

Station de Recherches de Viticulture, INRA, Centre de Recherches de Bordeaux, Pont-de-la-Maye, France

Etude de la résistance au phylloxéra radicicole des hybrides *Vitis vinifera* × *Muscadinia rotundifolia*

par

A. BOUQUET¹⁾

Phylloxera resistance of *Vitis vinifera* × *Muscadinia rotundifolia* hybrids

S u m m a r y . — Level of phylloxera resistance of 591 F₁ hybrids *V. vinifera* × *M. rotundifolia* and 198 BC₁ hybrids, obtained by backcrossing resistant F₁ plants by *V. vinifera*, is estimated by means of *in vitro* infection of roots by leaf galls. Total resistance which is characteristic of the muscadine grape varieties can be related to non-acceptance: There is no formation of tuberosities on roots or nodosities on rootlets. Aphids are unable to lodge and multiply and the populations disappear quickly.

The average ratio of plants rated as totally resistant in the F₁ progenies is 51,6 %, but varies from 39.7 to 65.4 % according to the muscadine variety used as male parent. The ratio of plants rated as totally resistant in the BC₁ progenies is below 20 %.

According to these results, we can suggest the hypothesis of a genetic system in which the expression of a semi-dominant gene of phylloxera resistance (RΦ), homozygous in *M. rotundifolia*, would be controlled in the F₁ hybrids by three modifier genes M₁, M₂, M₃, heterozygous in the muscadine grape varieties. The low ratio of resistant plants in the BC₁ progenies can be explained if the gene RΦ is carried by a *Muscadinia* chromosome, which has a low probability of pairing with its homologous *vinifera* chromosome in the F₁ hybrids.

Implications of the use of this resistance in breeding are discussed.

Introduction

Le phylloxéra de la vigne (*Dactylosphaera vitifolii* SHIMER, synonyme: *Phylloxera vastatrix* PLANCHON) est probablement l'un des pucerons phytophages les plus connus du fait de sa responsabilité dans la destruction du vignoble français à la fin du XIX^e siècle.

Le greffage des cépages autochtones appartenant à l'espèce *Vitis vinifera* L. très sensible au parasite, sur des porte-greffes issus d'espèces américaines résistantes a permis de reconstituer rapidement les vignobles détruits et constitue l'un des plus beaux succès de «lutte génétique» contre les parasites et ravageurs des plantes cultivées.

Néanmoins la résistance de ces porte-greffes n'est pas totale et peut être assimilée à une simple tolérance au sens de PAINTER (1958). Les porte-greffes hébergent en effet sur leurs racines durant l'été des populations plus ou moins importantes de radicicoles, mais les lésions provoquées n'atteignent jamais le degré de gravité des dégâts observés sur les racines de *V. vinifera* non-greffé. De plus, la rareté des formes radicicoles hibernantes sur les porte-greffes, permet au système racinaire endommagé de se reconstituer au printemps, avant l'arrivée des néogallicoles-radicicoles.

Il faut cependant noter que la plupart des porte-greffes présentent dans les champs de pieds-mères une sensibilité particulière du feuillage à la forme gallicole de

¹⁾ Avec la collaboration technique de G. PILY.

l'insecte. Aussi paradoxal que cela puisse paraître, ce sont souvent les espèces et variétés porte-greffes réputées pour leur résistance au phylloxéra radicole (notamment *V. rupestris* et hybrides de *V. rupestris*) qui ont sur leur feuillage les populations phylloxériques les plus abondantes. Il convient donc de séparer nettement les notions de sensibilité et de résistance au phylloxéra, telles qu'elles sont actuellement comprises, c'est à dire comme des notions d'ordre pratique et cultural qui ne s'appliquent en fait qu'à la forme radicole de l'insecte, de celles de réceptivité et non-réceptivité au phylloxéra, notions biologiques applicables aux formes gallicoles et radicales du puceron (MAILLET 1957).

L'espèce *Muscadinia rotundifolia* SMALL (synonyme: *Vitis rotundifolia* MICHX.), cultivée sous le nom de vigne «muscadine» sur quelques centaines d'hectares dans le Sud-Est des Etats-Unis (BOUQUET 1978), est connue depuis longtemps pour sa résistance totale au phylloxéra, gallicole et radicole (RAVAZ 1902).

Malheureusement, *M. rotundifolia* n'est pas utilisable comme porte-greffe en raison de son inaptitude au bouturage et de son incompatibilité au greffage avec les cépages européens. D'autre part, et malgré quelques succès sans lendemain (WYLIE 1871, DETJEN 1919) ses possibilités d'utilisation en croisement ont longtemps été considérées comme illusoire, du fait de l'éloignement génétique des genres *Vitis* et *Muscadinia*. Toutefois, les résultats obtenus depuis une vingtaine d'années dans ce domaine permettent d'être beaucoup plus optimiste (OLMO 1954, 1971, BOUQUET 1980).

Nous avons entrepris d'utiliser cette espèce comme géniteur de résistance dans un programme d'hybridation *V. vinifera* × *M. rotundifolia* visant à créer de nouvelles variétés de porte-greffes permettant l'éradication d'un des principaux parasites de la vigne.

Nous rapportons dans cet article les premières observations sur la résistance au phylloxéra radicole d'une population de plants de semis issus de croisements F₁ et R₁ *V. vinifera* × *M. rotundifolia* réalisés de 1975 à 1979 à la station de Viticulture du Centre de Recherches Agronomiques de Bordeaux.

Matériel et méthodes

Les méthodes classiques de détermination de la résistance au phylloxéra adoptées par RAVAZ (1897), HUSFELD (1963) et BOUBALS (1966) s'appliquent à un certain nombre de plants racinés d'une même variété, cultivés en pots et contaminés au moyen de galles phylloxériques. Ces techniques donnent d'excellents résultats mais sont difficilement applicables à un matériel végétal qui se bouture très difficilement, ce qui est le cas des hybrides *V. vinifera* × *M. rotundifolia*.

Nous avons donc été conduits à adopter la méthode mise au point par POUGET (1975), qui consiste à déterminer la résistance au phylloxéra radicole de racines isolées contaminées *in vitro* et donne des résultats en parfaite corrélation avec les résultats de tests en serre ou d'essais au vignoble. Des racines âgées d'un an sont prélevées sur les plants de semis hybrides cultivés en hydroponique sous serre. Après un lavage soigneux, des fragments de racines de 1 à 2 mm de diamètre et de 5 à 8 cm de long sont disposés dans des boîtes de Pétri sur du papier buvard humide, inoculés à plusieurs reprises au moyen de galles phylloxériques foliaires et maintenus à 25 °C à l'obscurité.

Les galles phylloxériques utilisées pour l'inoculation ont été prélevées sur des plants racinés de la variété Alicante Terras (hybride *V. vinifera* × *V. rupestris*), cultivés en serre chaude et humide et dont le feuillage a été contaminé naturellement dès la fin de l'hiver par la montée de radicales ayant hiberné sur les racines. Ces phylloxéras

néoradicicoles-gallicoles ou gallicoles «directs» (MAILLET 1957) c'est à dire provenant d'une lignée radicole sans passer par l'intermédiaire des formes ailées (sexupares) et sexuées, donnent naissance à des néogallicoles-gallicoles assurant la multiplication du parasite sur le feuillage, et des néogallicoles-radicicoles, capables de réinfester le système racinaire.

3 à 4 semaines après l'inoculation, les racines présentant des symptômes de contaminations microbiennes ou fongiques sont éliminées et les racines saines soigneusement examinées à la loupe binoculaire ($\times 20$): il est alors possible de distinguer, d'après la nature des lésions, et le nombre de colonies fixées sur les racines, cinq classes allant de la résistance totale (notée «0») à l'extrême sensibilité (notée «4»). La notation est toujours faite sur la racine la plus atteinte.

La résistance totale caractéristique des variétés de l'espèce *M. rotundifolia* est en fait une non-réceptivité exprimant l'existence d'obstacles à l'occupation de l'hôte, la prise de nourriture ou la ponte, par des stimuli négatifs: les phylloxéras ne se fixent jamais sur les troncs racinaires, ni sur les jeunes radicules en croissance. Celles-ci sont piquées mais il n'y a pas formation de nodosités. Une nécrose brunâtre très limitée se développe au niveau du point de piqûre du phylloxéra (Fig. 1). La population de néogallicoles-radicicoles provenant des galles foliaires disparaît au bout d'une quinzaine de jours.

La classe très résistante (notée «1») se caractérise également par l'absence de phylloxéras fixés sur les troncs racinaires et donc de tubérosités. En revanche, les néogallicoles-radicicoles s'établissent et se multiplient sur les radicules et sur les cals formés à l'extrémité des fragments de racines. Sur les radicules, les piqûres entraînent la formation de nodosités classiques en forme de bec d'oiseau (Fig. 2). Bien que très résistantes, les racines notées «1» doivent être considérées comme réceptives au phylloxéra.

La classe résistante (notée «2») se caractérise par la présence de quelques tubérosités de petite taille sur les racines. Les insectes s'alimentent et sont capables de pondre des œufs en nombre réduit: la population phylloxérique reste faible. Les symptômes sur radicules sont identiques à ceux observés sur les racines de la classe «1».

Les classes sensible (notée «3») et très sensible (notée «4») sont caractérisées par la présence de nombreuses tubérosités sur les racines, recouvertes d'une population phylloxérique plus ou moins abondante (Fig. 3). Les radicules sont également envahies et montrent de nombreuses nodosités qui se nécrosent rapidement. Toutefois, sur les racines de la classe sensible, les tubérosités sont rarement confluentes à la différence de la classe très sensible, où elles forment un manchon entourant plus ou moins complètement la racine. La distinction entre les classes sensible et très sensible est donc parfois assez délicate.

Le test de contamination *in vitro* décrit a été appliqué à 591 hybrides F_1 *V. vinifera* × *M. rotundifolia*, à 165 hybrides R_1 issus du rétrocroisement par différentes variétés de *V. vinifera*, de l'hybride F_1 résistant T 6-38 introduit de Californie, ainsi qu'à 33 hybrides R_1 issus du rétrocroisement par *V. vinifera* cv. Cabernet-Sauvignon, de l'hybride F_1 résistant NC 6-15, créé au début du siècle en Caroline du Nord.

Les parents femelles *V. vinifera* utilisés dans les croisements F_1 ont été les suivants: 1 clone de Cabernet-Sauvignon, utilisé après castration préalable et 16 clones à fleurs femelles issus des croisements Cabernet-Sauvignon × Alicante Bouschet (8 clones), Cabernet-Sauvignon × Grenache (3 clones) et Ugni Blanc × Cabernet-Sauvignon (5 clones).

Les parents mâles *M. rotundifolia* ont été les suivants: 2 variétés à fleurs mâles (Males n° 1 et n° 2) et 8 variétés hermaphrodites (Carlos, Noble, Sterling, Regale, Dixie, Dearing, NC 184-4, NC 67-27-69) sélectionnées ou en cours de sélection et introduites des USA (Prof. W. B. NESBITT, Université de Raleigh, Caroline du Nord).

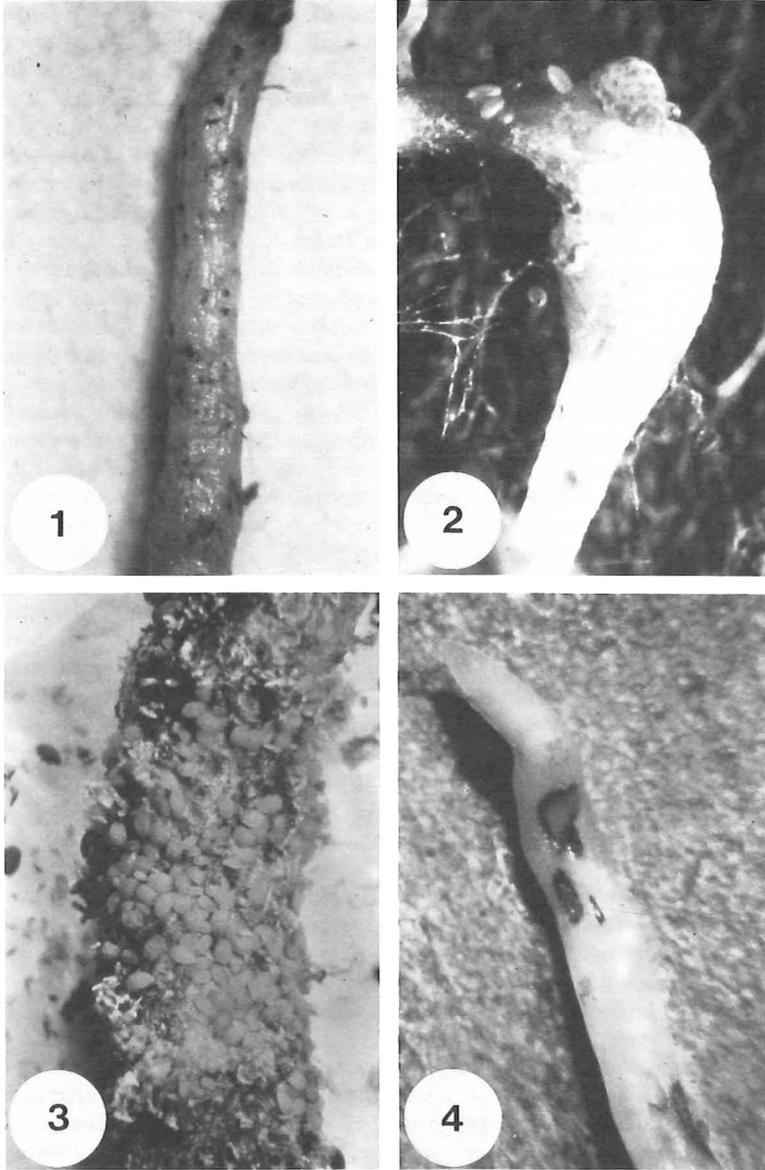


Fig. 1: Réactions nécrotiques aux piqûres de phylloxéra observées sur racinelles d'un hybride F_1 noté «0».

Fig. 2: Nodosité et colonie phylloxérique observées sur racinelles d'un hybride F_1 noté «1».

Fig. 3: Abondante colonie phylloxérique observée sur racines d'un hybride F_1 noté «4».

Fig. 4: Réactions nécrotiques aux piqûres de phylloxéra observées sur racinelles d'un hybride R_1 noté «0».

Résultats et discussion

1 — Résistance des hybrides F₁

Toutes années confondues, et tous parents mâles et femelles confondus, les résultats des tests appliqués à l'ensemble des hybrides F₁ font apparaître une distribution nettement bimodale de la population en fonction du degré de résistance des racines (cf. Tableau 1). Compte tenu de l'allure de la distribution observée, on peut admettre en première approximation que l'ensemble des génotypes hybrides se répartit en deux groupes d'importance numérique à peu près égale: le groupe de ceux dont les racines peuvent être considérées comme non-réceptives au phylloxéra (racines notées «0») et le groupe de ceux dont les racines peuvent être considérées comme réceptives (racines notées «1» à «4»), étant bien entendu que parmi ces dernières, une proportion non négligeable présente un degré de résistance relativement élevé au phylloxéra. Compte tenu de cette simplification, il est possible d'étudier l'influence de quelques facteurs sur la répartition des hybrides en fonction de la réceptivité ou non de leurs racines au phylloxéra.

a) Influence de l'année du croisement

Le Tableau 2 montre que la répartition des hybrides F₁ en fonction de la réceptivité des racines au phylloxéra varie sensiblement en fonction de l'année du croisement. Le X² calculé est en effet de 10,49 soit une probabilité P comprise entre 0.025 et 0.05. Les hybrides créés en 1978 présentent une proportion plus élevée d'individus non réceptifs que les hybrides créés les autres années. Cette déviation est susceptible de s'expliquer par le fait que sur 121 hybrides F₁ créés cette année-là, 103 étaient issus de croisements de divers clones femelles de *V. vinifera* par la même variété pollinisatrice *M. rotundifolia* cv. Carlos. Il était donc indispensable de vérifier si le génotype du parent mâle n'avait pas une influence sur la distribution du caractère étudié.

b) Influence du parent mâle

Le Tableau 3 montre que la répartition des hybrides F₁ en fonction de la réceptivité des racines au phylloxéra dépend de la variété *M. rotundifolia* utilisée comme parent mâle. La proportion de génotypes non-réceptifs au phylloxéra varie de 39,7 % (pollinisateur: *M. rotundifolia* cv. Noble) à 65,4 % (pollinisateur: *M. rotundifolia* cv. NC 184-4). Le X² calculé pour les quatre variétés du Tableau est de 9,95 soit une probabilité P inférieure à 0,05.

La distribution du caractère de non-réceptivité des racines au phylloxéra est pratiquement inversée, dans les descendance F₁ issues de *M. rotundifolia* cv. Carlos (58,5 % d'individus non réceptifs pour 41,5 % d'individus réceptifs) et dans celles issues de *M. rotundifolia* cv. Noble (39,7 % d'individus non-réceptifs pour 60,3 % d'individus réceptifs). Ces proportions semblent très stables quelle que soit l'année du croisement, comme le montre le Tableau 4. L'homogénéité phénotypique observée chez les variétés de muscadine (les racines de toutes les variétés étudiées sont notées «0») masque donc une hétérogénéité génotypique qui ne peut être mise en évidence que par l'étude de leurs descendance en croisement avec *V. vinifera*.

Fig. 1: Necrotic reactions to phylloxera punctures observed on rootlets of F₁ hybrid rated as "0".

Fig. 2: Nodosity and phylloxera colony observed on rootlets of F₁ hybrid rated as "1".

Fig. 3: Abundant phylloxera colony observed on roots of F₁ hybrid rated as "4".

Fig. 4: Necrotic reactions to phylloxera punctures observed on rootlets of BC₁ hybrid rated as "0".

Tableau 1

Répartition des hybrides F_1 *V. vinifera* × *M. rotundifolia* en fonction du degré de résistance au phylloxéra de leurs racines (tous parents mâles et femelles confondus, toutes années confondues)

Distribution of phylloxera resistance in F_1 progenies *V. vinifera* × *M. rotundifolia*

Note de résistance	Nombre de génotypes F_1	%
0	305	51,6
1	45	7,6
2	57	9,6
3	73	12,4
4	111	18,8
Total	591	100,0

Tableau 2

Influence de l'année du croisement sur la répartition des hybrides F_1 *V. vinifera* × *M. rotundifolia* en fonction de la réceptivité des racines au phylloxéra (tous parents mâles et femelles confondus)

Influence of the year of the crosses on the distribution of phylloxera acceptance and non-acceptance in F_1 progenies *V. vinifera* × *M. rotundifolia*

Année du croisement	Année du test	Génotypes F_1 non-réceptifs		Génotypes F_1 réceptifs		Total
		Nombre	%	Nombre	%	
1975	1977	4	50,0	4	50,0	8
1976	1978—1979	109	46,6	125	53,4	234
1977	1979—1980	27	45,0	33	55,0	60
1978	1980—1981	77	63,6	44	36,4	121
1979	1981	88	52,4	80	47,6	168
Ensemble 5 ans		305	51,6	286	48,4	591

2— Résistance des hybrides R_1

Le tableau 5 montre que la distribution des hybrides R_1 est différente de celle des hybrides F_1 , tout en ayant encore une allure nettement bimodale. La proportion d'hybrides R_1 dont les racines peuvent être considérées comme non-réceptives au phylloxéra, ne dépasse pas 20 % et il y a un excédent considérable d'individus très sensibles. De plus, les symptômes observés sur les radicelles de certains génotypes R_1 non-réceptifs au phylloxéra, ne sont pas exactement les mêmes que les symptômes observés sur les individus F_1 non réceptifs: les nécroses aux points de piqûres des phylloxéras sont lenticulaires au lieu d'être punctiformes (Fig. 4). Leur taille est supérieure et les radicelles peuvent subir des déformations plus ou moins marquées. Néanmoins, les

Tableau 3

Influence du parent mâle sur la répartition des hybrides F₁ *V. vinifera* × *M. rotundifolia* en fonction de la réceptivité de leurs racines au phylloxéra (toutes années et tous parents femelles confondus)

Influence of male parent on the distribution of phylloxera acceptance and non acceptance in F₁ progenies *V. vinifera* × *M. rotundifolia*

Parent mâle <i>M. rotundifolia</i>	Génotypes F ₁ non-réceptifs		Génotypes F ₁ réceptifs		Total
	Nombre	%	Nombre	%	
cv. Carlos	169	58,5	120	41,5	289
cv. Noble	27	39,7	41	60,3	68
cv. Sterling	34	54,0	29	46,0	63
cv. NC 184-4	34	65,4	18	34,6	52
Ensemble 4 variétés	264	55,9	208	44,1	472
Autres variétés ¹⁾	41	34,5	78	65,5	119
Total	305	51,6	286	48,4	591

¹⁾ Incluant les 4 variétés précédentes sous la forme d'un reliquat de pépins semé par erreur en mélange.

Tableau 4

Influence du parent mâle et de l'année du croisement sur la répartition des hybrides F₁ *V. vinifera* × *M. rotundifolia* en fonction de la réceptivité des racines au phylloxéra (tous parents femelles confondus)

Influence of the male parent and the year of the crosses on the distribution of phylloxera acceptance and non acceptance in F₁ progenies *V. vinifera* × *M. rotundifolia*

Parent mâle <i>M. rotundifolia</i>	Anné de croisement	Génotypes F ₁ non-réceptifs		Génotypes F ₁ réceptifs		Total
		Nombre	%	Nombre	%	
cv. Carlos	1976	19	65,5	10	34,5	29
	1977 + 1978	72	61,0	46	39,0	118
	1979	78	54,9	64	45,1	142
	Ensemble 4 années	169	58,5	120	41,5	289
cv. Noble	1976	15	40,5	22	59,5	37
	1977 + 1978	2	40,0	3	60,0	5
	1979	10	38,5	16	61,5	26
	Ensemble 4 années	27	39,7	41	60,3	68

Tableau 5

Répartition des hybrides R₁ (F₁ × *V. vinifera*) en fonction du degré de résistance de leurs racines au phylloxéraDistribution of phylloxera resistance in BC₁ progenies (F₁ × *V. vinifera*)

Note de résistance	Descendances T 6—38 × <i>V. vinifera</i>		Descendances NC 6—15 × <i>V. vinifera</i>	
	Nombre de génotypes	%	Nombre de génotypes	%
0	32	19,4	5	15,2
1	3	1,8	1	3,0
2	6	3,6	3	9,1
3	34	20,6	10	30,3
4	90	54,6	14	42,4
Total	165	100,0	33	100,0

phylloxéras sont incapables de se fixer et de se multiplier ce qui permet de considérer ces racines comme non-réceptives. Les modifications observées dans l'extériorisation des symptômes chez les hybrides R₁, pourraient être dues à la perte au cours du rétro-croisement de gènes «mineurs» impliqués dans le déterminisme de la résistance chez *M. rotundifolia*. La perte de ces gènes ne serait pas susceptible de supprimer la manifestation du phénomène de non-réceptivité, mais pourrait en diminuer l'intensité.

Quoiqu'il en soit, le fait le plus marquant est qu'il est possible de retrouver dans les générations R₁ une proportion non négligeable d'individus dotés d'un niveau de résistance identique à celui du parent *M. rotundifolia*.

La distribution des génotypes R₁ n'est pas influencée par la nature de l'hybride F₁ utilisé dans les rétrocroisements, ce qui semble indiquer que le déterminisme génétique de la résistance est identique chez les deux hybrides utilisés, bien que leur origine soit différente: l'hybride NC 6-15 est en effet issu du croisement *V. vinifera* ♀ cv. Malaga seedling n° 1 × *M. rotundifolia* ♂ cv. G-52 (DETJEN 1919), tandis que l'hybride T 6-38 est issu du croisement *V. vinifera* ♀ cv. F 2-35 (Carignan × Cabernet-Sauvignon) × *M. rotundifolia* ♂ cv. Trayshed (JELENKOVIC et OLMO 1968).

3 — Hypothèses sur le déterminisme génétique du caractère de non-réceptivité des racines au phylloxéra

Les résultats des tests pratiqués dans cette étude font apparaître une nette dominance du caractère de non-réceptivité des racines au puceron, ce qui confirme les observations de DAVIDIS et OLMO (1964) et FIROOZABADY et OLMO (1982 a) qui concluaient également à une dominance du caractère de résistance au phylloxéra chez *M. rotundifolia*.

Cette dominance de la résistance, observée chez *M. rotundifolia* ne se retrouve pas systématiquement dans le genre *Vitis*. En effet, si la résistance au phylloxéra observée chez *V. berlandieri* est également dominante, à l'inverse les facteurs de résistance présents chez *V. rupestris* et *V. riparia* sont récessifs (BOUBALS 1966 b). Il est probable que le déterminisme génétique et physiologique de la résistance au phylloxéra n'est pas identique parmi les espèces du genre *Vitis* et à fortiori entre les espèces du genre *Vitis* et celles du genre *Muscadinia*.

La présence de nécroses punctiformes au niveau des piqûres de phylloxéra sur les radicelles des individus non-réceptifs fait immédiatement penser à une réaction d'hypersensibilité des tissus à une substance présente dans la salive du puceron. En fait, des observations plus fines montrent que les phylloxéras quittent les zones piquées avant l'apparition de ces nécroses et que celles-ci ne sont probablement pas la cause de la non-réceptivité des racines chez *M. rotundifolia* et ses descendants. Celle-ci pourrait être due à la présence dans le protoplasme des cellules du parenchyme, d'une substance inhibitrice empêchant la prise de nourriture par l'insecte. La biosynthèse de cette substance, peut-être analogue aux substances «anti-appétantes» mises en évidence chez de nombreuses plantes (CHAPMAN 1974), serait sous le contrôle d'un ou plusieurs facteurs génétiques dominants.

L'allure générale de la distribution des descendance F_1 et R_1 permet d'écartier a priori l'hypothèse d'une hérédité de type polyfactoriel, ce qui différencie *M. rotundifolia* des espèces du genre *Vitis*, et notamment *V. berlandieri*, chez laquelle le déterminisme de la résistance au phylloxéra est de toute évidence polygénique, même si le nombre de gènes impliqués n'est probablement pas très élevé (BOUBALS 1966 b).

a) Hypothèse d'un déterminisme monogénique

Toutes années confondues et tous parents mâles et femelles confondus, la disjonction observée entre hybrides F_1 réceptifs et non réceptifs au phylloxéra est compatible avec une disjonction théorique 1 : 1 ($X^2 = 0,61$ soit une probabilité $\approx 0,5$) pouvant correspondre à un déterminisme génétique très simple: la non-réceptivité au phylloxéra serait contrôlée par un gène dominant $R\Phi$ présent à l'état hétérozygote chez les variétés de *M. rotundifolia* (génotype $R\Phi^+/r\Phi$), les cépages de *V. vinifera*, très sensibles, étant homozygotes récessifs ($r\Phi/r\Phi$).

En fait, cette hypothèse n'est pas satisfaisante: elle implique notamment l'apparition d'individus sensibles homozygotes récessifs dans les descendance de semis de *M. rotundifolia*, ce qui n'a jamais été signalé.

Elle ne permet pas non plus d'expliquer la présence dans les descendance F_1 d'un certain nombre de plantes réceptives au phylloxéra, mais possédant un degré de résistance qui sans être aussi élevé que celui des variétés de muscadines, n'en est pas moins réel et comparable au degré de résistance des porte-greffes classiques du type *V. riparia* cv. Gloire ou *V. rupestris* cv. du Lot. En effet, un déterminisme monogénique ne permet d'envisager qu'une seule structure génotypique pour les plantes réceptives au phylloxéra (génotypes $r\Phi/r\Phi$). Il faudrait donc admettre que se superpose à l'effet du gène majeur $R\Phi$, l'action de gènes «mineurs» également impliqués dans le phénomène de résistance.

Mais surtout, cette hypothèse ne tient pas compte de l'hétérogénéité génotypique de l'espèce *M. rotundifolia* mise en évidence par les différences significatives observées entre les descendance F_1 issues de plusieurs variétés de muscadine.

b) Hypothèse d'un déterminisme trigénique

Les difficultés d'interprétation liées à ces différences pourraient être levées en faisant appel à un déterminisme génétique impliquant trois gènes dominants $R\Phi_1$, $R\Phi_2$, $R\Phi_3$, présents à l'état hétérozygote chez *M. rotundifolia*, $R\Phi_2$ et $R\Phi_3$ étant supposés vicariants, c'est-à-dire capables d'assurer individuellement l'expression du caractère de non-réceptivité des racines au phylloxéra, $R\Phi_1$ étant supposé inhibiteur, à l'état homozygote $r\Phi_1/r\Phi_1$, des deux gènes précédents. Chez *V. vinifera*, les trois gènes sont supposés être à l'état homozygote récessif. Dans une telle hypothèse, les descendance F_1 *V. vinifera* × *M. rotundifolia* seraient composées de 3 individus non réceptifs au phyllo-

xéra (géotypes $R\Phi_1^+ R\Phi_2^+ R\Phi_3^+ / r\Phi_1 r\Phi_2 r\Phi_3$; $R\Phi_1^+ R\Phi_2^+ r\Phi_3 / r\Phi_1 r\Phi_2 r\Phi_3$; $R\Phi_1^+ r\Phi_2 R\Phi_3^+ / r\Phi_1 r\Phi_2 r\Phi_3$) pour 5 individus réceptifs, soit une disjonction théorique correspondant pratiquement à la disjonction observée dans les descendance F_1 issues de *M. rotundifolia* cv. Noble ($X^2 = 0,14$ soit une probabilité P comprise entre 0,5 et 0,75).

Dans la même hypothèse, mais en supposant que le gène $R\Phi_1$ n'est inhibiteur que d'un seul des deux autres gènes, par exemple de $R\Phi_2$, les descendance F_1 seraient composées de 3 individus réceptifs au phylloxéra (géotypes $r\Phi_1 r\Phi_2 r\Phi_3 / r\Phi_1 r\Phi_2 r\Phi_3$; $r\Phi_1 R\Phi_2^+ r\Phi_3 / r\Phi_1 r\Phi_2 r\Phi_3$; $R\Phi_1^+ r\Phi_2 r\Phi_3 / r\Phi_1 r\Phi_2 r\Phi_3$) pour 5 individus non-réceptifs, soit une disjonction théorique inversée par rapport à la précédente et compatible avec les disjonctions observées dans les descendance F_1 issues de *M. rotundifolia* cv. Carlos ($X^2 = 1,98$, soit $0,1 < P < 0,25$), Sterling ($X^2 = 1,97$) et NC 184-4 ($X^2 = 0,18$, soit $0,5 < P < 0,75$).

Cette hypothèse est assez séduisante. En effet, l'existence de plusieurs structures génotypiques possibles pour les plantes réceptives au phylloxéra pourrait expliquer les différences de sensibilité observées chez celles-ci. Cependant, pas plus que l'hypothèse précédente, l'hypothèse d'un déterminisme trigénique ne permet d'expliquer le fait que des plantes sensibles au phylloxéra n'aient jamais été observées chez *M. rotundifolia*.

c) Hypothèse d'un déterminisme monogénique contrôlé par un complexe de trois gènes modificateurs

Chez *M. rotundifolia*, la biosynthèse de la substance inhibitrice, responsable de la non-réceptivité des racines au phylloxéra, serait contrôlée par un gène majeur $R\Phi$ présent à l'état homozygote, mais à dominance incomplète, tandis que sa biodégradation en métabolites inactifs sur la physiologie de l'insecte serait contrôlée par un complexe de trois gènes modificateurs M_1, M_2, M_3 présents à l'état hétérozygote et à dominance complète. Chez les variétés de muscadine, le système serait en équilibre et assurerait une concentration de la substance inhibitrice supérieure au seuil de sensibilité de l'insecte. Le gène $R\Phi$ étant supposé fixé à l'état homozygote dominant $R\Phi^+/R\Phi^+$, l'homogénéité phénotypique de l'espèce *M. rotundifolia* pour le caractère de non-réceptivité des racines au phylloxéra serait ainsi maintenue, quel que soit l'état des gènes modificateurs.

Chez *V. vinifera*, le gène $R\Phi$ serait fixé à l'état homozygote récessif $r\Phi/r\Phi$: il n'y aurait donc pas synthèse de la substance inhibitrice. Le système de dégradation n'ayant pas de raison d'être, les gènes M_1, M_2, M_3 seraient également à l'état homozygote récessif.

Chez les hybrides F_1 *V. vinifera* \times *M. rotundifolia*, le gène $R\Phi$, à dominance incomplète, est à l'état hétérozygote $R\Phi^+/r\Phi$: la synthèse de la substance inhibitrice serait donc plus faible que chez les variétés de muscadine et sa concentration dans le protoplasme des cellules du parenchyme cortical des racines, inférieure au seuil de sensibilité de l'insecte, sauf si le système de dégradation ne joue plus son rôle. Si ce système est contrôlé par 3 gènes M_1, M_2, M_3 à l'état hétérozygote, M_2 et M_3 étant vicariants et M_1 inhibiteur, à l'état homozygote récessif, de M_2 et M_3 , il sera inactif chez les hybrides F_1 dans 5 cas sur 8, ce qui correspond à une disjonction théorique 5 non-réceptifs pour 3 réceptifs, compatible avec les disjonctions observées dans les descendance F_1 issues des variétés Carlos, Sterling et NC 184-4 (cf. hypothèse trigénique).

Dans le cas où le gène M_1 ne serait inhibiteur que d'un seul des deux gènes M_2 et M_3 , le système de dégradation sera inactif dans 3 cas sur 8, ce qui correspond à une disjonction théorique 3 non-réceptifs pour 5 réceptifs, compatible avec les disjonctions observées dans les descendance F_1 , issues de la variété Noble.

L'hypothèse proposée pourrait expliquer la présence d'individus à niveau de résistance élevé parmi les hybrides F_1 , réceptifs au phylloxéra: on peut supposer que les gènes M_1, M_2, M_3 n'ont pas tous la même action sur l'efficacité du système de dégradation de la substance inhibitrice dont la synthèse est contrôlée par le gène $R\Phi$. Certaines structures génotypiques, caractérisées par la présence à l'état homozygote récessif de tel ou tel gène M , seraient moins efficaces que d'autres. Chez les génotypes hybrides possédant ces structures peu efficaces, la dégradation de la substance inhibitrice serait réduite dans les tissus à activité métabolique faible (troncs radiculaires), tandis qu'elle serait plus élevée dans les tissus à activité métabolique intense (cals ou radicelles en croissance). Dans ces conditions, les phylloxéras ne se fixeraient pas ou très difficilement sur les troncs radiculaires, mais pourraient s'alimenter et se multiplier sur les cals ou sur les radicelles, avec formation de nodosités classiques (racines notées «1» et «2» présentant peu ou pas de tubérosités).

Les hybrides R_1 sont issus du recroisement par *V. vinifera* d'hybrides F_1 non réceptifs, c'est-à-dire possédant le gène $R\Phi$ à l'état hétérozygote $R\Phi^+/r\Phi$ et dont la majorité, sinon la totalité des gènes M sont à l'état homozygote récessif, bloquant ainsi le fonctionnement du système de dégradation de la substance inhibitrice. L'hypothèse proposée revient donc à considérer que chez ces hybrides F_1 , le déterminisme de la non-réceptivité au phylloxéra est de type monogénique, impliquant en R_1 des disjonctions 1 non réceptif ($R\Phi^+/r\Phi$) pour 1 réceptif ($r\Phi/r\Phi$).

Or, les deux descendances R_1 étudiées sont composées en grande majorité de plantes réceptives sensibles ou très sensibles au phylloxéra. Ce déficit important en génotypes $R\Phi^+/r\Phi$ peut s'expliquer si on admet que le gène $R\Phi$ est porté par un chromosome *Muscadinia* s'appariant difficilement avec son homologue *vinifera* au cours du processus méiotique chez les hybrides F_1 . La probabilité pour que ce chromosome, présent à l'état d'univalant en métaphase, se perde au cours de l'anaphase est donc relativement élevée, et suffirait à expliquer la déviation par rapport à la disjonction 1 : 1 attendue.

Il est évident que les bases sur lesquelles repose l'hypothèse proposée peuvent apparaître singulièrement fragiles, et nécessitent d'être étayées par des études complémentaires. L'existence d'une substance inhibitrice, responsable de la non-réceptivité des racines de *M. rotundifolia* au phylloxéra, devrait pouvoir être démontrée par les techniques modernes d'analyse biochimique. Une confirmation génétique pourrait d'autre part être rapidement obtenue au moyen d'autofécondations pratiquées sur des individus R_1 ou R_2 non réceptifs au phylloxéra.

d) Conséquences sur le plan de la sélection

Si l'hypothèse d'un déterminisme monogénique était vérifiée, les conséquences sur le plan pratique pourraient être considérables, puisqu'il deviendrait possible d'introduire le caractère de non-réceptivité au phylloxéra dans l'espèce *V. vinifera*, grâce à des rétrocroisements répétés. Il serait ainsi possible de créer de nouvelles variétés cultivables sans greffage et dotées d'un niveau qualitatif très élevé. Mais dans une telle éventualité, plusieurs questions risquent de se poser: l'abandon du greffage sera-t-il suffisamment intéressant du point de vue économique pour le viticulteur, pour compenser la perte de souplesse qu'il entraînera sur le plan de l'adaptation du vignoble à différents types de sols ou différents modes de conduite, souplesse procurée justement par l'utilisation d'une gamme relativement large de variétés porte-greffes?

D'autre part, les nouveaux cépages résistants au phylloxéra ne vont-ils pas s'avérer sensibles à d'autres parasites du sol, et notamment aux nématodes du genre *Meloidogyne*? Les travaux de FIROOZABADY et OLMO (1982 a et b) ont montré qu'il était possible de sélectionner des individus résistants à la fois au phylloxéra et au nématode *M. inco-*

gnita acrita dans des générations de croisement d'hybrides *V. vinifera* × *M. rotundifolia*. BLOODWORTH *et al.* (1980) ont également montré que l'espèce *M. rotundifolia* était résistante aux trois espèces de *Meloidogyne*, *M. incognita*, *M. arenaria* et *M. javanica*, et que cette résistance était dominante chez les hybrides *Vitis* × *Muscadinia*. Toutefois, des observations récentes (DALMASSO et BOUQUET, résultats non publiés) semblent indiquer que l'espèce *Meloidogyne hapla* est capable d'attaquer plus ou moins gravement les variétés de muscadine et les hybrides *V. vinifera* × *M. rotundifolia*.

Enfin, dans le cas d'une utilisation à grande échelle de nouvelles variétés dont la résistance au phylloxéra serait à déterminisme monogénique, ne risque-t-on pas de voir apparaître des biotypes de pucerons capables de surmonter cette résistance? Depuis la fin du XIX^e siècle, la résistance au phylloxéra de *M. rotundifolia* n'a jamais été démentie par les faits. Il faut donc admettre que le gène RΦ est un gène particulièrement «fort». Cependant, on ne peut pas exclure a priori la possibilité d'un affaiblissement de la durabilité du gène RΦ consécutif à son transfert d'un environnement génétique purement «*Muscadinia*» dans un environnement génétique purement «*vinifera*».

En ce qui concerne l'utilisation de *M. rotundifolia* pour la création de nouvelles variétés de porte-greffes totalement résistantes au phylloxéra, le problème de la durabilité du gène RΦ ne se posera pas dans les mêmes termes puisque celui-ci sera introduit non pas dans des génotypes de *V. vinifera*, mais dans des génotypes issus de porte-greffes classiques, déjà dotés d'un niveau élevé de tolérance au puceron. L'association au sein d'une même variété d'une résistance totale de nature monogénique et d'une tolérance ou résistance partielle de nature polygénique constituera un obstacle efficace à l'apparition de biotypes adaptés et préviendra ainsi tout risque d'effondrement ou même simplement d'érosion de la résistance au phylloxéra.

Résumé

La résistance au phylloxéra de 591 hybrides F₁ *V. vinifera* × *M. rotundifolia* et 198 hybrides R₁ obtenus en croisant des plantes F₁ résistantes par *V. vinifera*, est estimée au moyen d'un test de contamination *in vitro* sur racines isolées. La résistance totale, caractéristique des variétés de l'espèce *M. rotundifolia* s'apparente à une non-réceptivité: il n'y a aucune formation de tubérosités sur les troncs radiculaires ou de nodosités sur radicules. Les pucerons, incapables de se fixer et de se reproduire, meurent rapidement.

Le pourcentage moyen de plantes notées totalement résistantes dans les descendance F₁ est de 51,6 % mais varie de 39,7 à 65,4 % selon la variété de muscadine utilisée comme parent mâle. Le pourcentage de plantes totalement résistantes dans les descendance R₁ est plus faible et ne dépasse pas 20 %.

En fonction de ces résultats, il est possible de suggérer l'hypothèse d'un déterminisme génétique dans lequel l'expression d'un gène semi-dominant de résistance au phylloxéra (RΦ), homozygote chez *M. rotundifolia* serait contrôlée chez les hybrides F₁ par trois gènes modificateurs M₁, M₂, M₃, hétérozygotes chez les variétés de muscadine. Le taux peu élevé de plantes totalement résistantes dans les descendance R₁ est explicable si le gène RΦ est porté par un chromosome *Muscadinia* présentant une faible probabilité d'appariement avec son chromosome homologue *V. vinifera* dans les hybrides F₁.

Les implications d'un tel déterminisme génétique dans le cadre d'une utilisation en sélection, sont discutées.

Références bibliographiques

- BLOODWORTH, P. J., NESBITT, W. B. and BARKER, K. R., 1980: Resistance to root-knot nematodes in *Euvitis* × *Muscadinia grape* hybrids. Proc. 3rd Intern. Symp. Grape Breeding, Univ. Calif., Davis, 275—292.
- BOUBALS, D., 1966 a: Etude de la distribution et des causes de la résistance au Phylloxéra radicole chez les Vitacées. Ann. Amélior. Plantes 16, 145—184.
- — , 1966 b: Hérité de la résistance au Phylloxéra radicole chez la Vigne. Ann. Amélior. Plantes 16, 327—347.
- BOUQUET, A., 1978: La Muscadine (*Vitis rotundifolia* MICHX.) et sa culture aux Etats-Unis. Connaiss. Vigne Vin 12, 1—20.
- — , 1980: *Vitis* × *Muscadinia* hybridization: a new way in grape breeding for disease resistance in France. Proc. 3rd Intern. Symp. Grape Breeding, Univ. Calif., Davis, 42—61.
- CHAPMAN, R. F., 1974: The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects: a review. Bull. Entomol. Res. 64, 339—363.
- DAVIDIS, U. X. and OLMO, H. P., 1964: The *Vitis vinifera* × *V. rotundifolia* hybrids as phylloxera resistant rootstocks. *Vitis* 4, 129—143.
- DEJEN, L. R., 1919: Some F₁ hybrids of *Vitis rotundifolia* with related species and genus. NC. Agricult. Exp. Sta. Bull. 18.
- FIROOZABADY E. and OLMO, H. P., 1982 a: Resistance to grape phylloxera in *Vitis vinifera* × *V. rotundifolia* grape hybrids. *Vitis* 21, 1—4.
- — and — — , 1982 b: The heritability of resistance to root-knot nematode (*Meloidogyne incognita acrita* CHIT.) in *Vitis vinifera* × *V. rotundifolia* hybrid derivatives. *Vitis* 21, 136—144.
- HUSFELD, B., 1963: Méthodes de détermination de la résistance de la Vigne au Phylloxéra. Bull. OIV 36, 1164—1173.
- JELENKOVIĆ, G. and OLMO, H. P., 1968: Cytogenetics of *Vitis*. III. Partially fertile F₁ diploid hybrids between *V. vinifera* × *V. rotundifolia* MICHX. *Vitis* 7, 281—293.
- MAILLET, P., 1957: Contribution à l'étude de la biologie du Phylloxéra de la Vigne. Ann. Sci. Nat. Zool., 11e Sér., 19, 283—410.
- OLMO, H. P., 1954: L'hybride *Vinifera* × *Rotundifolia* et sa valeur en obtention. Bull. OIV 27 (278), 68—75.
- — , 1971: *Vinifera* × *rotundifolia* hybrids as wine grapes. Amer. J. Enol. Viticult. 22, 87—91.
- PAINTER, R. H., 1958: Resistance of plants to insects. Ann. Rev. Ent. 3, 267—290.
- POUGET, R., 1975: Méthode de contamination de racines de Vigne *in vitro* par le Phylloxéra radicole: application à la recherche de porte-greffes résistants. Connaiss. Vigne Vin 9, 165—176.
- RAVAZ, L., 1897: Contribution à l'étude de la résistance phylloxérique. Rev. Vitic. 7, 109—114, 137—142, 193—199.
- — , 1902: Les Vignes américaines. Ed. Coulet, Montpellier.
- WYLIE, A. P., 1871: Hybridization of *rotundifolia* grapes. Amer. Pomol. Soc. Proc. 13, 113—116.

Eingegangen am 4. 7. 1983

A. BOUQUET
Station de Recherches de Viticulture
INRA
Centre de Recherches de Bordeaux
B. P. 131
33140 Pont-de-la-Maye
France