

Apports de l'épidémiologie à la connaissance de la résistance des végétaux aux agressions parasitaires

Frantz Rapilly

Par ses travaux sur le cycle de base de l'infection, l'épidémiologiste tente de connaître et d'expliquer les mécanismes qui font qu'une maladie augmente brutalement de fréquence, dans un espace et un temps définis. Ces approches concourent à la recherche des modalités actives ou passives de la résistance des végétaux et des peuplements qu'ils forment aux agressions parasitaires. Elles permettent aussi de définir les modalités d'exploitation des effets directs ou indirects, constitutifs ou induits, qui sont la manifestation de la présence de gènes de résistance dans les peuplements. Les interventions de l'épidémiologiste se situent au niveau de la sélection, de la définition d'itinéraires techniques et du choix du système de culture.

Apports au niveau de la sélection

Distinguer la résistance d'un hôte par non-contact avec son parasite, de la résistance après contact entre les deux partenaires est l'une des premières informations qui doit être fournie au sélectionneur.

Résistance par non-contact

Celle-ci dénommée « esquivée » est une caractéristique constitutive et permanente de l'hôte. La morphologie de la

plante et son rythme de croissance sont souvent mis en cause. Ainsi la liaison entre la résistance au *Botrytis* et

l'épaisseur de la cuticule des grains de raisin est reconnue depuis plusieurs dizaines d'années [1]. La cléistogamie

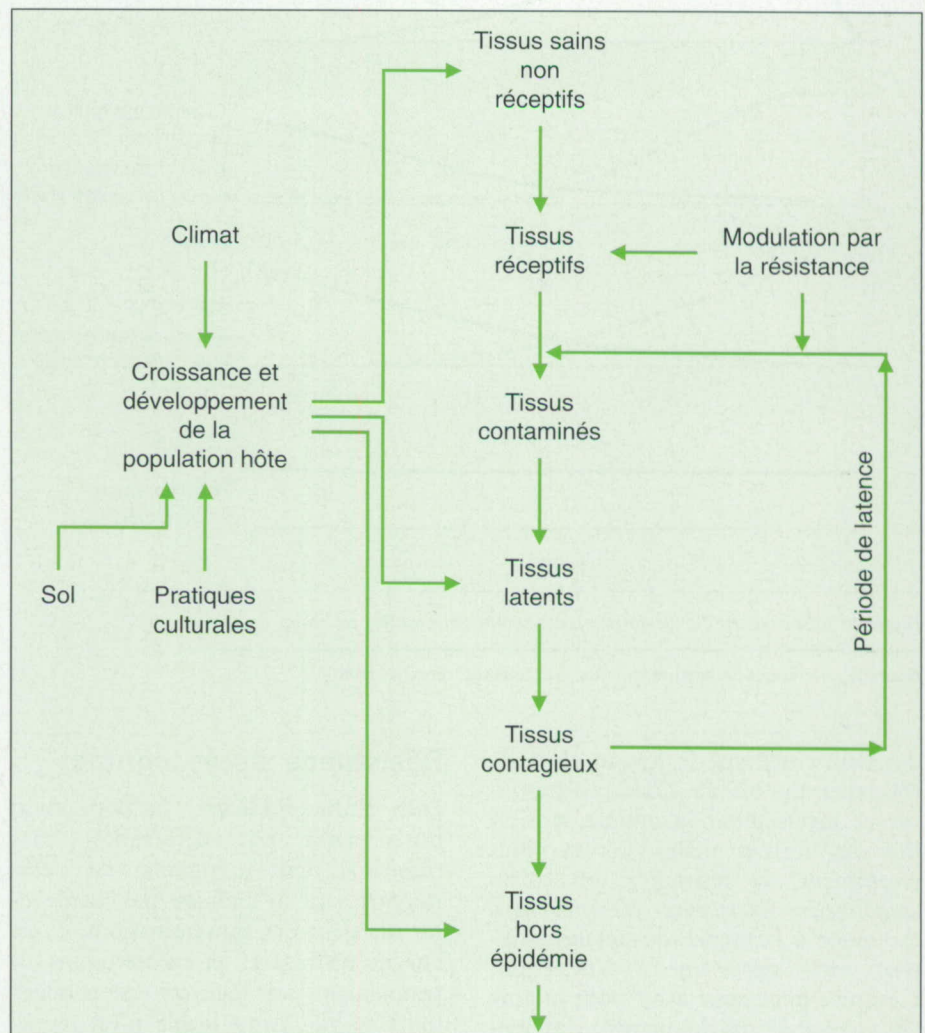


Figure 1. États des diverses fractions de la population hôte lors d'une épidémie.

Figure 1. States of the various fractions of the host-population during an epidemic.

F. Rapilly : Station de pathologie végétale, INRA, Route de Saint-Cyr, 78026 Versailles, France.

Cette publication est parue intégralement dans les Comptes rendus de l'Académie d'Agriculture de France 1992 ; 78 : 83-104.

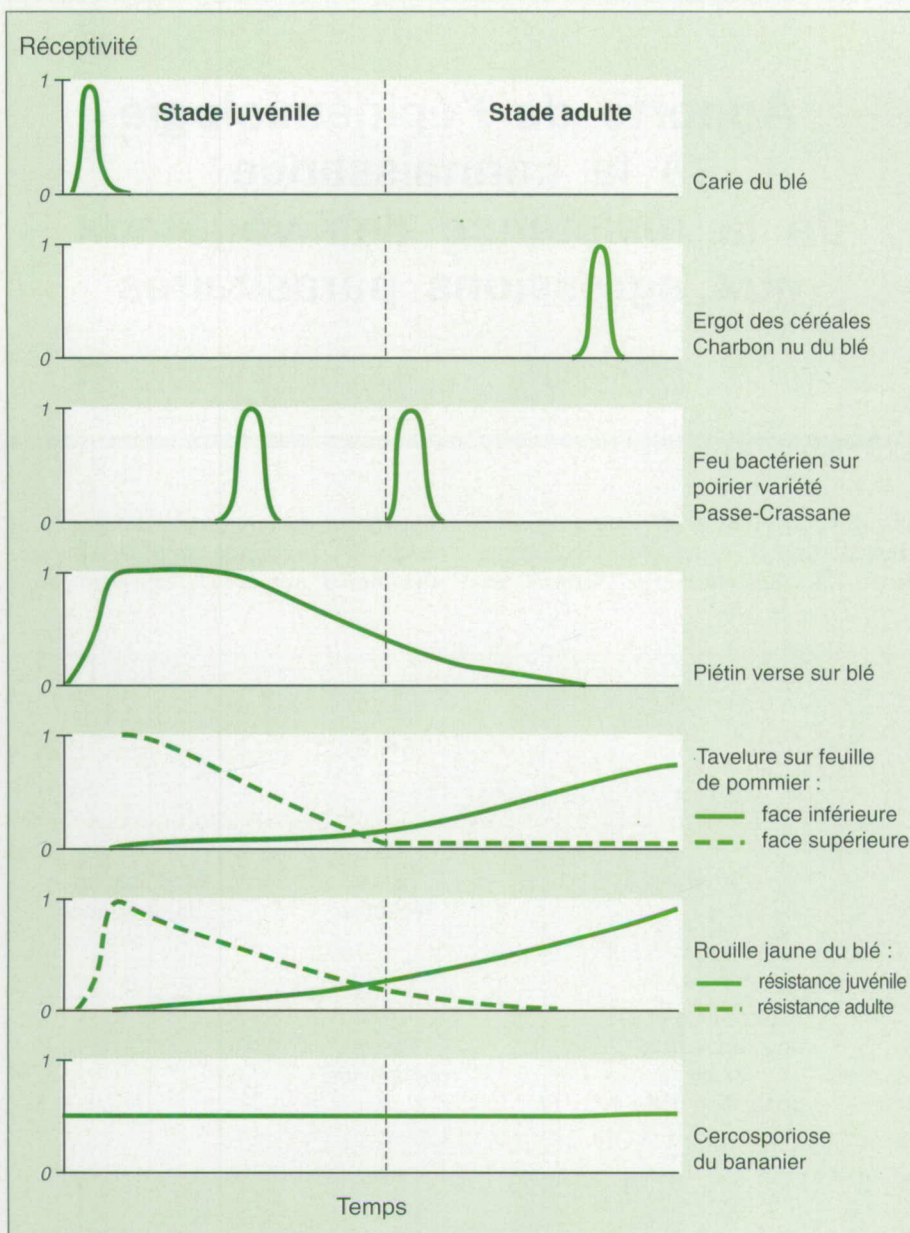


Figure 2. Variations de la réceptivité d'un hôte à un parasite au cours du temps.

Figure 2. Variations in host-receptivity to parasites through time.

des fleurs explique le niveau élevé de résistance du blé au *Claviceps purpurea* et inversement la grande sensibilité des formes mâles stériles. Plus récemment, la résistance des colzas apétales au *Sclerotinia sclerotiorum* a été reliée à l'absence de pétales, support relai nécessaire à l'infection. L'esquive peut aussi avoir pour origine des vitesses de développement différentes entre le parasite et l'hôte ; c'est le cas des riz à cycle court vis-à-vis de la pyriculariose.

Résistance après contact

Lors d'une épidémie, la population hôte passe par différents états (figure 1) dont le premier est l'état réceptif, qui ne préjuge pas du devenir ultérieur des contaminations. Il est rare qu'un végétal, et encore moins un peuplement, soit dans cet état pendant toute sa vie. Ainsi le blé n'est réceptif à la carie que quelques jours par an ; à l'opposé, le bananier est toujours réceptif à l'agent de la cercosporiose

(figure 2). La connaissance des époques où se manifeste cet état de l'hôte permet d'expliquer la grande sensibilité au feu bactérien du poirier Passe-Crassane, dont les époques de réceptivité correspondent à deux périodes successives de floraison. Cet état des tissus hôtes permet de moduler les concentrations d'inoculum à utiliser pour les infections artificielles et de définir les dates de contamination. Il permet de comparer des variétés aux cycles différents. Ainsi la variété de riz Chianan 8 est très réceptive à *Pyricularia oryzae* au stade quatre feuilles, mais très peu au stade sept feuilles tandis que d'autres variétés ont un comportement différent. Enfin, la connaissance des états réceptifs est un préliminaire à l'identification d'un gène de résistance qui s'exprime à un stade précis de l'hôte, comme chez les blés vis-à-vis des rouilles. C'est un passage obligé avant toute mise en place d'expérimentations pour détecter des résistances qui s'expriment après contact entre un hôte et parasite.

• Choix des sites expérimentaux

La contamination, première séquence du cycle de base de l'infection, est souvent dépendante des variables de flux que représentent les facteurs climatiques (température et humidité). L'action de ces variables est à définir pour chaque couple hôte-parasite. Ainsi, implanter en France des essais dans la région de Clermont-Ferrand pour reconnaître des résistances au piétin-verse est, sur le plan climatique, un non-sens, car la fréquence des événements du climat qui permettent le déroulement des contaminations indispensables est quasiment nulle [2]. Il en est de même pour le couple capitule de tournesol-*Sclerotinia sclerotiorum* [3]. Les indices bioclimatiques proposés par les épidémiologistes permettent de réaliser un premier choix des sites où expérimenter. Mais ce choix doit être affiné, en particulier pour comparer des résistances partielles qui freinent l'épidémie, et dont l'expression est très dépendante du climat, contrairement aux relations qui interdisent la maladie. Les comparaisons entre différentes stations dans un réseau expérimental impliquent au préalable une étude comparative du climat local des sites. Celle-ci peut être réalisée par l'ajout, dans chaque site,

d'un couple hôte-parasite parfaitement connu qui permet, d'une part, d'appréhender les distorsions entre les sites, et, d'autre part, de juger les lignées étudiées par rapport à ce couple, comme Mac Rae et Platt [4] l'ont proposé pour le mildiou de la pomme de terre.

• **Choix du dispositif expérimental**

L'approche épidémiologique permet de mieux caractériser les effets de gènes de résistance. Les données issues de la connaissance des règles de dissémination des parasites, en particulier par voie aérienne, permettent aussi d'affiner l'interprétation biologique que l'on doit apporter aux tests statistiques réalisés sur les notations.

Par rapport à un lieu d'expérimentation, on distingue deux types d'inoculum (figure 3) : l'auto-inoculum qui génère l'auto-infection et dont l'origine est la parcelle même sur laquelle les notations sont réalisées et l'allo-inoculum qui provient de l'extérieur. A cette distinction est liée la notion de « demi-distance », qui est la distance parcourue horizontalement par un nuage de spores, à partir de la source d'émission, pour que ses retombées soient réduites de moitié. Cette demi-distance, qui varie avec la force de l'émission, est de l'ordre de 120 mètres pour *Alternaria brassicicola*, de 28 mètres pour *Puccinia triticina* de moins d'un mètre pour *Uromyces pha-*

Summary

Contributions of epidemiology in understanding plant resistance to parasitic attack

F. Rapilly

The epidemiological approach to plant diseases and consequent epidemics caused by fungal parasites, i.e. through studies on the basic infection cycle (monocyclic studies) or repeats in space and time (polycyclic studies), provides breeders with information about the resistance mechanisms found in the plant hosts. This research is necessary in order to differentiate between « esquivé » resistance and « true » resistance which occurs following host-parasite contact. It also allows the variation in receptivity of a host or plant population to be assessed. Epidemiology thus contributes to defining the criteria enabling the experimental site and set-up to be selected, to determining what should be recorded, as well as when and how, and also to analysing and interpreting the scoring and results. In order to judge the selective pressure exerted by the hosts and plant populations and thence the durability of the resistance genes' effects, be they specific or not, this approach is indispensable. Epidemiology also contributes towards the increasing use of varietal resistance by farmers. The effects of cultivation strategies can only be improved by taking this into account. On the plot level, a genetically diverse population involving varietal associations allows for phenomena such as premunition and may reduce the inoculum efficiency to such a level that fungicides can be applied in greatly reduced quantities. Understanding dispersion gradients and speed of radial extension from a given source also means that spatial and temporal cut-off points may be used in controlling the epidemic's spread.

Cahiers Agricultures 1992 ; 1 : 239-48.

seoli. Cette demi-distance conditionne le dispositif expérimental, l'éloignement entre parcelles, la maîtrise génétique de l'inoculum par l'expérimentateur et l'intérêt des contaminations artificielles, mais aussi la signification biologique des résistances détectées et

des taux de maladies observées à telle ou telle distance d'une source contaminatrice.

Cet apport de l'épidémiologie, souvent méconnu des sélectionneurs, est fondamental. Pour l'oïdium de l'orge [5], les parcelles, disposées sous le vent les

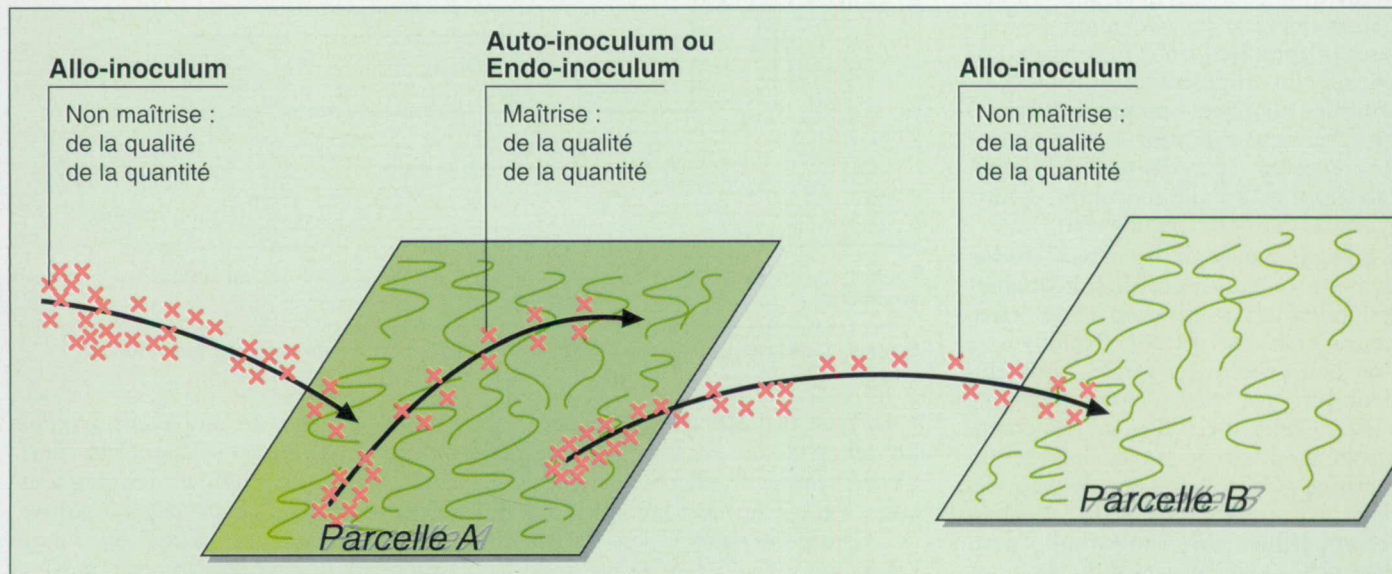


Figure 3. Distinctions entre auto-inoculum ou endo-inoculum et allo-inoculum.

Figure 3. Differences between auto- and allo-inoculum.

unes par rapport aux autres, devraient être éloignées de 40 à 80 mètres pour éviter les interférences entre elles. Pour la rouille brune [6], à 33 mètres sous le vent d'un foyer, la part d'allo-inoculum reçue par une parcelle très malade est de l'ordre de 6 %, mais cette proportion atteint 73 % pour une parcelle peu malade. Cet exemple montre les difficultés rencontrées par le sélectionneur pour avoir la maîtrise génétique d'un inoculum. Ce même problème d'interférence se rencontre pour juger de l'efficacité des fongicides qui est en général sous-estimée, ce qui apporte un coefficient de sécurité supplémentaire à l'utilisateur.

Pour prendre en compte ces contraintes, des dispositifs expérimentaux ont été proposés (figure 4). Pour les parasites telluriques, le dispositif en poquet est suffisant pour juger des résistances à l'infection et à la progression de la maladie. Pour les parasites aériens, ce même dispositif ne permet que de juger de la résistance à l'infection, mais l'expérimentateur ne peut apprécier la résistance à l'épidémie.

Pour la rouille jaune [7], on utilise des parcelles unitaires de l'ordre de 2,5 m² inoculées en leur centre par apport d'un poquet de plantes malades. Les réponses des plantes voisines de ce poquet permettent de mettre en évidence le comportement spécifique de l'inoculum apporté (réponse monocyclique), tandis que les lectures faites sur la parcelle donnent le comportement face à l'épidémie (réponse polycyclique). Nottgheim [8] propose, pour la pyriculariose du riz, un dispositif (dit DITER) de parcelles allongées, perpendiculaires à un foyer et sous le vent, ce qui permet de recueillir, par rapport à l'auto-inoculum et à l'allo-inoculum, quatre types de réponses par lignée.

On recommande de ne jamais étudier dans un même dispositif la tolérance, les résistances spécifiques et les résistances non spécifiques. Notons que l'on doit s'interroger sur le risque épidémique que peut représenter une variété tolérante. Il est également recommandé de ne jamais apporter un mélange d'inoculum pour détecter des résistances spécifiques. La fraction incompatible de l'inoculum peut déclencher des mécanismes de résistance comme la prémunition, dont le niveau varie avec les hôtes, mais aussi avec l'inoculum.

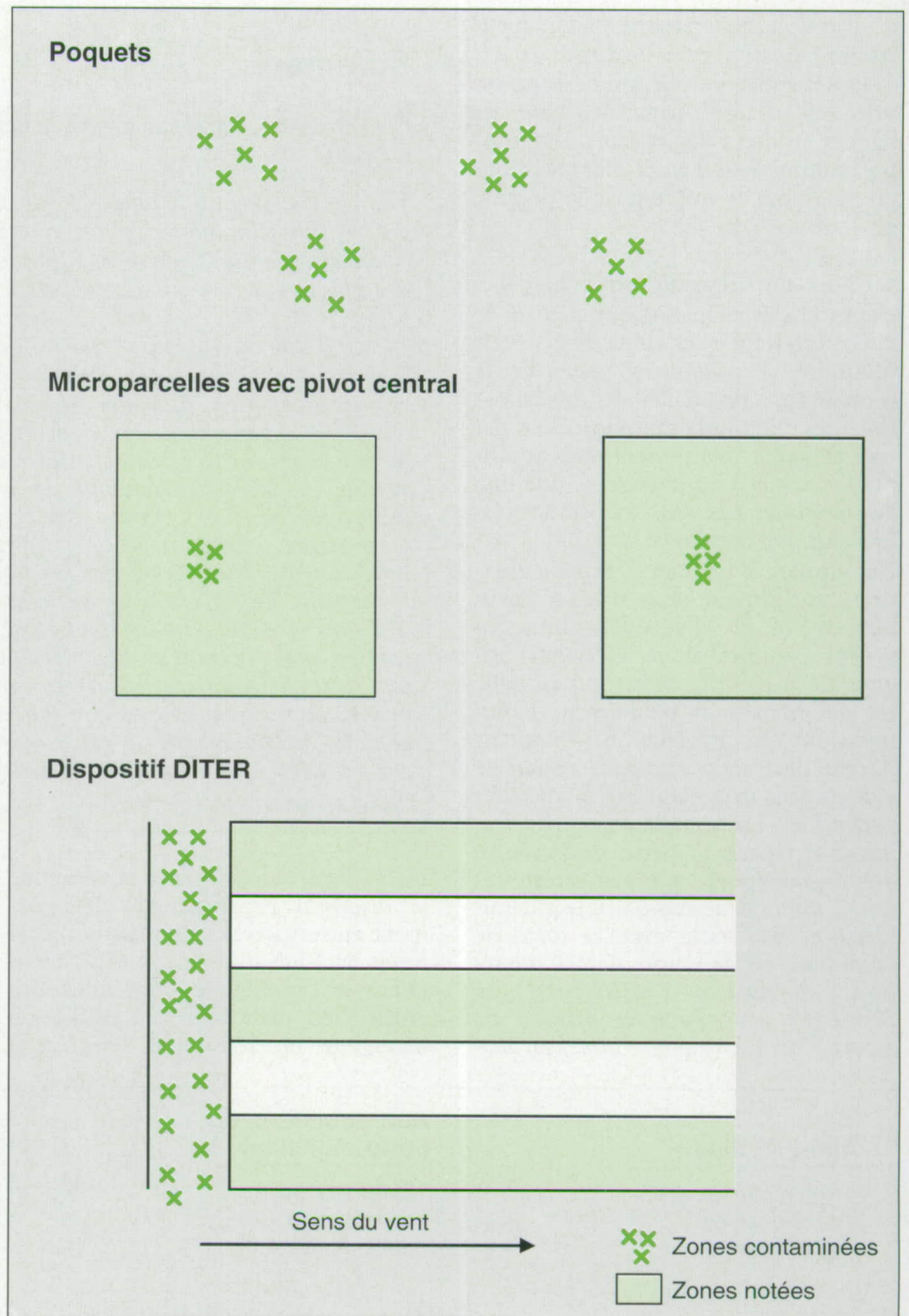


Figure 4. Dispositifs expérimentaux proposés pour juger de la résistance des plantes aux agressions parasitaires.

Figure 4. Experimental designs put forward for judging plant resistance to parasitic attack.

• **Le type de résistance recherchée**

En dehors de la tolérance, la résistance recherchée par le sélectionneur a pour effet, soit d'empêcher la maladie (donc l'épidémie de naître), soit de freiner l'épidémie. Ces deux facettes de la résistance, à la distinction desquelles les épidémiologistes ont beaucoup apporté [9], ne sont pas exclusives l'une

de l'autre, mais se complètent. Le choix entre ces deux voies dépend du matériel biologique étudié et des caractéristiques du peuplement végétal cultivé. Ne considérer que l'une ou l'autre aboutit à une perte d'informations, en particulier dans le cas de contournement de résistance. Tout indice de contournement est à étudier car il permet de

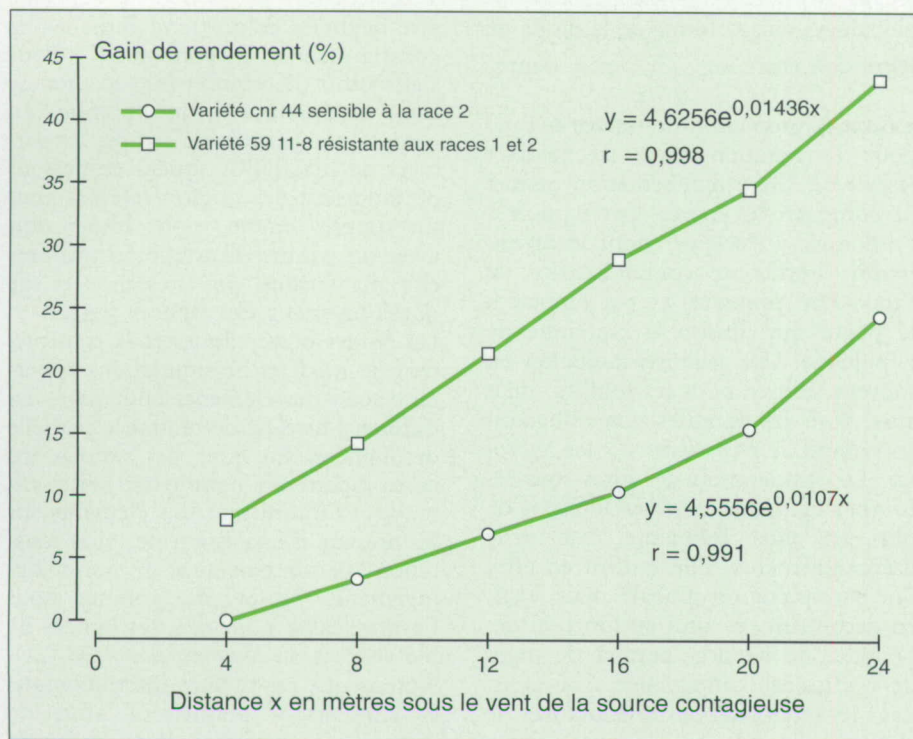


Figure 5. Gradients des gains de rendement (en pourcentage) en fonction de la résistance de variétés de haricot à *Erysiphe polygoni* et de la distance des parcelles sous le vent de la source contagieuse. Couple haricot-*Erysiphe polygoni* (d'après [13]).

Figure 5. Gradients of yield increase (in %) in bean varieties according to resistance to *Erysiphe polygoni* and plot wind distance to source of contagion. Bean-*Erysiphe polygoni* pair (from [13]).

recueillir des informations sur la durabilité de l'effet d'un gène de résistance, sur les pressions de sélection exercées sur le parasite, sur la présence de gènes non spécifiques de résistance [10,11]. On pourra mettre en évidence des effets résiduels non négligeables de gènes contournés [12] ou, à l'opposé, une très grande sensibilité comme l'effet « *Vertifolia* » de Van der Plank [9]. Il n'est

pas du domaine du sélectionneur de prendre en compte la résistance collective qui se manifeste au niveau des peuplements hôtes que cultivent les agriculteurs.

• Notations

La contribution de l'épidémiologiste à ce point technique peut se situer à trois niveaux : que noter ? quand noter ?

Tableau 1

Distinction des épidémies en trois catégories sur base du poids décroissant des éléments du cycle de base [25]

| Catégories | Éléments du cycle de base | Exemples |
|-----------------|---|---|
| 1 ^{re} | inoculum primaire > efficacité de l'inoculum > période contagieuse > latence > incubation | carie - charbon mildiou |
| 2 ^e | latence > incubation > période contagieuse > efficacité de l'inoculum > inoculum primaire | oïdium - rouille |
| 3 ^e | période contagieuse > incubation > latence > inoculum primaire > efficacité de l'inoculum | septoriose kabatiellose rhynchosporiose |

Differentiation of epidemics into three categories according to decreasing weight of the elements in the basic cycle

comment interpréter ? Sauf cas particulier (tavelure sur fruit, rouille blanche sur bouture de chrysanthème), la relation maladie-nuisibilité est rarement simple ; de plus, elle est souvent fonction de la concentration en inoculum, donc de la distance, par rapport à la source contagieuse, des parcelles observées. Dans le cas du couple haricot-oïdium [13], la résistance par incompatibilité se traduit par un gain de rendement de 7 à 8 % à quatre mètres sous le vent de la source et atteint 20 à 25 %, à une distance de 24 mètres, par rapport à un témoin sensible (figure 5).

— Que noter :

La reconnaissance de gènes qui interdisent à l'épidémie de naître par contrôle de la maladie, relève d'une notation qui porte sur l'efficacité infectieuse d'un inoculum. Même si les échelles proposées comptent plusieurs degrés, les notations sont en fait transposées en tout ou rien, et un petit nombre de relevés suffit à la reconnaissance de tels gènes.

Si c'est le contrôle de l'épidémie qui est recherché, le « que noter » est plus diversifié et plus abondant ; cette diversification est cependant limitée par la disponibilité du notateur, d'autant que le nombre de notations à répéter dans le temps est élevé. Celles-ci peuvent porter sur l'évolution globale de la maladie dans le peuplement hôte par dénombrement régulier, au cours du temps, de la progression du nombre de plantes malades, ou par l'estimation de la proportion de la surface végétale sensible portant des symptômes. Le notateur peut aussi mettre l'accent sur l'évolution quantitative d'un état de la maladie correspondant à la séquence qui explique au mieux la cinétique d'une épidémie. En effet, les études polycycliques et l'approche systémique permettent de classer les épidémies (Tableau 1) en fonction du poids relatif que représente chaque séquence de l'infection. Cette hiérarchie indique sur quoi doit porter l'effort de notation, mais ces indications demeurent théoriques. Dans le deuxième cas du Tableau 1, le relevé, en champ, de la latence ne présente pas de difficultés particulières (sauf pour les maladies à virus), mais dans le troisième cas, le relevé de la durée de la période contagieuse est très difficile. Toutefois, il est possible de réaliser des notations indi-

rectes de cette séquence en exploitant la corrélation statistique qui souvent existe entre la durée de la période contagieuse et la durée d'incubation, tant chez les parasites biotrophes [14, 15] que chez les nécrotrophes [16, 17]. La notation indirecte a été utilisée par nous-même pour la résistance des blés à *Septoria nodorum*, encore que l'existence de ces corrélations ne signifie pas que les mêmes gènes sont impliqués dans les deux séquences [18, 19].

— **Quand noter :**

Le relevé de l'efficacité infectieuse de l'inoculum peut s'effectuer à n'importe quelle date qui suit la fin de la première latence théorique et c'est la recherche d'une résistance à tel ou tel stade de la plante qui indique quand il convient de noter. En revanche, pour la détection de résistances contrôlant la cinétique de l'épidémie, les dates de notation et leurs fréquences devraient être fonction de la vitesse de déroulement du cycle de base de l'infection ; ce qui correspondrait pour la rouille jaune à environ une notation par semaine et pour la septoriose à une notation tous les 15 jours. En mettant à la disposition des sélectionneurs des formulations mathématiques qui permettent de calculer, jour après jour, en fonction des conditions climatiques, la fraction accomplie d'un événement comme l'incubation ou la latence [16], l'épidémiologiste fournit le moyen de préciser quand il convient d'effectuer une notation après contamination. Pour faciliter l'usage de ces formules, calculées souvent pour un hôte supposé dépourvu de résistance, il est recommandé d'inclure cet hôte dans le dispositif pour contrôler la validité des formules utilisées et repérer les lignées sur lesquelles une évolution plus lente ou plus rapide est constatée, les lignées plus « rapides » pouvant traduire un effet « Vertifolia ». Enfin, le relevé conjoint des stades de développement atteint par l'hôte est indispensable à l'interprétation d'une vitesse épidémique, ce relevé peut s'effectuer avec celui de la maladie grâce à une double échelle, comme cela a été proposé pour les céréales [20].

— **Interpréter les notations :**

En dehors du regroupement en tout ou rien, l'interprétation des notations qualitatives ne pose pas de problèmes majeurs. Il n'en est pas de même des notations quantitatives qui peuvent être

globalisées sous la forme de la droite de régression entre $\log \frac{x}{1-x}$ et le temps,

x étant la proportion de surface malade pour la notation faite au temps t (figure 6). Cette représentation permet de comparer les lignées par rapport à l'ordonnée à l'origine (dont le niveau traduit l'efficacité contaminatrice de l'inoculum primaire) et par rapport à la pente qui illustre la cinétique de l'épidémie. Une telle interprétation est souvent utilisée pour les rouilles, mais aussi pour les parasites non obligatoires comme le *Pyricularia* ou les *Septoria*. La comparaison des aires sous les courbes épidémiques (AUDPC) est de plus en plus fréquente, car riche d'enseignements. Elle fournit en effet une interprétation globale mais aussi, en découpant ces aires en fonction des périodes de latence, permet de juger de l'efficacité contagieuse. Toutefois, dans les interprétations quantitatives, le climat et son rôle dans l'expression des symptômes de la maladie ne peuvent

être négligés, ce qui rend difficiles les comparaisons interstations. Pour s'affranchir de cet effet [4], on propose une interprétation qui prenne en compte par période de temps, les surfaces de l'AUDPC, situées en-dessous ou au-dessus des surfaces relevées pour un couple témoin, dont l'hôte doit avoir un rythme identique ou très proche du rythme de croissance et de développement des lignées jugées. Les études polycycliques et la construction de modèles de simulations apportent aussi des éléments pour juger les différents niveaux de résistance partielle des lignées. En effet, les simulations faites à partir de nombreuses séries climatiques fournissent des éléments sur les niveaux d'expression de telles résistances, permettant ainsi de porter des jugements prospectifs, comme nous l'avons réalisé pour diverses lignées de blé vis-à-vis du *Septoria nodorum* [21]. Notons que ces mêmes interprétations et simulations permettent aussi de comparer les niveaux d'agressivité de souches d'un parasite déterminé.

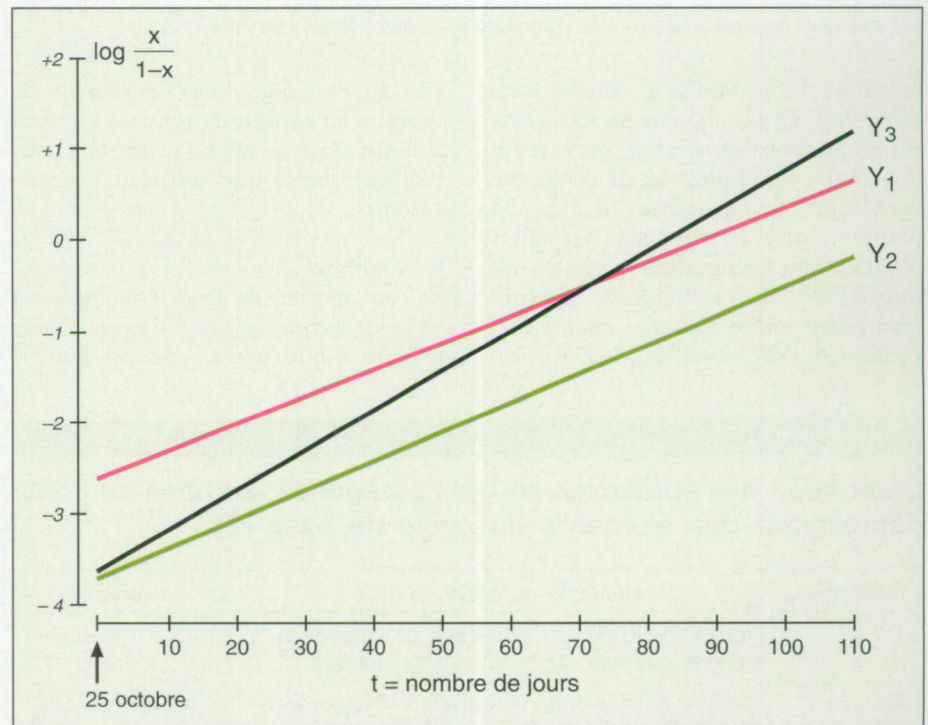


Figure 6. Appréciation des composantes d'une épidémie par l'ordonnée à l'origine et par la valeur de la pente de la droite de régression de $\log (x/1-x)$ et du temps (t) : cas de la rouille jaune sur trois lignées de blé de sensibilités différentes ($Y_1 = 0,0296t - 2,612$; $Y_2 = 0,0297t - 3,683$; $Y_3 = 0,0454t - 3,706$).

Figure 6. Assessment of components of an epidemic according to the ordinate at the origin and value of the slope to the linear regression of $\log (x/1-x)$ and time (t) : for yellow rust on wheat : ($Y_1 = 0,0296t - 2,612$; $Y_2 = 0,0297t - 3,683$; $Y_3 = 0,0454t - 3,706$).

• Les pressions de sélection

La contrainte exercée par une population sur une autre entraîne la diversification génétique. Pour le parasite, c'est la diversification du pouvoir pathogène aussi bien de la composante virulence que de la composante agressive [19, 22]. Pour le végétal, c'est la diversification des gènes de résistance. Ces phénomènes conditionnent la durabilité d'une résistance et permettent de distinguer, chez le parasite, des gènes de virulence dits « forts » et des gènes dits « faibles » selon qu'ils ont une demi-vie, en l'absence de pression de sélection, de courte ou de longue durée. Cette demi-vie conditionne, en partie, le réemploi d'un gène de résistance contourné, en prenant en compte les associations ou dissociations qui peuvent exister entre gènes de virulence [23].

Valorisation de la résistance par l'agriculteur

L'agriculteur qui choisit une variété doit permettre l'expression de la plus-value potentielle que représentent les gènes de résistance présents dans les semences. Cette valorisation peut se raisonner au niveau de la parcelle du système de culture.

Valorisation par l'itinéraire technique

Un itinéraire technique et les interventions qui lui sont associées, doivent prendre en compte les variations de la réceptivité des hôtes et exploiter les effets directs ou indirects des gènes de résistance présents dans le peuplement végétal.

Chez l'hévéa [24], la variation de l'interaction « réceptivité-climat » à l'agent de l'antracnose est exploitée. En effet, en avançant la défoliation naturelle de l'hévéa, il est possible d'obtenir la refooliation de l'hôte à une époque de l'année peu favorable au parasite.

En comparant deux itinéraires techniques de conduite du blé [25], le niveau de résistance au piétin-verse de la variété Roazon est équivalent aux effets d'un traitement fongicide. Deux pratiques souvent conseillées dans les systèmes intensifs, à savoir : semer dense et précocement, représentent 35 % du ris-

que total de piétin-verse et annulent l'effet d'une résistance variétale d'un niveau moyen vis-à-vis de cette maladie. Ces deux pratiques allongent la période de réceptivité (semis précoce) et augmentent la sensibilité par réduction de l'esquive liée à l'architecture de l'hôte. La modification de la conduite d'une culture de melon par l'introduction du désherbage et du paillage plastique augmente l'efficacité d'un gène de résistance partielle au virus de la mosaïque du concombre. Cette augmentation se traduit par un retard de l'épidémie qui peut atteindre 45 jours [26]. Enfin, il ne faut pas oublier que les effets agronomiques de certains fongicides sont analogues aux effets de gènes de résistance, comme par exemple l'allongement du cycle de base de l'infection : une synergie est à rechercher entre ces deux possibilités de protection.

Valorisation par la diversité génétique des peuplements

Les risques parasitaires liés à l'uniformité génétique des peuplements, dans le temps et l'espace, sont connus et l'histoire en fournit de nombreux exemples. L'épidémiologiste propose de rompre cette monotonie dans le temps, par la succession des cultures, mais aussi dans l'espace, ce dernier étant considéré au niveau de la parcelle, de l'exploitation, ou encore de la région, voire d'un pays.

• Au niveau de la parcelle

L'intérêt biologique et économique de la diversification génétique de l'emblèvement d'une parcelle doit être étudié en comparant un peuplement constitué d'une seule lignée pure, à un mélange d'hôtes différant entre eux par leur résistance. Il y a seulement une tren-

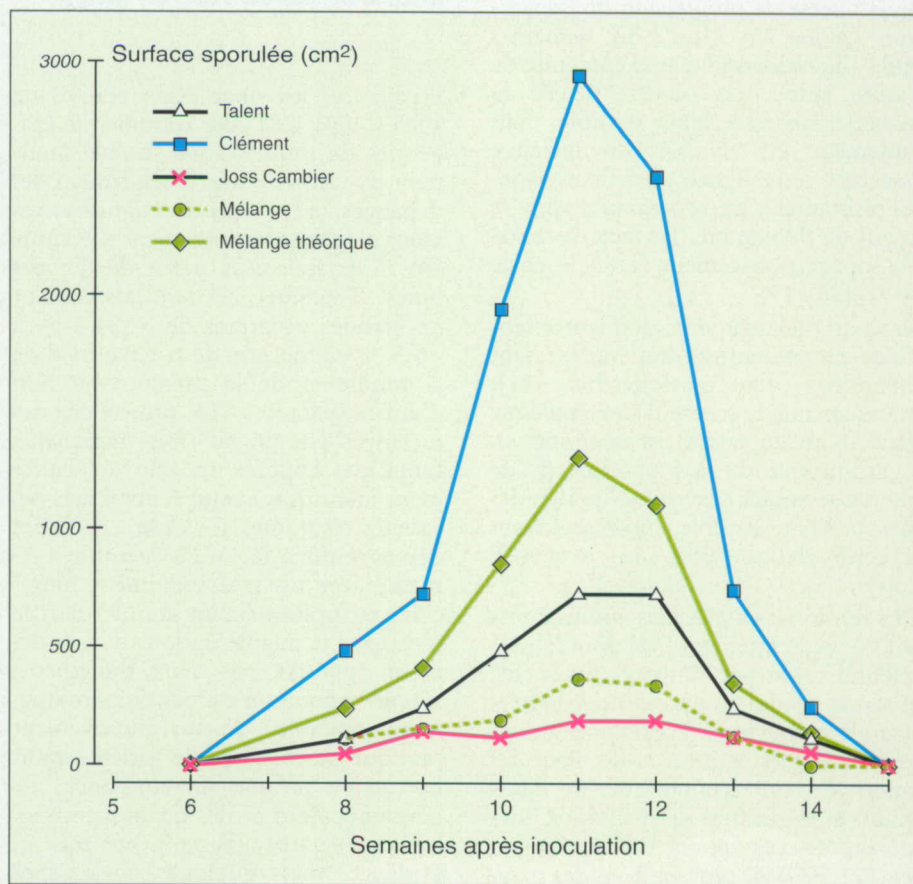


Figure 7. Évolution de la surface contagieuse de rouille jaune (race 252 E 137) dans un mélange de lignées pures (Clément sensible, Talent et Joss Cambier résistantes) par rapport aux lignées pures cultivées seules [28].

Figure 7. Changes of the contagious area of yellow rust (race 252 E 137) in an association of pure lines (Clément susceptible; Talent and Joss Cambier resistant) with respect to pure lines cultivated alone [28].

taine d'années, il était relativement fréquent d'observer des peuplements de mélanges d'espèces : en Suisse, le méteil qui associe le blé et le seigle ; en Allemagne, l'association blé, seigle, avoine. En Pologne, encore de nos jours, et sans parler des mélanges graminées-légumineuses, cette pratique est courante : en 1990, un million d'hectares était cultivé avec un mélange d'orge et d'avoine, ou avec l'association orge + avoine + blé. Cette pratique limite les attaques parasitaires par la résultante de plusieurs actions basées sur l'exploitation additive des effets individuels des gènes de résistance, la réduction de l'efficacité infectieuse d'un inoculum, la dilution de celui-ci, l'occupation des sites sensibles par un inoculum incompatible, la manifestation de résistance inductible comme la prémunition [27]. L'ensemble de ces effets confère une résistance collective au peuplement, qui se traduit par la réduction de la vitesse de progression de l'épidémie (figure 7). Ainsi, dix semaines après l'initialisation d'une épidémie de rouille jaune, on observe 13 % de maladie dans une lignée sensible, mais seulement 2,5 % dans un mélange associant cette lignée avec deux variétés résistantes : treize semaines après le début de l'épidémie, les taux de maladie sont respectivement de 80 % et de 30 % [28, 29].

Dans un mélange idéal de plantes sensibles et résistantes, les études, tant théoriques que pratiques [30, 31], montrent que la vitesse d'une épidémie dans un mélange (rm) est une fonction logarithmique de la proportion (f) de plantes sensibles ; la vitesse de l'épidémie sur l'hôte sensible cultivé seul étant rs, cette relation s'écrit : $rm = rs + E \ln(f)$.

Dès les années 1960, des multilignées ont été expérimentées [32] dont la plus célèbre, créée par Borlaug, fut le blé Miramar 63 qui comportait dix lignées ayant la même base génétique, résistantes aux rouilles jaune et noire. Pour des raisons de coût économique, de fabrication et de facilité de réalisation, des mélanges variétaux ont été expérimentés [27, 33-35], tant vis-à-vis des parasites obligatoires que des nécrotrophes [36]. Ces mélanges apportent aussi une diversification du fond génétique du peuplement hôte et, de ce fait, permettent de réduire les variations inter-annuelles de rendement.

Tableau 2

Gains de rendement (en pourcentage) pour des mélanges et des composants purs, après trois applications fongicides ou après une application fongicide, pour contrôler une attaque de rouille jaune sur blé [29]

| Variétés pures et mélanges | T ₁ = 1 traitement | T ₃ = 3 traitements | T ₃ - T ₁ effets |
|--|----------------------------------|-----------------------------------|---|
| Clément | 54,9* | 64,3* | + 17,12 |
| Joss Cambier | 59,0 | 61,4 | + 4,06 |
| Top | 61,6 | 62,7 | + 1,78 |
| Talent | 63,0 | 65,8 | + 4,44 |
| Moyenne des mélanges | 59,4 | 62,4 | + 5,00 |
| Moyenne des variétés pures : mélanges théoriques | 59,1 | 63,6 | + 7,00 |

* en quintaux hectare.

Increased yield (in %) for mixtures and pure components after three applications of fungicide, compared to a single application for controlling an attack of yellow-rust on wheat

En France, les vingt essais réalisés de 1985 à 1991 [28] pour contrôler les épidémies de rouille jaune sur blé montrent que en moyenne le rendement des mélanges (63,25 qx) est significativement supérieur au rendement théorique (60,56 qx) calculé à partir des lignées pures. Toutefois, ces résultats cachent de grandes variations de + 34,1 % à - 5,3 % en fonction de la répartition de la rouille et de la présence ou non d'autres parasites. La protection des mélanges par un ou trois traitements fongicides apporte un gain de rendement identique à celui obtenu avec les variétés résistantes (Tableau 2). L'effet dépressif dû à la variété sensible Clément, avec un seul traitement fongicide, est pratiquement annulé dans le mélange. L'augmentation de rendement apportée par deux traitements supplémentaires n'est pas économiquement rentable. Aucun inconvénient pratique au mélange de variétés ayant un même rythme de croissance, de développement et des qualités technologiques comparables n'a été mis en évidence, mais quelques points sont encore à étudier. Le premier est l'aptitude des composants du mélange à résister à la compétition afin d'éviter une dérive de la composition du peuplement au cours de son développement. Le deuxième est l'appréciation

des variétés par rapport au niveau de manifestation d'une résistance inductible comme la prémunition et cette qualité semble très différente selon les variétés.

Une directive de la CEE (n° 66-402) prise en 1966 interdisait la commercialisation de semences de céréales en mélange, mais une modification de l'article 13 adoptée en 1979, rend cette commercialisation possible. Contrairement à d'autres pays, cette modification n'est pas à ce jour appliquée en France. Il apparaît nettement que la pratique des mélanges devrait naturellement s'insérer dans une optique où l'agriculteur doit chercher à diminuer d'une part ses coûts, d'autre part des intrants que l'opinion publique considère comme dangereux pour l'environnement. Notons que les essais actuels d'obtention d'hybrides de blé intéressent beaucoup les épidémiologistes, en particulier si l'emploi des F₂ était préconisé.

• Au niveau de l'exploitation ou d'un groupe d'exploitations

La succession des cultures permet d'introduire, dans un pathosystème, une rupture dans le temps ; il est aussi nécessaire d'introduire des discontinuités dans l'espace que représente une exploitation, un groupe d'exploita-

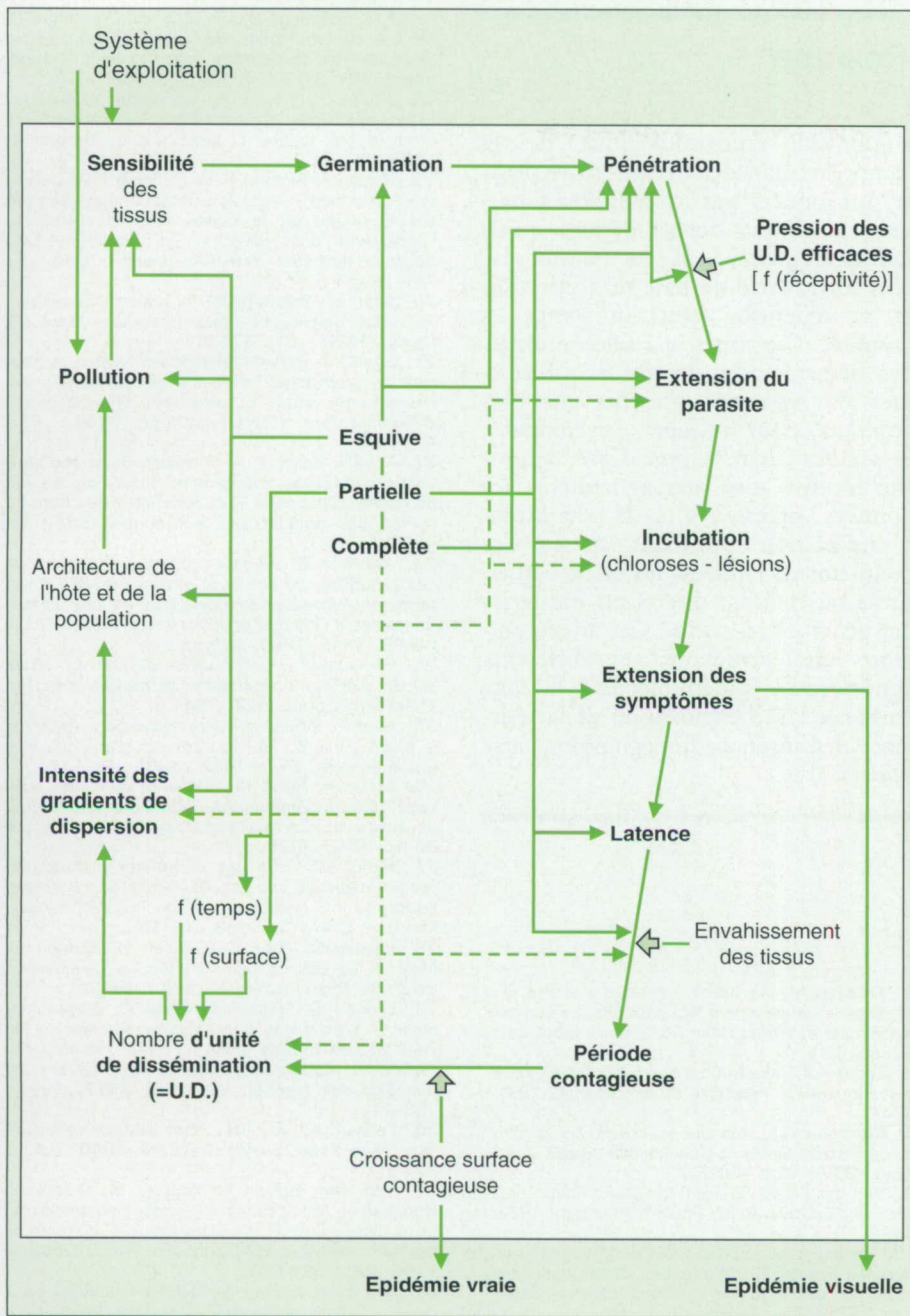


Figure 8. Place de l'épidémiologie dans la détection et la gestion des résistances des végétaux aux agressions parasitaires.

Figure 8. Importance of epidemiology in the detection and management of plant resistance to parasitic attack.

tions, une région, voire un pays. La diversification des espèces et la diversité des variétés pour une même espèce, permettent de réaliser cette discontinuité et de limiter le risque de généralisation d'une épidémie. L'épidémiologiste peut apporter deux types de données pour raisonner cette rupture : d'une part la connaissance des

aspects qui concernent la dissémination d'un parasite et les gradients de sa dispersion, d'autre part la connaissance de la vitesse d'extension radiale d'un foyer épidémique.

L'étude des gradients de dispersion de la rouille couronnée de l'avoine a conduit les États du Continent Nord-Américain à délimiter, sur ce vaste ter-

ritoire, trois zones. A chacune d'entre elles sont attribués 3 à 4 gènes de résistance spécifique [34]. Les études faites sur l'oïdium de l'orge [23] montrent, pour les régions Nord et Ouest de la France, que la proportion de gènes de virulence provenant du Royaume-Uni ne peut être négligée pour définir une stratégie de diversification des variétés d'orge cultivées dans ces régions. Des simulations mathématiques s'appuyant sur l'expérimentation [31] ont permis de calculer les vitesses d'extension radiale de foyers épidémiques. Ces vitesses varient de quelques centimètres par jour pour le mildiou de l'épinard, à près de 60 km par mois pour le mildiou de la pomme de terre. A partir de ces données, Zadoks [37] propose une typologie des épidémies qui introduit la discontinuité dans le temps et l'espace. Les épidémies d'ordre zéro ont une progression de leurs foyers de quelques centimètres par jour, sans discontinuité dans le temps et l'espace, car se développant dans une même parcelle et au cours d'un même cycle cultural. Les épidémies d'ordre un ont des foyers qui progressent de quelques kilomètres par mois sans discontinuité dans le temps (car se déroulant au cours d'un seul cycle cultural), mais avec des coupures dans l'espace qui correspondent à l'éloignement géographique entre parcelles d'une même région. Les épidémies d'ordre deux ont des foyers dont la vitesse d'extension est de plusieurs kilomètres par an, mais avec une discontinuité dans le temps car progressant au cours de plusieurs cycles végétatifs et des coupures spatiales, car se généralisant sur de vastes territoires. De telles études doivent servir de base à des préconisations de la gestion phytosanitaire de l'espace et du temps valorisant les effets de la diversité génétique pour la résistance des peuplements hôtes.

Conclusion

Les études conceptuelles et pratiques d'épidémiologie concourent à la connaissance de gènes de résistance et à la valorisation de leurs effets à différents niveaux (figure 8). Toutefois, l'application des propositions que formulent les épidémiologistes se heurte à diverses difficultés. Chez les sélec-

tionneurs, les observations conseillées compliquent les notations mais surtout demandent du temps. Les dispositifs recommandés impliquent une quantité minimale de semences qui généralement n'est pas disponible dans les premières générations de sélection. On peut s'interroger sur l'opportunité, pour le sélectionneur, d'ajouter à ses objectifs actuels, celui du « mélange » de génotypes. Une telle voie est longue, compliquée par rapport à la lignée pure, dont l'une des supériorités est la relative simplicité de création. L'objectif « mélange » doit donc rester du domaine des agronomes et des phytopathologistes.

Chez les agriculteurs, exploiter la diversité au sein d'une parcelle se heurte à des impératifs économiques et à des réglemens. Gérer des discontinuités spatiales et temporelles dans une région suppose une concertation inhabituelle, et seule une incitation peut être réalisée par la publication de listes de variétés groupées selon leur compatibilité, ce que fait le NIAB au Royaume-Uni. Des efforts pour convaincre du bien-fondé des orientations proposées et des essais en coopération sont à entreprendre.

Si l'épidémiologiste concourt à la valorisation de la résistance, ses travaux doivent contribuer aussi à la lutte biologique qui exploite le potentiel contagieux d'un organisme pour lutter contre un autre. La formulation de ce débouché de l'épidémiologie n'est pas récente puisqu'on la trouve dans les écrits de Duhamel de Montceau [38] datés de 1728. Enfin, l'exploitation de la complémentarité des effets de gènes de résistance et des effets des fongicides représente sans conteste l'un des champs d'application de l'épidémiologie ■

Références

1. Arnaud G, Arnaud M. *Traité de pathologie végétale*. Paris : Chevalier et fils, 1931 : 993 p.
2. Rapilly F, Laborie Y, Eschenbrenner P, Choissnel E, Lacroze F. Prévisions du piétin verse sur blé d'hiver. *Perspectives agricoles* 1979 ; 23 : 30-40.
3. Gerbier N, Lobregat C. La prévision des épidémies de *Sclerotinia* sur le tournesol : résultats de la modélisation. *Inf Tech CETIOM Paris* 1981 ; 75 : 11-8.
4. Mac Rae KB, Platt HW. An index for cultivar resistance based on disease progress curves. *Phytopathology* 1987 ; 77 : 1181-6.
5. Jenkyn JF, Bainbridge A. Disease gradients of small plot experiments on barley mildew. *Ann Appl Biol* 1974 ; 76 : 269-79.

Résumé

L'approche épidémiologique de la compréhension des maladies des plantes provoquées par les parasites fongiques ainsi que des épidémies qu'ils induisent, permet, par les travaux réalisés sur le cycle de base de l'infection et sa répétition dans le temps et l'espace, d'apporter aux sélectionneurs des éléments pour déceler les mécanismes de résistance présents chez les végétaux, pour les juger, les comparer et accroître leurs effets. Cette approche fournit aussi aux agriculteurs les données nécessaires à la définition d'une gestion optimisant, au sein des peuplements cultivés, les effets constitutifs ou induits, directs ou indirects, des gènes de résistance. Cet article présente une revue de ces différents apports de l'épidémiologie à la connaissance et à l'exploitation de la résistance des végétaux aux agressions parasitaires.

6. Knutson M. *Air borne inoculum and the rate of disease development in epidemics of leaf and stem rusts in wheat*. Mas Sci Univ of Minnesota, 1965 : 62 p.
7. Zadoks JC. Modern concepts of disease resistance in cereals. *Proc 6 th Congr Eucarpia*, 1971 : 88-9.
8. Notteghem JL. Mesure au champ de la résistance horizontale du riz à *Pycularia oryzae*. *Agron Trop* 1977 ; 32 : 400-12.
9. Van der Plank JE. *Plant disease : Plant epidemics and control*. Acad. Press NY-London, 1963 : 349 p.
10. Parlevliet JE. Partial resistance to leaf rust, *Puccinia hordei*. III : Inheritance of the host plant effect on latent period in four cultivars *Eupytica* 1976 ; 25 : 241-8.
11. Parlevliet JE. Strategies for the utilisation of partial resistance for the control of cereal rusts. In : *Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat*. Mexico : CIMMYT, 1988 : 48-63.
12. Nass HA. *The residual effects of certain defeated powdery mildew genes in near isogenic lines of Chancellor winter wheat*. Thesis Univ. Park. USA, 1980.
13. Pauvert P. Études de gradients de dissémination dans le cas de l'oïdium du haricot en Guadeloupe. *Agronomie* 1991 ; 11 : 109-13.
14. Johnson RA, Wilcoxson RD. Components of slow rusting in barley infected with *Puccinia hordei*. *Phytopathology* 1978 ; 68 : 1470-4.
15. Leonard KJ, Mundt CC. Methods for estimating epidemiological effects of quantitative resistance to plant diseases. *Theor Appl Genet* 1984 ; 67 : 219-30.
16. Rapilly F. *L'épidémiologie en pathologie végétale : mycoses aériennes*. Paris INRA, 1991 : 317 p.
17. Rapilly F, Auriau P, Richard H, Depatu-

reaux C. Réactions d'une série monosomique de blé à la contamination des feuilles et des épis par deux souches de *Septoria nodorum* Berk. *Agronomie* 1988 ; 8 : 801-9.

18. Auriau P, Rapilly F, Cauderon Y. Analyse monosomique de la résistance à *Septoria nodorum* chez le blé tendre *T. aestivum* L. *Agronomie* 1988 ; 8 : 71-7.
19. Rapilly F, Richard H, Skajennikoff M, Cauderon Y, Roussel J. Pressions de sélection exercées par le noyau ou le cytoplasme de l'hôte sur l'agressivité d'un parasite nécrotrophe du blé : *Septoria nodorum* Berk. *Agronomie* 1989 ; 9 : 703-18.
20. Saari EE, Prescott JM. A scale for appraising the foliar density of wheat diseases. *Plant Dis Report* 1975 ; 39 : 377-80.
21. Rapilly F. Partial resistance of wheat to *Septoria nodorum* Berk. : from the mathematical simulation to the study of resistance chromosomes. *Z Pflanzenbau Pflanzenschutz* 1988 ; 95 : 419-27.
22. Beye I, Lafay F. Verticilliose de la tomate : conséquences des interactions entre l'agressivité de l'agent pathogène et la résistance de l'hôte au niveau des populations. *Agronomie* 1988 ; 8 : 435-40.
23. Andrivon D. *Étude structurale et dynamique des caractères de virulence et de sensibilité à certains fongicides systémiques dans les populations françaises d'Erysiphe graminis f. sp. hordei*. Thèse INAPG, Paris, 1990, 275 p.
24. Sénéchal Y. *L'antracnose de l'hévéa. Étude épidémiologique et recherche de moyens de lutte*. Thèse Paris Sud, 1988 : 241 p.
25. Huet P. Influence du système de culture sur le piétin verse du blé. In : *Les notations céréalières intensives*. Paris, INRA, 1986 : 95-112.
26. Lecoq H, Pitrat M. Éléments pour une stratégie de lutte génétique et culturale contre le cmv du melon. In : *La sélection des plantes*. Colloque INRA, 1982 : 45-8.
27. Wolfe MS. The use of variety mixtures to control diseases and stabilize yield. In : *Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat*. Mexico : CIMMYT, 1988 : 91-100.
28. Vallevielle Pope C, Goyeau H, Lannou C, Mille B. La culture des variétés de céréales en mélange. *Phytoma* 1991 : 424 : 28-36.
29. Lannou C, Vallevielle Pope C, Goyeau H, Biass C. L'efficacité d'un mélange variétal de blé vis-à-vis des rouilles jaune et brune : expérimentations et modélisation. In : *3^e Conf Int sur les maladies des plantes*. Paris : Ed ANPP, 1991 : 735-44.
30. Leonard KJ, Fry WE. *Plant disease epidemiology*. New York ; Ed Mc Graw Hill, 1989 ; vol II : 377 p.
31. Van dem Bosch F, Verhaar M, Buxiel A, Hoogkamer W, Zadoks J. Focus expansion in plant disease. IV : Expansion rates in mixtures of resistant and susceptible hosts. *Phytopathology* 1990 ; 80 : 598-602.
32. Browning J, Frey K. Multiline cultivars as a mean of disease control. *Ann Rev Phytopathol* 1969 ; 7 : 355-82.
33. Chin P, Wolfe MS. The spread of *Erysiphe graminis f. sp. hordei* in mixtures of barley varieties. *Plant Pathol* 1984 ; 33 : 89-100.
34. Frey K, Browning J, Simons M. *The genetic basis of epidemics in agriculture*. New York Acad of sciences Ed. Day, 1977 : 255-7.
35. Wolfe MS. The current status and prospects of multiline cultivars and mixtures for disease resistance. *Ann Rev Phytopathol* 1985 ; 23 : 251-73.
36. Berger RD. Infection rates of *Cercospora apii* in mixed populations of susceptible and tolerant celery. *Phytopathology* 1973 ; 63 : 535-7.
37. Zadoks JC. Twenty five years of botanical epidemiology. *Phil Trans R Soc London* 1988 ; 1B 221 : 177-87.
38. Duhamel de Montceau HL. Explication physique d'une maladie qui fait périr plusieurs plantes dans le Gâtinais et particulièrement le safran : *Acad Royale Sce Math Phys Paris* 1728 ; 4 : 100-12.