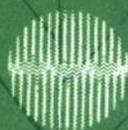
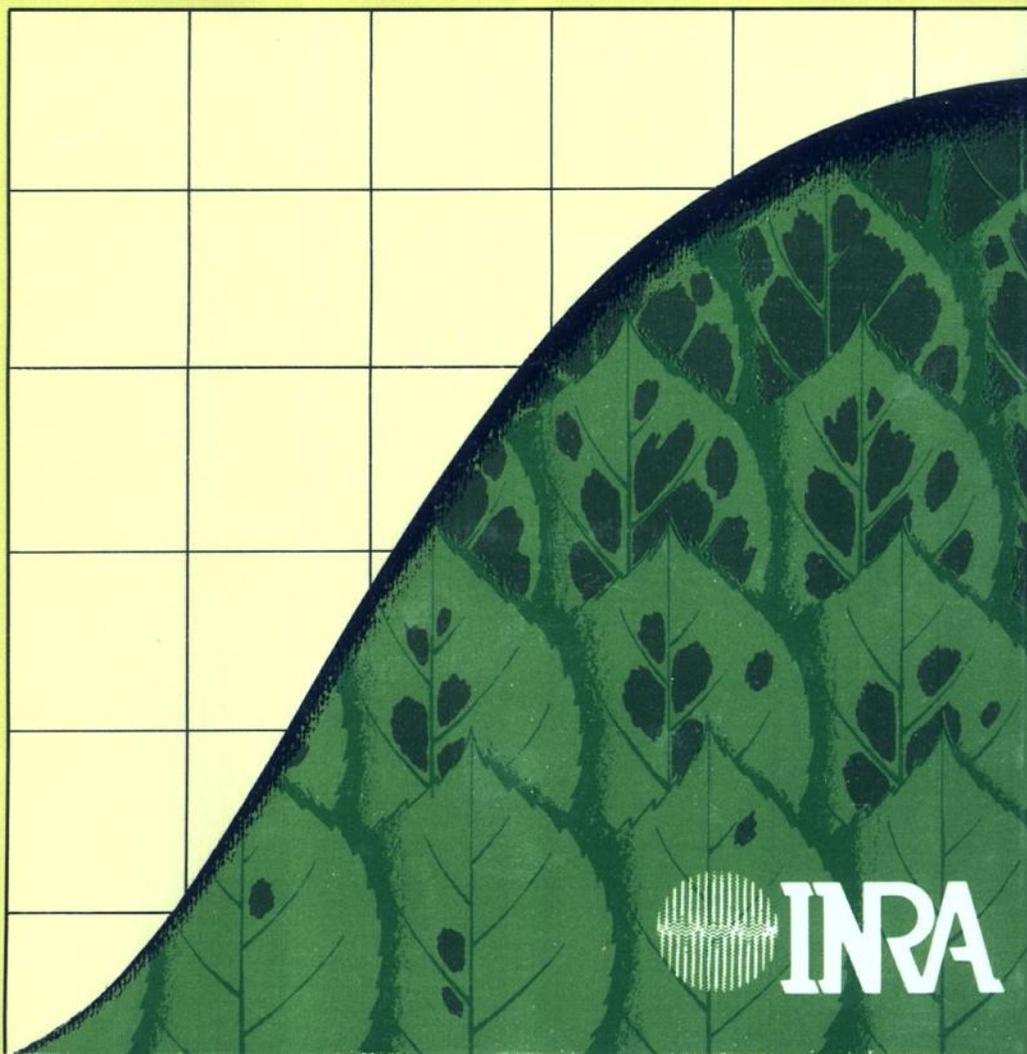


l'épidémiologie en pathologie végétale

mycoses
aériennes

Frantz Rapilly

MIEUX COMPRENDRE



INRA

L'épidémiologie en pathologie végétale : mycoses aériennes

Frantz Rappilly

Institut National de la Recherche Agronomique

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
147, rue de l'Université, 75007 Paris

Mieux comprendre

Ouvrages parus dans la même collection :

**Principes d'amélioration génétique
des animaux domestiques**

Francis MINVIELLE
1990, 211 p.

Cytogénétique des mammifères d'élevage

Paul C. POPESCU
1989, 114 p.

Les oligo-éléments en agriculture et élevage

Yves Coïc, Marcel COPPENET
1989, 114 p.

Eléments de virologie végétale

Pierre CORNUET
1987, 208 p.

Institut National de la Recherche Agronomique
147, rue de l'Université, 75007 Paris, France
Service des Editions, route de Saint Cyr,
78026 Versailles Cedex, France

© INRA, Paris, 1991
ISBN 2-7380-0297-8
ISSN 1144-7605

Avant-propos

Après avoir rappelé d'une part les principaux effets du climat sur une mycose aérienne, d'autre part les états des tissus hôtes qui forment le peuplement végétal et les modalités de résistance de ce dernier à un parasite, le plan de ce livre suit l'enchaînement des événements qui font qu'une maladie s'exprime et qu'une épidémie se développe. Chaque chapitre est vu sous l'angle épidémiologique, il est abordé comme un tout ce qui explique au lecteur certaines répétitions d'un chapitre à l'autre.

Nous conseillons au lecteur non initié à l'épidémiologie, mais ayant des bases en Pathologie végétale, de commencer la lecture par les quatre premiers chapitres puis par le chapitre XI consacré à la représentation d'une épidémie. Il percevra alors mieux le point de vue épidémiologique avec lequel est abordée chaque séquence du cycle de base.

A la fin de chaque chapitre, nous avons traité des applications qui découlent de la connaissance de tel ou tel événement. En effet, nous n'avons pas voulu faire un livre théorique sur l'épidémiologie des mycoses aériennes des plantes mais montrer au lecteur toutes les applications qui peuvent découler de l'approche épidémiologique du recueil des données nécessaires à la compréhension des relations qui s'établissent entre une population parasitaire et une population hôte.

Nous exprimons notre profonde gratitude à Monsieur Chevaugéon, membre de l'Académie d'Agriculture de France, professeur honoraire à la Faculté de Paris-Sud, à Monsieur Roger Bailly, Chef du Département technique de l'Association de coordination Technique Agricole et à son collaborateur Monsieur Gilbert Maurin pour les lectures qu'ils ont faites du manuscrit. Leurs remarques, leurs conseils, nous ont été précieux pour rédiger ce livre dont l'objet est de montrer la richesse de l'approche épidémiologique.

F. Rapilly

Versailles, Septembre 1990.

Sommaire

PRÉAMBULE	IX
-----------------	----

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I. — Les champs de l'épidémiologie

A) Les espaces épidémiologiques	3
B) Epidémiologie et système de protection phytosanitaire	6
C) Systèmes de production, de culture, itinéraires techniques	9

CHAPITRE II. — Le cycle de base, les états du peuplement et des tissus hôtes

A) Le cycle de base	11
B) Les états du peuplement et des tissus hôtes	15
C) Les catégories de tissus face au parasite	19

CHAPITRE III. — Facteurs climatiques et épidémiologie

A) Le rayonnement	25
B) La température	27
C) Le vent	30
D) L'eau liquide ou vapeur	30
E) Applications épidémiologiques de la connaissance du climat	36

CHAPITRE IV. — Résistances génétiques de l'hôte et du peuplement

A) Rappels généraux	40
• B) Effets épidémiologiques de la résistance	42
C) La résistance spécifique ou complète	44
D) La résistance non spécifique ou incomplète	55
E) Relations entre virulence et agressivité, entre résistance absolue et résistance incomplète	63
F) Autres résistances	64

G) La sensibilité complète	65
H) Epidémiologie et résistance : applications	66
I) Conclusions	72

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE V. — L'inoculum primaire (x_0)

A) Quantité	75
B) Répartition spatiale de l'inoculum primaire	79
C) Disponibilité de l'inoculum primaire	82
D) Applications concernant l'inoculum primaire	86

CHAPITRE VI. — La contamination

A) Effets de la concentration en inoculum	89
B) Effets de l'hôte et du peuplement	96
C) Les facteurs physiques du climat	99
D) Applications	104

CHAPITRE VII. — L'incubation et la latence

A) Définitions	113
B) Variations de la durée des périodes d'incubation et de latence	115
C) Applications	130

CHAPITRE VIII. — La sporulation et la période contagieuse

A) Définition	138
B) Appréciations des potentialités contagieuses	139
C) Causes de variations du potentiel contagieux	142
D) Applications	155

CHAPITRE IX. — Dissémination et transport

A) La libération de l'inoculum	170
B) L'unité infectieuse de dissémination ou U.D.	185
C) Transport de l'inoculum	188
D) Les gradients de dispersion	194
E) Autres modes de dissémination et de transport	200
F) Application de la connaissance de la dissémination et des gradients de dispersion	200
G) Conclusions	205

CHAPITRE X. — Captation et rétention des spores

A) La captation des spores	207
B) Adhésion et rétention des spores	208
C) Applications	214

TROISIÈME PARTIE**CHAPITRE XI. — Représentations et nuisibilité d'une épidémie**

A) Notations d'une épidémie	217
B) Représentations d'une épidémie, propositions de Van der Plank	227
C) Autres représentations et usage de l'A.U.D.P.C.	231
D) Interprétations et représentations	233

CHAPITRE XII. — Méthodologie et épidémiologie

A) Règles de Zadoks (1972) pour l'épidémiologie quantitative ..	242
B) Apports des techniques statistiques en épidémiologie	244
C) Approche systémique et épidémiologie	247
D) Modélisation et simulation en épidémiologie	251

CHAPITRE XIII. — L'épidémiologie comparée

A) En termes descriptifs	262
B) En termes de mesure	263
C) En termes de cinétique	265
D) En termes de structure	267
E) Conclusion	268

CHAPITRE XIV. — Perspectives futures de l'épidémiologie

A) Pour un système en place	272
B) Pour un système à mettre en place	274
C) Conclusion	278

BIBLIOGRAPHIE	279
---------------------	-----

TABLE DES MATIÈRES	305
--------------------------	-----

GLOSSAIRE	311
-----------------	-----

Préambule

En médecine humaine la définition du terme *épidémie* est : « Maladie qui s'attaque à un grand nombre d'individus répartis au hasard sur de vastes étendues ». On peut aussi dire qu'il y a épidémie quand la fréquence d'une maladie augmente brutalement dans une période de temps et dans un espace définis. En médecine vétérinaire l'équivalent du terme épidémie est *Epizootie*.

Les médecins reconnaissent trois grands types de maladies épidémiques :

— *les maladies contagieuses* par contact entre un individu malade et un individu sain ;

— *les maladies transmissibles* par voies actives ou passives, en particulier par des vecteurs ;

— *les maladies épidémiques, ni contagieuses ni transmissibles*, qui correspondent le plus souvent à l'ingestion par une population de substance toxique d'origine biologique par exemple le « mal des ardents » dû à la farine ergotée ou d'origine non biologique comme les intoxications par les sels de mercure à la suite de l'absorption d'aliments pollués.

En pathologie végétale le terme d'épidémie a été utilisé pour la première fois, en France, par Duhamel de Montceau en 1728. Cet auteur écrit pour relater ses observations sur un dépérissement du safran : « j'ai été surpris des désordres que cause cette maladie (la mort) dans des endroits qui ont les malheurs d'en être affligés. Et qui ne le serait pas en effet de voir qu'une plante attaquée par la maladie devient meurtrière pour les autres de son espèce ? En avait-on jusqu'ici remarqué des *contagieuses épidémiques* dans les plantes ? »

En 1946, Gaïman propose son schéma du cycle d'infection et émet l'hypothèse du « *genius epidemicus* » et ce n'est qu'en 1963, avec la publication du premier livre de Van der Plank que l'épidémiologie en pathologie végétale devient une discipline scientifique à part entière.

L'importance économique de certaines maladies épidémiques des plantes (mildiou de la pomme de terre, mildiou de la vigne, graphiose de l'orme, feu bactérien des pommoeïdées...) fait que dans certains pays elles sont classées

dans la rubrique des calamités agricoles ; rappelons que sous l'Antiquité, les fêtes données pour apaiser le Dieu Robigo montrent que l'assimilation des épidémies de rouille sur céréales aux calamités agricoles existait déjà.

La définition médicale du terme épidémie peut s'appliquer en pathologie végétale mais la notion de vastes étendues est à préciser. En effet l'échelle de surface est très variable dans le domaine de l'agriculture en fonction de la valeur nominale de la culture et des surfaces exploitées ; cette notion de vastes étendues peut donc être limitée à une serre (cultures à haute valeur ajoutée), à un verger de quelques hectares, à une région de quelques milliers d'hectares. Elle atteint parfois la dimension d'un pays voire celle d'un continent. La notion du grand nombre d'individus n'est pas non plus une constante. Elle est très dépendante de la perception économique ou culturelle que les agriculteurs et la société portent sur ces individus. L'effectif impliqué varie beaucoup entre une culture où la plante individuelle a peu de valeur car celle-ci est liée à la population (cas des plantes dites de grandes cultures) et la culture où l'individu, parfois même une fraction de l'individu, est à haute valeur ajoutée (cas des plantes ornementales). Ainsi sur la notion scientifique d'épidémie se greffe une notion économique dont la perception évolue avec le comportement de la société. Les épidémies de la graphiose de l'orme en site urbain n'ont pas été perçues de la même manière qu'en site rural alors que les règles de progression de l'épidémie sont identiques dans les deux sites.

Les caractéristiques des individus-hôtes et des populations qu'ils forment donnent sa spécificité à l'Epidémiologie en pathologie végétale. Le peuplement hôte est fixé au sol. Les maladies épidémiques contagieuses par contact ne peuvent exister que dans de rares cas comme chez les végétaux stockés ou lorsque des peuplements très denses sont attaqués par des parasites aptes à se transmettre par contact comme certains virus (mosaïque du tabac, mosaïque striée de l'orge...). Chez les champignons ces cas sont quasiment inexistantes ou d'importance très faible. Un cas limite de contagion par contact correspond au fait que c'est l'organe infectieux de la plante malade qui est disséminé par exemple par le pollen. Pour les parasites telluriques la contagion par contact entre racines saines et racines malades peut s'observer.

La majorité des maladies épidémiques chez les plantes correspond à des maladies transmissibles ce qui explique, en partie, leur relative soudaineté. La transmission se réalise par voie passive dans le sol, dans l'atmosphère, par l'eau de ruissellement ou d'irrigation, ou par voie active grâce à un vecteur qui, lui-même, peut être passif ou actif (pluie, engins agricoles, insectes, l'homme lui-même). La catégorie des épidémies ni contagieuses ni transmissibles est appelée en pathologie végétale : accident culturel et ne relèvent pas des études d'épidémiologie mais de celles des systèmes de culture.

Le végétal hôte présente une autre caractéristique : en effet, pour être contaminé, il doit être réceptif à l'agent pathogène. Cette notion, différente de celle de compatibilité ou d'incompatibilité, traduit le fait que l'hôte est dans un état de développement ou de croissance qui permet au parasite de l'infecter. Cet état peut, suivant les cas, correspondre à toute la durée de vie

du végétal ou à une période plus ou moins courte, parfois de quelques jours seulement. Enfin la réceptivité peut être modulée par des gènes de résistance qui s'expriment soit au stade juvénile soit au stade adulte.

La population végétale a aussi ses propres caractéristiques, différentes de celles correspondant à la somme des individus qui la composent. La première est le grand nombre d'individus qui la compose sur un espace réduit : de quelques centaines d'arbres à l'hectare pour un verger, à quelques dizaines de milliers d'individus pour les plantes de grandes cultures. De plus, en dehors du cycle des saisons, cette population peut être annuelle, bisannuelle ou pérenne. Cette caractéristique couplée avec la durée de réceptivité à l'agent pathogène fait que l'échelle de temps, nécessaire à l'observation et à la constatation du développement d'une épidémie, peut varier de quelques semaines à quelques mois voire des années dans le cas des forêts.

Le peuplement végétal peut aussi présenter divers degrés d'homogénéité agronomique et (ou) génétique. Il peut être constitué de plantes toutes exactement identiques entre elles lorsqu'elles sont issues d'un procédé de multiplication végétative ; toutefois, même dans ce cas, le comportement d'un peuplement n'est jamais égal à la somme des réponses individuelles en raison de l'existence de phénomènes de concurrence et de compétition entre les individus. Le peuplement peut être fait d'hôtes considérés comme génétiquement identiques et ayant les mêmes exigences agronomiques : c'est le cas des variétés fixées issues de lignées pures. Il peut aussi correspondre à des plantes ayant les mêmes exigences agronomiques, les mêmes rythmes de croissance et de développement mais génétiquement différentes ; c'est le cas des variétés dites populations et à l'extrême des mélanges variétaux.

Les constatations élémentaires que les peuplements-hôtes sont fixés au sol et présentent des périodes de réceptivité qui peuvent s'échelonner, dans le temps, d'un peuplement à l'autre et qu'un parasite peut grâce à ses possibilités de dissémination polluer un « espace » donné, font qu'une notion spatio-temporelle est nécessairement introduite en épidémiologie végétale. De plus les contraintes techniques et économiques qui régissent les systèmes d'exploitation et de production conditionnent la répartition spatio-temporelle des peuplements donc leur degré de voisinage, peuplements qu'un parasite peut percevoir comme identiques. Ce voisinage est à prendre en compte dans le cas d'*exodémies* c'est-à-dire d'épidémies qui se développent à partir d'un inoculum (dénommé allo-inoculum) dont l'origine est extérieure à la parcelle considérée, en opposition aux *endodémies* dont l'inoculum (dénommé auto-inoculum) provient de la parcelle elle-même.

L'endémie : à l'opposé des épidémies on observe des maladies endémiques ; celles-ci correspondent à des maladies réparties de façon homogène ou hétérogène mais qui ne touchent qu'un faible nombre d'individus. La fréquence des plantes malades reste basse et relativement constante au cours du temps ; ce qui ne veut pas dire que l'impact agronomique d'une endémie est faible. Une autre caractéristique de l'endémie est que la présence du parasite est permanente. Cet état endémique peut être parfois le précurseur

de l'état épidémique. Enfin, il ne faut pas confondre une épidémie avec la généralisation de foyers primaires.

Les fausses épidémies : celles-ci s'observent dans deux cas. Le premier correspond à une seule période de contamination mais la variabilité de l'expression de la maladie entre les plantes donne, lors de la lecture au niveau du peuplement, l'impression visuelle de la progression d'une épidémie. Il n'y a pas production d'inoculum secondaire ; c'est le cas des attaques de *Sclerotinia sclerotiorum* sur capitule de tournesol. Le deuxième cas correspond à plusieurs contaminations primaires qui se suivent sur un laps de temps relativement court et dont l'expression plus ou moins différée dans le temps, de quelques jours à plusieurs dizaines de jours, donne l'impression de la progression visuelle d'une épidémie, l'inoculum secondaire est produit à une époque où la réceptivité de la plante est de plus en plus faible et cet inoculum, même abondant, a épidémiologiquement peu d'importance. C'est par rapport à cette catégorie de maladies que certaines pourritures à *Botrytis cinerea* doivent être considérées. Ces fausses épidémies correspondent à ce que Van der Plank a dénommé épidémies monocycliques.

La connaissance de tous les éléments relevant de la population parasitaire, du parasite, de la maladie, de l'hôte, de la population hôte, de la conduite de ceux-ci est donc nécessaire à une approche de la compréhension des épidémies. Ces éléments forment les variables d'état. Il faut, en outre, réaliser l'enchaînement et la quantification des événements cultureux qui sous l'impulsion de facteurs physiques (variables de flux) participent au développement d'une épidémie. Ces contraintes expliquent que les études épidémiologiques sont de longue durée mais concourent d'une part à dégager des points de connaissance scientifique indispensables au progrès de la pathologie végétale, d'autre part susceptibles, à chacune de leurs phases, d'applications à tout ce qui concourt à la protection des plantes, tant dans un système de production déjà en place que lors de la définition d'un système à mettre en place.

De par sa nature même une épidémie est un phénomène dynamique ; toute production agricole s'inscrit dans une cinétique qui est définie par un objectif à atteindre (de qualité, de quantité, de coûts, de préservation de l'environnement...). Toutes propositions de protection phytosanitaire et la mise en application de celles-ci doivent tenir compte du cheminement de la trajectoire retenue pour atteindre l'objectif fixé. L'objet de cet ouvrage est de montrer au fur et à mesure de l'étude des séquences du cycle de base, lors de leur enchaînement et du déroulement de l'épidémie, les retombées pratiques que permet l'approche épidémiologique pour concourir à la définition des trajectoires optimales que devraient suivre les productions agricoles.

PREMIÈRE PARTIE

Cette première partie situe, après avoir défini l'épidémiologie en Pathologie Végétale, les champs des études d'épidémiologie par rapport aux espaces emboîtés où se déroulent les relations entre les parasites et les végétaux cultivés. L'épidémiologie s'insère dans un système de protection phytosanitaire qui dépend lui-même du système de production propre à telle ou telle culture. Ce qui relève de l'évolution de la population parasitaire (épidémiologie qualitative) est défini par rapport à ce qui traite de la dynamique d'une maladie (épidémiologie quantitative). Des précisions sont données sur les différentes fractions qui pour l'épidémiologiste composent un peuplement végétal. Les réactions de résistance spécifique et (ou) non spécifique sont définies ainsi que les effets épidémiologiques d'un facteur de résistance. Les stratégies d'emploi des diverses résistances sont précisées ainsi que la perception par un épidémiologiste de la diversification génétique à diverses échelles d'espace, d'un peuplement végétal.

CHAPITRE I

Les champs de l'épidémiologie

Il est nécessaire de préciser les champs ou domaines d'études dont traitent les travaux d'épidémiologie par rapport aux divers niveaux successifs et emboîtés qui font l'objet de recherches en pathologie végétale.

A) Les espaces épidémiologiques

La figure 1, adaptée de Demarly (1977a) représente schématiquement les divers niveaux d'investigation qui caractérisent les relations hôtes-parasites :

— *Le niveau A* est de la dimension des nations voire des continents ; il concerne les problèmes de réglementations phytosanitaires aux frontières et donc tous les aspects du diagnostic des agents pathogènes. Par rapport à l'épidémiologie il concerne la géophytopathologie et l'établissement à l'échelle macro-climatique de prévisions de risques par l'intermédiaire de cartes (Weltzein 1978) et de zonages climatiques appliqués aux risques phytosanitaires (Bourke 1970). La prise en compte de cet espace peut aussi avoir des retombées locales pour la prévision à deux ou trois jours de conditions climatiques favorables à la contamination comme Nouallet (1981) l'a montré dans le cas du *Sclerotinia sclerotiorum* sur tournesol.

— *Le niveau B* est celui des espaces socio-économique et écologique qui ont un poids très important pour la perception de la nuisibilité d'une épidémie mais aussi dans la définition de l'usage des moyens dont dispose la société pour contrôler celle-ci. L'épidémie de graphiose de l'orme n'a pas été perçue avec la même gravité suivant qu'elle se développait, en site urbain, sur les ormes d'alignement ou sur des arbres dispersés en zone rurale. C'est à ce niveau qu'une technique efficace de protection peut être refusée en raison de son incompatibilité avec la nécessaire préservation de l'environnement ; donnée elle-même variable avec la perception que la société accorde à ce concept.

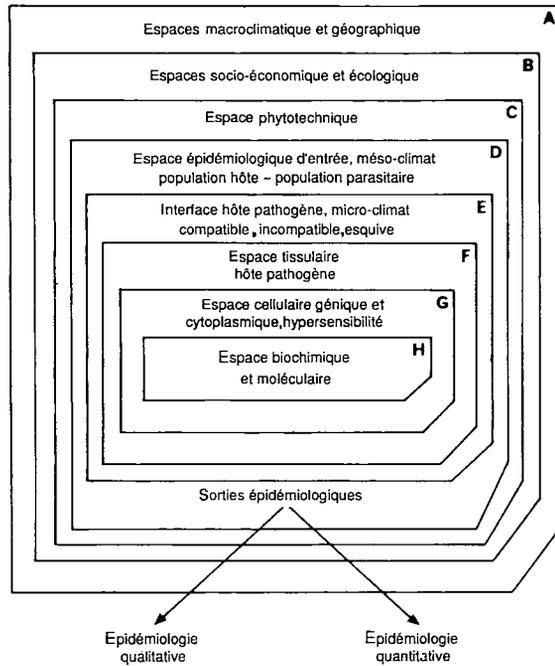


Figure 1. — Place de l'épidémiologie dans les espaces, emboîtés, caractéristiques des relations entre population hôte-population parasitaire et entre hôte-parasite (adapté de Demarly, 1977a).

— *Le niveau C* est celui de la phytotechnie dont l'agriculteur a la maîtrise mais dans les limites des degrés de liberté que lui laissent les systèmes d'exploitation et de production qu'il a retenus. C'est la gestion de ce domaine tant dans le temps que dans l'espace qui conditionne, pour de nombreuses maladies, la quantité, la qualité et la répartition spatiale de l'inoculum. C'est de lui que dépend le degré d'homogénéité ou d'hétérogénéité des peuplements hôtes et donc leur monotonie génétique.

— *Le niveau D* correspond à l'espace d'entrée de l'épidémiologie. Il régit les interactions entre populations végétale et parasitaire qui sont elles-mêmes gouvernées, pour partie, par le mésoclimat tant aérien que tellurique. C'est l'étude de cet espace qui a permis pour le piétin verse du blé (Rapilly *et al.* 1979) ou pour le feu bactérien des pommoïdées (Jacquart Ramon *et al.* 1983) de réaliser un zonage climatique des risques de développement parasitaire avec un maillage de quelques centaines de kilomètres carrés. C'est cet espace que les progrès réalisés en télédétection, permettront de suivre de manière de plus en plus précise. La prise en compte des interactions entre les populations hôte et parasitaire permet d'appréhender l'évolution qualitative et quantita-