidémie depuis le sol vers l'épi, sans travail excessif. Ce serait aussi un bon moyen de prouver l'intérêt du critère utilisé dans cette étude.

Il reste à montrer dans la poursuite de ce travail que l'allongement de la L.P.I. se traduira d'une part, par une diminution de la vitesse de la progression de l'épidémie et, d'autre part, par une réduction de la vitesse d'extension de la surface contagieuse.

Reçu le 5 septembre 1980.

Accepté le 16 juin 1981.

REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. CHEVAUGEON (Faculté des Sciences, Orsay) et VINCENT (I.N.R.A., Dijon) pour les critiques constructives qu'ils nous ont apportées lors de la rédaction de ce document.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ao H. C., Griffiths E., 1976. Change in virulence of *Septoria nodorum* and *S. tritici* after passage through alternative hosts. *Trans. br. mycol. Soc.* **66**, 337-341.
- Baldy Ch. M., 1974. Quelques réflexions concernant les caractères du rendement des blés. *Ann. Amélior. Plant.* **24**, 193-199.
- Bousquet J. F., Skajennikoff M., 1974. Isolement et mode d'action d'une phytotoxine produite en culture par *Septoria nodorum* Berk. *Phytopathol. Z.*, **80**, 335-360.
- Bousquet J. F., et al. 1980. La septorine isolement à partir des filtrats de culture de *Septoria nodorum* Berk. et activités sur la phosphorylation oxydative de mitochondries isolées de coleoptiles de blé. *Can. J. Bot.*, **58**, 2575-2580.
- Brönnimann A., 1968a. Zur Kenntnis von *Septoria nodorum* Berk. dem Erreger der Spelzenbräune und eine Blättdure Weizens. *Phytopathol. Z.*, **61**, 101-146.
- Brönnimann A., 1968b. Prüfung der Pathogenität einiger Stämme von *Septoria nodorum* Berk. *Phytopathol. Z.*, **62**, 190-194.
- Brönnimann A., 1970. Zur Vererbung der Toleranz des Weizens gegenüber Befall durch *Septoria nodorum* Berk. *Z. Pflanzenzücht.*, **63**, 333-340.
- Harrower K. M., 1977. A novel technique for assessing the reaction of wheat cultivar to *Septoria tritici*. in *Epidemiology and crop loss assessment. Proceedings of A.P.P.S. Workshop, Lincoln College, August 1977*, 3-1 to 3-6.
- Kent S. S., Strobel G. A., 1976. Phytotoxin from *Septoria nodorum*. *Trans. br. mycol. Soc.*, **67**, 354-358.
- Krapinsky J. M., Sharen A. L., Schillinger J. A., 1973. Pathogenic variations in *Septoria nodorum* Berk. in relation to organ specificity, apparent photosynthetic rate and yield of wheat. *Physiol. Plant Pathol.*, **3**, 187-194.

- Nelson R. R.**, 1978. Genetics of horizontal resistance to plant disease. *Annu. Rev. Phytopathol.*, **16**, 359-378.
- Nelson R., Holmes M. R., Cunfer B. M.**, 1976. Regression accounting for wheat yield reduction by *Septoria nodorum* and other pathogens. *Phytopathology*, **66**, 1375-1379.
- Parlevliet J. E.**, 1979. Components of resistance that reduce the rate of epidemic development. *Annu. Rev. Phytopathol.*, **17**, 203-22.
- Rapilly F.**, 1977a. Recherche de facteurs de résistance horizontale à la septoriose du blé (*Septoria nodorum* Berk). Résultats obtenus par la simulation. *Ann. Phytopathol.*, **9**, 1-19.
- Rapilly F.**, 1977b. Réflexions sur les notions de propagule et d'unité de dissémination en épidémiologie végétale, *Ann. Phytopathol.*, **9**, 161-176.
- Rapilly F., Jolivet E.**, 1976. Construction d'un modèle (EPISEPT.) permettant la simulation d'une épidémie de *Septoria nodorum* Berk. sur blé. *Rev. Stat. appl.*, **24**, 31-60.
- Ride J. P., Drysdale R. B.**, 1972. A rapide method for the chemical estimation of filamentous fungi in plant tissue. *Physiol. Plant. Pathol.*, **2**, 7-15.
- Rosielle A. A., Brown A. G. P.**, 1978. Inheritance and heritability of resistance in wheat to *Septoria nodorum* and *Septoria tritici*. *Proc. Austr. Septoria Workshop 26 to 28 sept. 1978* : 49-51.
- Scott P. R.**, 1973. Incidence and effects of *Septoria nodorum* on wheat cultivars *Ann. appl. Biol.*, **75**, 321-329.
- Shearer B. L., Zadoks J. C.**, 1972. The latent period of *Septoria nodorum* on wheat 1. The effect of temperature and moisture treatments under controlled conditions. *Neth. J. Plant Pathol.*, **78**, 231-241.
- Trottet M., Dosba F., Doussinault G.**, 1975. Conséquences d'une attaque de *Septoria nodorum* Berk. sur la formation du grain chez *Triticum aestivum* L. et chez *Aegilops ventricosa* Tausch. Incidences en sélection. *Ann. Amélior. Plant.*, **25**, 265-276.
- Wilson R.**, 1978. Further studies on the genetics of resistance to *Septoria tritici*. *Proc. austr. Septoria Workshop 26-28 sept.* p. 52-53.
- Whipps J. M., Lewis D. M.**, 1980. Methodology of a chitin assay. *Trans. br. mycol. Soc.*, **74**, 416-418.