



# L'immunité des plantes

Pour des cultures résistantes  
aux maladies





# L'immunité des plantes

Pour des cultures résistantes  
aux maladies

C. Lannou, D. Roby, V. Ravigné,  
M. Hannachi, B. Moury, coord.

## Collection *Savoir-faire*

Piloter la fertilisation du palmier à huile  
B. Dubos, X. Bonneau, A. Flori  
2020, 88 p.

Quelles alternatives en expérimentation animale ?  
Pratiques et éthique  
F. Marano, P. Hubert, L. Geoffroy, H. Juin, coord.  
2020, 186 p.

Génétique des animaux d'élevage  
Diversité et adaptation dans un monde changeant  
E. Verrier, D. Milan, C. Roger-Gaillard, coord.  
2020, 288 p.

Qualité du café  
L'impact du traitement post-récolte  
M. Barel  
2020, 112 p.

Biocontrôle  
Éléments pour une protection agroécologique des cultures  
X. Fauvergue, A. Rusch, M. Barret, M. Bardin,  
E. Jacquin-Joly, T. Malausa, C. Lannou, coord.  
2020, 376 p.

### **Pour citer cet ouvrage :**

Lannou C., Roby D., Ravigné V., Hannachi M., Moury B., 2021.  
*L'Immunité des plantes. Pour des cultures résistantes aux maladies*,  
éditions Quæ, Versailles, 392 p.

Éditions Quæ  
RD 10, 78026 Versailles Cedex  
[www.quae.com](http://www.quae.com)

© Éditions Quæ, 2021  
ISBN papier : 978-2-7592-3233-8  
ISBN PDF : 978-2-7592-3234-5  
ISBN ePub : 978-2-7592-3235-2  
ISSN : 1952-1251

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction même partielle du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6<sup>e</sup>.

# Sommaire

---

<b>Introduction</b> .....	9
<i>Christian Lannou</i>	
<b>1. Le potentiel de l'immunité végétale pour émanciper l'agriculture de la protection chimique</b> .....	11
<i>Christian Lannou</i>	
La grande vulnérabilité des systèmes agricoles face aux épidémies.....	12
Résister aux épidémies : une histoire ancienne et une nécessité moderne .....	16
Une vision pour le futur.....	20

## Partie I

### L'immunité végétale : comment les plantes résistent à leurs bioagresseurs

<b>2. Les formes connues de l'immunité chez les plantes : la cellule végétale sous haute surveillance</b> .....	27
<i>Dominique Trémoussaygue et Laurent Deslandes</i>	
Antennes extérieures, alarmes intérieures, la cellule végétale est bien équipée.....	28
Mise en œuvre du plan défense : de la perception de l'agent pathogène à la mise en place de l'immunité.....	34
Conclusion .....	37
<b>3. Effecteurs des agents phytopathogènes : à la croisée des chemins entre manipulation et induction des réactions de défense des plantes</b> .....	39
<i>Thierry Rouxel, Stéphane Genin et Muriel Viaud</i>	
Effecteurs : nature et répartition taxonomique.....	40
Les effecteurs – comment ça marche?.....	43
Des répertoires importants et diversifiés d'effecteurs dans les génomes eucaryotes.....	47
Aspects évolutifs.....	48
Conclusion .....	50
<b>4. La résistance quantitative aux maladies chez les plantes</b> .....	51
<i>Adelin Barbacci et Sylvain Raffaele</i>	
Comment identifier les déterminants génétiques de la résistance quantitative?.....	52
Quels processus cellulaires contribuent à la résistance quantitative?.....	57
Comment la sélection naturelle façonne-t-elle la QDR?.....	61
Conclusion .....	62
<b>5. Comment les plantes se défendent-elles face aux virus?</b> .....	65
<i>Sylvie German-Retana, Mikhail Pooggin, Jean-Luc Gallois, Diana Ortiz et Benoît Moury</i>	
Résistances qualitatives .....	66

Le <i>gene silencing</i> : voie de défense antivirale majeure.....	71
Les résistances quantitatives.....	72
La tolérance.....	73
Conclusion.....	75
<b>6. Réponses des plantes aux attaques des insectes et des nématodes</b> .....	<b>77</b>
<i>Bruno Favery et Christine Coustau</i>	
Les insectes et les nématodes, des ravageurs redoutables.....	77
Perception et reconnaissance des insectes et des nématodes par les plantes.....	79
Réponses de défense des plantes aux nématodes et aux insectes.....	80
Les effecteurs de pathogénie des insectes et des nématodes.....	82
Résistance et gènes de résistance des plantes aux nématodes et aux insectes.....	83
Utilisation des défenses naturelles des plantes pour la protection des plantes cultivées.....	85
Conclusion.....	85
<b>7. Effets des changements environnementaux sur l'immunité végétale</b> .....	<b>87</b>
<i>Richard Berthomé, Benoît Moury, Véronique Lefebvre et Mathilde Fagard</i>	
Principaux facteurs environnementaux modulant l'immunité végétale.....	88
Réponses moléculaires des plantes en condition de stress biotiques et abiotiques combinés.....	95
Conclusion.....	98

## Partie II

### Une interaction évolutive : la course aux armements entre les plantes et leurs parasites

<b>8. Coévolution des hôtes et de leurs parasites : la théorie</b> .....	<b>103</b>
<i>Aurélien Tellier et Frédéric Hamelin</i>	
Cadre théorique général.....	105
Résistance qualitative et évolution du polymorphisme.....	106
Résistance quantitative et évolution de la virulence.....	109
Conclusion.....	112
<b>9. Coévolution plantes-parasites en populations naturelles</b> .....	<b>115</b>
<i>Virginie Ravigné, Fabien Halkett et Charlotte Tollenaere</i>	
La dynamique des épidémies en populations naturelles.....	116
La coévolution dans les populations naturelles.....	118
Les agents pathogènes dans le réseau biotique.....	121
Conclusion.....	123
<b>10. L'adaptation des agents pathogènes de plantes aux systèmes cultivés : une évolution sous contraintes anthropiques</b> .....	<b>125</b>
<i>Fabien Halkett, Christian Lannou, Christophe Le May, Josselin Montarry, Julien Papaïx et Virginie Ravigné</i>	
Des peuplements hôtes anthropisés.....	126

L'adaptation des agents pathogènes.....	129
L'évolution des modes de reproduction.....	131
La fabrique des émergences.....	132
Conclusion.....	133
<b>11. Les contournements de résistance : mécanismes, dynamiques et conséquences.....</b>	<b>135</b>
<i>Henriette Goyeau, Fabien Halkett, Bruno Le Cam, Josselin Montarry et Christophe Le May</i>	
Les trois phases d'un contournement et les forces évolutives impliquées.....	137
Dynamique spatiale et temporelle des contournements.....	140
La résistance quantitative pour ralentir les contournements?.....	142
Quelle stratégie pour préserver la durabilité des résistances?.....	143
Conclusion.....	145
<b>12. Histoire de la sélection pour des plantes résistantes.....</b>	<b>147</b>
<i>Cyrille Saintenac, Pierre Devaux, Benoît Moury, Francois-Xavier Oury et Michel Pitrat</i>	
Évolution de la sélection pour la résistance aux maladies.....	149
La sélection de variétés résistantes : succès, échecs et freins.....	153
Conclusion.....	157
<b>13. Évolution de la diversité cultivée du blé tendre en France.....</b>	<b>159</b>
<i>Rémi Perronne, Tiphaine Vidal, Philippe Du Cheyron, Jérôme Enjalbert et Isabelle Goldringer</i>	
La diversité cultivée du blé tendre et les causes de son évolution.....	160
Autres sources de diversification du blé tendre en France.....	166
Conclusion.....	168
<b>14. Une feuille de route pour la valorisation de l'immunité végétale en agriculture.....</b>	<b>169</b>
<i>Cyrille Saintenac, Maria J. Manzanares-Dauleux et Jean-Luc Gallois</i>	
Architecture génétique de la résistance et de la sensibilité des plantes aux bioagresseurs.....	170
Comment utiliser l'arsenal génétique de l'hôte pour combattre plus efficacement les bioagresseurs.....	171
Comment développer en pratique des nouvelles variétés résistantes.....	175
Conclusion.....	177

### Partie III

#### Des parcelles aux paysages : construire des peuplements résistants

<b>15. Écologie des interactions plante-bioagresseur.....</b>	<b>181</b>
<i>Julien Papaïx, Karine Berthier, Frédéric Fabre, Benoît Moury, Virginie Ravigné et Loup Rimbaud</i>	
Une grande variété d'interactions entre les parasites et leurs hôtes.....	181
Des processus à différentes échelles spatiotemporelles.....	185
Écologie des communautés de bioagresseurs.....	191
Conclusion.....	195

<b>16. Stratégies paysagères pour déployer efficacement et durablement la résistance : modèles et prédictions</b> .....	197
<i>Loup Rimbaud, Julien Papaix et Frédéric Fabre</i>	
Des stratégies pour déployer durablement la résistance.....	198
La modélisation mathématique appliquée à la gestion durable des résistances.....	201
Prédictions des modèles vis-à-vis du déploiement de la résistance.....	205
Conclusion.....	207
<b>17. Diversifier les paysages cultivés : état des connaissances et perspectives de recherche</b> .....	209
<i>Frédéric Fabre, Florence Carpentier, Julien Papaix, Anne-Lise Boixel et Karine Berthier</i>	
Les bioagresseurs se dispersent fréquemment à des échelles supraparcellaires.....	209
La diversification intraspécifique des cultures dans les paysages, un levier de gestion des épidémies?.....	211
Nouvelles données, nouveaux outils, nouvelles perspectives.....	214
Conclusion.....	220
<b>18. Mélanger les variétés pour construire des peuplements plus résistants aux bioagresseurs</b> .....	221
<i>Tiphaine Vidal, Arnaud Gauffreteau, Jérôme Enjalbert et Frédéric Suffert</i>	
Les mélanges variétaux comme pratique de diversification.....	222
Les dynamiques épidémiques dans les mélanges variétaux.....	224
Mobiliser les connaissances pour accroître l'efficacité des mélanges variétaux.....	227
Conclusion.....	231

## Partie IV

### Des gènes de résistance aux acteurs humains : la dimension socioéconomique de l'immunité végétale

<b>19. Résister! Une aptitude commune aux vignes, aux agents pathogènes, aux professionnels et aux scientifiques</b> .....	235
<i>Sophie Tabouret</i>	
La cristallisation du problème autour de la résistance durable.....	236
Des incertitudes grandissantes face à de nouveaux cas de contournement.....	240
« Dé-scription » des acteurs en Languedoc.....	243
Conclusion.....	245
<b>20. La résistance variétale, un objet-frontière à construire</b> .....	247
<i>François Hochereau</i>	
Les aléas de la prise en compte des résistances variétales en agriculture.....	248
La résistance variétale, un concept ambivalent.....	251
La résistance à l'usage.....	253
Conclusion.....	257

<b>21. Vers une gestion des gènes de résistance comme des biens communs</b> .....	259
<i>Mourad Hannachi, François Coléno, Lydia Bousset, Régine Delourme, Anne-Marie Chevre, Marie-Hélène Balesdent, Thierry Rouxel, Xavier Pinochet, Martine Leflon, Cécilia Multeau et Laurence Garmendia-Auckenthaler</i>	
L'immunité végétale conférée par les gènes de résistance est-elle par nature non durable?.....	260
Une gestion durable des gènes de résistance est-elle possible, concevable et opérationnalisable?.....	263
Vers une innovation organisationnelle pour la gestion collective et durable des gènes de résistance?.....	267
Conclusion.....	268

## Partie V

### Des stratégies de gestion des résistances variées pour des pathosystèmes contrastés

<b>22. L'intégration des connaissances sur les résistances variétales par les acteurs de la sélection : un gage d'efficacité et de durabilité? L'exemple du phoma du colza</b> .....	271
<i>Thierry Rouxel et Marie-Hélène Balesdent</i>	
Peu de maladies préoccupantes, mais une maladie fongique prévalente, la nécrose du collet.....	272
Résistances variétales du colza au phoma : de l'empirisme au déterminisme génétique.....	273
Des interactions fortes entre la recherche publique et la filière.....	275
Comment maximiser la durabilité des résistances variétales du colza au phoma?.....	276
Comment les acteurs privés s'emparent-ils des connaissances générées par la recherche?.....	279
Conclusion.....	280
<b>23. Les terrasses rizicoles du Yuanyang : un cas exceptionnel de gestion durable des maladies</b> .....	283
<i>Élisabeth Fournier, Mourad Hannachi et Jean-Benoît Morel</i>	
Les terrasses du Yuanyang : brève présentation d'un agroécosystème millénaire.....	284
Diviser pour mieux régner.....	284
Diversité et dynamique du système immunitaire des riz des terrasses.....	286
Le rêve de Darwin : un agent pathogène qui ne parvient pas à s'adapter.....	287
Du rôle essentiel des réseaux d'échanges de semences dans la durabilité.....	291
Conclusion.....	294
<b>24. Peut-on prédire la durabilité des résistances? Le cas des virus</b> .....	297
<i>Benoît Moury, Lucie Tamisier, Frédéric Fabre et Loup Rimbaud</i>	
Le spectre d'action de la résistance.....	298
Capacité d'évolution vers la virulence.....	300
Coûts de fitness liés à la virulence.....	303

Potentiel évolutif du virus.....	304
Conclusion.....	306
<b>25. Résistance génétique aux nématodes à galles en cultures maraîchères : des gènes au champ</b> .....	309
<i>Caroline Djian-Caporalino et Philippe Castagnone-Sereno</i>	
Principaux gènes de résistance contre les nématodes à galles disponibles chez les plantes maraîchères.....	311
Effet du fond génétique sur l'expression de la résistance aux nématodes à galles.....	311
Programmes d'amélioration et biotechnologies.....	312
Limites à l'utilisation des gènes de résistance.....	313
Déploiement des gènes de résistance dans les agroécosystèmes : à utiliser avec précaution.....	315
Conclusion.....	316
<b>26. Des vignes, des invasions et des résistances</b> .....	317
<i>François Delmotte, Frédéric Fabre, Anne-Sophie Miclot, Manon Paineau, Christophe Schneider et Laurent Delière</i>	
Les vignes américaines à la rescousse.....	318
Créer les cépages de demain.....	319
Des résistances majeures à effets partiels.....	321
Des agents pathogènes qui s'adaptent.....	322
La nécessaire adaptation des itinéraires de culture.....	324
La vigne sous surveillance.....	325
Conclusion.....	328
<b>27. Un effet papillon dans les peupleraies françaises : les répercussions d'un contournement de résistance sur les méthodes de sélection variétale</b> .....	329
<i>Bénédicte Fabre, Catherine Bastien, Claude Husson, Benoît Marçais, Pascal Frey et Fabien Halkett</i>	
Un pathosystème chargé d'histoire.....	330
Les conséquences du contournement de la résistance <i>R7</i> sur l'évolution des populations de <i>Melampsora larici-populina</i> .....	333
Un nouveau schéma d'amélioration variétale.....	334
Vers une évaluation précoce de la durabilité de la résistance.....	337
Conclusion.....	339
<b>Conclusion</b> .....	341
<i>Christian Lannou</i>	
<b>Glossaire</b> .....	345
<b>Références bibliographiques</b> .....	351
<b>Liste des auteurs</b> .....	387

# Introduction

---

Christian Lannou

La transition agroécologique véhicule l'idée de construire des systèmes agricoles plus durables, respectueux de l'environnement et de la santé des hommes, producteurs comme consommateurs. Les attentes sociétales sont ici très fortes et les politiques publiques mettent peu à peu en place des incitations et des réglementations pour que s'opère cette transition, dont un aspect essentiel concerne l'usage des pesticides de synthèse qui génèrent des effets indésirables majeurs sur le long terme.

Une approche incontournable pour émanciper l'agriculture de l'usage de ces produits est de valoriser le potentiel offert par l'immunité végétale, c'est-à-dire l'ensemble des fonctions naturelles qui permettent aux plantes de résister aux agressions parasitaires. Cet ouvrage se propose de réaliser une synthèse des connaissances actuelles sur les mécanismes de cette immunité et sur la manière dont elle pourrait permettre de changer en profondeur la protection des cultures.

Il faut préciser ici que l'immunité végétale est une des composantes de ce que sera la protection agroécologique des cultures, qui se conçoit selon une vision systémique de la santé de la plante et intègre également des pratiques agricoles adaptées et surtout une valorisation de l'ensemble des régulations biologiques bénéfiques et des pratiques de biocontrôle, présentées dans un précédent ouvrage (Fauvergue *et al.*, 2020).

La locution « immunité végétale » est d'usage récent. On employait plutôt les termes de « résistance génétique » ou de « résistance variétale » pour désigner la capacité des plantes (ou des variétés cultivées) à résister aux agents infectieux. Mais cette résistance que l'on observe sous la forme du phénotype d'une plante lorsqu'elle est confrontée à un parasite, et que l'on pensait autrefois d'un déterminisme génétique relativement simple, résulte bien d'un ensemble complexe de mécanismes moléculaires, gouvernés par un grand nombre de gènes et régulés par de multiples interactions. Cette complexité, même si elle est perçue depuis des années, commence seulement à être comprise et explicitée par les chercheurs. La première partie de l'ouvrage en donne un aperçu.

La composante de cette immunité qui a réellement pu être appréhendée par les pathologistes et les sélectionneurs au cours du xx<sup>e</sup> siècle n'est en réalité que sa partie la plus visible, que l'on appelle la résistance spécifique, ou résistance

qualitative, d'un déterminisme simple, souvent monogénique, et d'une expression tout aussi simple qui est l'absence totale de maladie. La première démonstration de l'héritabilité mendélienne de la résistance d'une plante (le blé) à un agent pathogène (*Puccinia striiformis*, causant la rouille jaune) fut publiée en 1905 par Sir Rowland Biffen et le premier modèle d'interaction plante-parasite pour la résistance, le modèle « gène-pour-gène », fut proposé par Flor à partir de 1946. Ce modèle a très largement façonné à la fois la sélection variétale pour la résistance et l'étude des interactions plante-pathogène. On verra, notamment dans les chapitres de la deuxième partie, que cela a donné lieu à une forme de « course aux armements » entre les sélectionneurs qui cherchaient à créer des variétés résistantes en y introduisant de nouveaux gènes et les populations pathogènes qui s'y adaptaient par les mécanismes classiques de l'évolution. Les seconds ont assez largement gagné cette course. Nous en avons tiré les leçons et la recherche est passée d'un paradigme de la « résistance durable », qui consistait à imaginer une construction génétique ou une forme de résistance que le parasite ne pourrait jamais contourner, au paradigme de la « gestion durable des variétés résistantes » qui consiste, après avoir accepté le fait que la sélection naturelle conduirait presque toujours à une adaptation des agents pathogènes à toute résistance déployée, à imaginer des stratégies pour ralentir au mieux cette adaptation et utiliser le plus durablement possible les différentes formes de résistance disponibles dans les paysages agricoles. Ces différentes stratégies sont explicitées dans la troisième partie du livre.

Le terme « paysage » n'est pas ici anodin. Il correspond à une nouvelle frontière, au sens américain du terme, de la recherche (on parle plus prosaïquement d'un front de science) et à un changement d'échelle de la protection des cultures, discipline classiquement dédiée à la gestion sanitaire de la parcelle cultivée. Ce changement d'échelle s'accompagne de nombreuses questions, sur les développements théoriques nécessaires, sur les données biologiques accessibles et sur le réalisme de la mise en œuvre. Ce dernier point fait lui-même l'objet d'un nouvel élargissement de perspective, du paysage au territoire, avec la prise en compte des acteurs humains. Une gestion des variétés à l'échelle d'un paysage cultivé s'apparente en effet à une forme de gestion collective par les acteurs concernés, agriculteurs, coopératives, conseillers, sélectionneurs, chercheurs, etc., qui s'avère complexe, mais que l'éclairage des sciences sociales rend abordable et sans doute praticable. La quatrième partie de l'ouvrage est consacrée à ces aspects. La cinquième et dernière partie offre une série d'illustrations des concepts et résultats exposés dans les chapitres précédents et témoigne des progrès dans la prise en compte des connaissances nouvelles sur l'immunité végétale pour développer une protection des cultures efficace, durable et respectueuse de la santé et de l'environnement.

# 1

## Le potentiel de l'immunité végétale pour émanciper l'agriculture de la protection chimique

---

Christian Lannou

La question sanitaire est devenue extrêmement prégnante dans le contexte agricole, allant jusqu'à déclencher des réactions citoyennes, des polémiques dans les médias (Valo, 2016)<sup>1</sup> et des changements parfois drastiques dans les politiques publiques (penser par exemple à l'interdiction du glyphosate). Pour comprendre cette situation, il faut savoir que les systèmes intensifs sont particulièrement vulnérables face aux agressions biotiques. Cette fragilité résulte essentiellement de la très faible diversité génétique des peuplements cultivés dans ces systèmes, de l'utilisation privilégiée d'une forme particulière de résistance aux maladies et de pratiques d'intensification telles que la fertilisation surabondante (figure 1.1). Bien sûr, on perçoit aujourd'hui les aspects négatifs de l'intensification, mais on ne peut pas comprendre ce qui s'est passé si on oublie que ces pratiques ont été développées et mises en place pour assurer la sécurité alimentaire des populations et pour garantir aux agriculteurs un revenu correct, notamment par l'accès à des variétés productives et certifiées de qualité constante, et qu'en cela elles ont parfaitement réussi (figure 1.2). Ce que l'on attend maintenant de la transition agroécologique, c'est le maintien de cette productivité agricole tout en réduisant, voire en supprimant, la dépendance aux pesticides de synthèse. Pour réaliser cet objectif, il faudra mieux comprendre l'immunité végétale pour mieux la valoriser en agriculture.

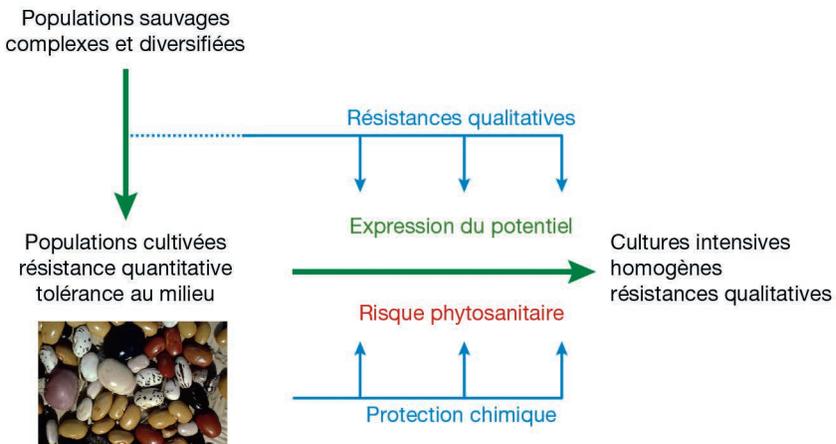
---

<sup>1</sup> La journaliste, auteure de l'article, est Martine Valo : [https://www.lemonde.fr/planete/article/2016/03/01/les-riverains-des-champs-sont-exposes-a-un-cocktail-de-pesticides\\_4874095\\_3244.html](https://www.lemonde.fr/planete/article/2016/03/01/les-riverains-des-champs-sont-exposes-a-un-cocktail-de-pesticides_4874095_3244.html) (consulté le 22 septembre 2020).

## La grande vulnérabilité des systèmes agricoles face aux épidémies

### Des systèmes agricoles productifs mais vulnérables

Dans une synthèse sur les pathologies des cultures en production vivrière, Moreno (1985) explique que, dans ces systèmes traditionnels, les cultures sont fortement diversifiées, associant plusieurs espèces et une forte diversité intraspécifique. Les semences comme les produits de la récolte sont fréquemment des mélanges de graines d'aspect différents (figure 1.1), et cela est reconnu comme un avantage. Ces espèces et variétés sont en général d'une productivité modeste mais assurent un rendement stable sous différentes conditions (sauf accident majeur). Elles sont caractérisées par un fort niveau de résistance quantitative aux divers bioagresseurs et une bonne tolérance aux basses fertilités. Dans ce type d'agriculture, les pratiques se sont ajustées aux contraintes biotiques et abiotiques. Lorsque l'objectif de la production change vers une production de rente puis, parfois, une production industrielle, l'agriculteur cherche à répondre à une demande plus spécifique. Le nombre d'espèces cultivées diminue, le nombre de variétés également et celles-ci sont choisies en fonction des demandes du marché. Cette transition implique l'achat de semences. Ces semences sont en général traitées et sont souvent l'occasion d'un premier contact avec les pesticides chimiques. Ce sont également des variétés qui ont été améliorées selon un processus qui favorise les résistances qualitatives. Au fur et à mesure que l'investissement pour la production augmente, le risque de perte fait de même. Pour le minimiser, l'agriculteur a recours aux pesticides et entre dans un processus d'intensification dont nous connaissons à la fois le bénéfice, une augmentation des rendements qui peut être spectaculaire (figure 1.2), et les dommages engendrés



**Figure 1.1.** La question sanitaire, de l'agriculture de subsistance à l'agriculture de rente. Les flèches vertes indiquent les transitions des populations de plantes sauvages à l'agriculture de subsistance puis à l'agriculture de rente. L'intensification permet l'expression du potentiel de rendement de la plante mais s'accompagne d'un accroissement du risque sanitaire. Photo : haricots cultivés en mélange avec du maïs, séchant sur une natte juste après la récolte, au Mexique (© E. Katz, IRD).

sur l'environnement et la santé des populations (dont les agriculteurs eux-mêmes). Un cas extrême de cette évolution est celui des variétés transformées génétiquement dont la culture est systématiquement associée à un herbicide généraliste.

### La faible diversité génétique des cultures

Les blés modernes *Triticum turgidum* ssp. *durum* (le blé dur) et *Triticum aestivum* (le blé tendre) ont subi une importante perte de diversité génétique au cours de l'histoire de la domestication, comme le montre une étude de Haudry *et al.* (2007) basée sur une estimation de la diversité nucléotidique en 21 locus. Des blés ancestraux sauvages (*Triticum turgidum* ssp. *dicocoides*) aux premiers blés domestiqués (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccum*) – la plus importante espèce cultivée jusqu'à l'âge du bronze dans le croissant fertile, diffusée jusqu'en Europe et en Asie – la diversité génétique mesurée a diminué de 70 %. Cette réduction atteindra par la suite 84 % dans les blés durs modernes. Elle reste un peu moins forte (69 %) dans le blé tendre, sans doute du fait de l'apport de nouveaux gènes ou allèles lors du passage de la forme tétraploïde ancestrale à la forme hexaploïde moderne. Au cours de cette histoire, la domestication initiale dans le croissant fertile puis la sélection dans le contexte agricole jusqu'aux variétés élites actuelles ont donc causé une perte de diversité génétique allant de 70 à 80 %. Une grande partie du polymorphisme des gènes de la population initiale a été perdu : trois gènes sur les 21 étudiés étaient monomorphes dans les blés domestiqués ancestraux, puis huit dans les variétés élites de blé dur. Cela signifie que, d'une manière générale, les cultures sont génétiquement moins diversifiées que les peuplements sauvages, et que certains allèles d'intérêt, comme ceux impliqués dans des résistances à expression quantitative, qui sont plus difficiles à repérer par l'observation phénotypique, ont probablement été perdus lors de ces processus de sélection.

Dans une analyse remarquable de la diversité des blés français, Bonnin *et al.* (2014) expliquent que dans la seconde partie du XIX<sup>e</sup> siècle, les paysages cultivés étaient dominés par des variétés-populations génétiquement hétérogènes, dont les plantes possédaient des caractéristiques phénotypiques semblables mais des allèles différents. Ces variétés-populations furent remplacées par des lignées pures sélectionnées dans la première moitié du XX<sup>e</sup>, la première émanant en 1884 de la société Vilmorin. Ces lignées étaient nettement plus homogènes génétiquement que les variétés-populations antérieures. Après la Seconde Guerre mondiale, une réglementation fut mise en place, avec des tests stricts de distinction, homogénéité, stabilité (DHS). Le temps des « variétés modernes » était advenu. En 1972, ces variétés représentaient 100 % de la sole en blé française. Cette évolution, qui visait en premier lieu à produire des variétés certifiées et à haut rendement, d'un bénéfice évident pour l'agriculteur, s'est accompagnée d'une baisse de diversité génétique qui s'explique par trois raisons : une réduction de la diversité intravariété, avec la disparition des variétés-populations puis avec la mise en place d'une régulation DHS ; une réduction du nombre de variétés cultivées mais aussi du nombre de géniteurs employés dans les schémas de sélection ; une augmentation en fréquence

de quelques variétés très populaires (Étoile de Choisy, Capelle, etc.), à l'échelle du pays entier. Il s'ensuit une forte homogénéisation génétique du paysage cultivé en blé. À partir des années 1970, la diversité du blé a augmenté sensiblement, avec un nombre plus important de variétés enregistrées et une évolution de la réglementation favorisant la diversification des usages. Dans la période récente, la diversité génétique des blés en production s'est stabilisée, mais surtout le niveau moyen de résistance a augmenté grâce aux efforts des sélectionneurs (chapitre 13).

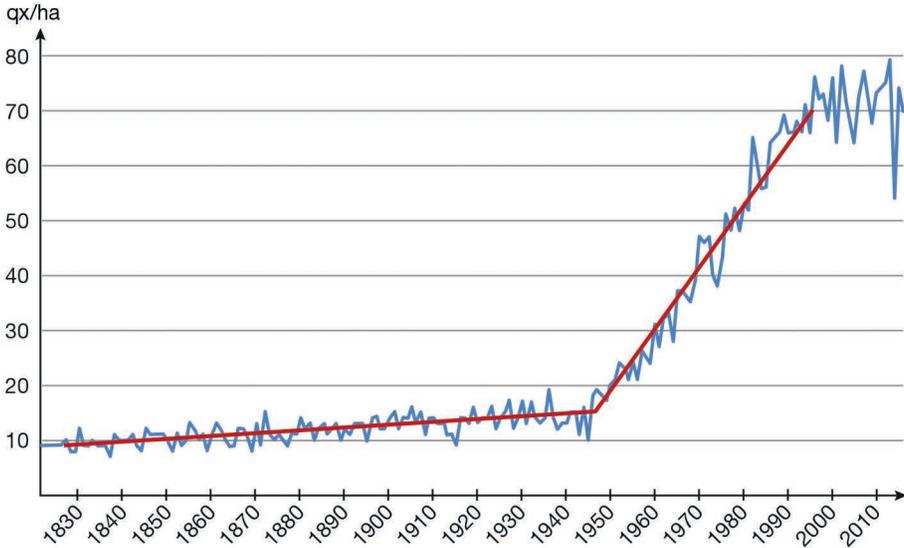
### Une artificialisation de la relation plante-parasite

Dans un article au titre provocateur, *The gene-for-gene hypothesis: parable or paradigm*, Barrett (1985) fait remarquer que si l'on observe un très grand nombre de lignées en sélection et que certaines sont totalement indemnes de maladie, on aura tendance à les retenir. On aura également tendance à privilégier des caractères favorables ayant un déterminisme génétique simple. Or ces deux propriétés, forte efficacité et déterminisme simple, caractérisent la résistance qualitative, qui fut effectivement à la base de l'amélioration génétique pour la résistance durant tout le xx<sup>e</sup> siècle. Mais en imposant aux populations pathogènes une pression sélective à la fois très forte et soudaine (les nouvelles variétés pouvant être déployées rapidement sur de grandes surfaces), on les contraint d'une manière qui n'existe pas dans les populations naturelles. Barrett émet ainsi l'hypothèse que la sélection pour la résistance aux maladies, en étant focalisée sur une forme de résistance très particulière, a artificiellement augmenté l'importance de l'interaction dite « gène-pour-gène » en agriculture, au regard de ce qu'est l'immunité végétale dans les populations sauvages. Un autre article de référence, plus ancien (Johnson, 1961, *Man-guided evolution in plant rusts*), soulignait déjà comment l'homme, par ses manipulations génétiques des plantes cultivées, influence directement l'évolution des populations parasites. L'introduction séquentielle de gènes majeurs de résistance, les gènes *R*, dans les variétés cultivées a en effet conduit à la constitution de pathotypes qui soit se succèdent les uns aux autres, soit cumulent peu à peu toutes les virulences associées aux gènes *R* déployés par l'homme (chapitres 22 et 27). Barrett conclut son article sur l'idée que le modèle gène-pour-gène a radicalement façonné la manière de penser des pathologistes et des améliorateurs. Ce fut effectivement le cas jusqu'à une période récente, avant que l'on s'intéresse de près aux traits quantitatifs de l'interaction plante-parasite (Lannou, 2012) et qu'on commence à en décrypter les mécanismes (chapitre 4).

### Un substrat de choix pour les parasites

Dans des études en conditions contrôlées, Robert *et al.* (2002, 2004) ont inoculé des plantules de blé plus ou moins fertilisées avec un parasite biotrophe, *Puccinia triticina* (agent de la rouille brune du blé). Ils ont eu la surprise de constater dans la première expérience que, sur les plantes moins riches en azote, le parasite produisait moins de spores mais que la teneur en azote de ces spores était conservée, quel que soit le niveau de fertilisation de la plante. Ils en ont conclu

que sur un milieu (la feuille de blé) moins riche en azote, le parasite « ajuste » la quantité de spores produites pour en maintenir la qualité. Les mêmes auteurs ont ensuite confirmé et précisé ce résultat sur des plantes adultes. Or le nombre de spores produites est une composante essentielle de l'agressivité du parasite (Lannou, 2012) et détermine directement son taux de multiplication lors des épidémies (chapitre 15 et la notion de taux de reproduction de base,  $R_0$ ). Il y a donc un lien direct entre le niveau de fertilisation d'une culture et la sévérité attendue d'une épidémie, du moins pour un parasite biotrophe.



**Figure 1.2.** Le rendement moyen annuel du blé en France de 1824 à 2018. Les traits rouges donnent une tendance indicative. De 1961 à 2004, le rendement a progressé à un rythme moyen de 1,14 qx/an (régression linéaire,  $R^2 = 0,92$ ). Sources des données : ministère de l'Agriculture (Agreste) et FAOstats.

### Intensification et risque sanitaire sont liés

Si on résume la situation, les populations de plantes sauvages sont génétiquement diversifiées, avec des individus répartis (en général) au sein de peuplement plurispécifiques, nourris en fonction de la fertilité naturelle du sol local. Dans une agriculture de subsistance, on trouve des variétés-populations génétiquement diversifiées (mais moins diversifiées que leurs ancêtres sauvages, comme le montre l'exemple du blé), qui présentent un phénotype de résistance quantitative et une bonne tolérance aux divers stress, biotiques et abiotiques (fertilité, sécheresse). Dans les peuplements cultivés modernes, les parcelles sont semées d'une seule variété, qui est génétiquement uniforme. Les plantes sont fertilisées de manière non limitante. Elles sont essentiellement protégées par une forme de résistance à déterminisme génétique simple, très efficace mais rapidement contournée par les parasites (donc en réalité très peu efficace dans le temps). À cela il faut encore ajouter que la densité élevée des plantes semées crée un microclimat humide

favorable aux infections et que les parcelles sont devenues immenses, suite aux efforts de remembrements et pour faciliter le travail mécanique de la culture. Cette évolution, intentionnelle pour tout ce qui concerne les pratiques et le système de culture, a bien sûr un sens : elle a permis d'augmenter les rendements de manière spectaculaire (figure 1.2). Au sortir de la Seconde Guerre mondiale, l'agriculture française n'était pas en mesure de nourrir la population. Les efforts d'intensification ont permis d'atteindre l'autosuffisance alimentaire dans les années 1970, d'assurer la sécurité alimentaire du pays, puis de positionner la France en grande nation agricole, qui exporte la moitié du blé qu'elle produit. La nourriture est aujourd'hui abondante et bon marché. Mais cette évolution a eu un prix, qui nous semble aujourd'hui bien lourd à payer : la dépendance aux pesticides de synthèse.

## Résister aux épidémies : une histoire ancienne et une nécessité moderne

L'immunité végétale permet aux plantes de résister aux agressions biotiques. Elle permet une forme de coexistence entre les hôtes et leurs parasites dans les systèmes naturels, une forme d'équilibre en perpétuelle évolution, en général sans accident majeur. Tout change cependant avec la mise en culture des plantes, qui crée de fait une rupture dans cet équilibre, en faveur des parasites.

### Une histoire ancienne

Les problèmes sanitaires et les épidémies ne sont pas apparus avec l'intensification de l'agriculture postérieure à 1945. Regrouper des plantes de la même espèce en un même lieu (une parcelle agricole) conduit mécaniquement à favoriser le développement des épidémies : dans le peuplement ainsi créé, les effets dilution et barrière (chapitre 15) sont considérablement réduits, ce qui augmente d'autant le taux de multiplication du parasite. Ce problème est certainement apparu avec l'agriculture, au néolithique, période à partir de laquelle on retrace l'apparition des agents pathogènes inféodés aux plantes cultivées (Stukenbrock *et al.*, 2007). Les rouilles du blé (sans doute *Puccinia triticina* ou *Puccinia graminis*) sont déjà redoutées à l'époque romaine comme en témoigne Ovide, qui, rentrant de Nomentum à Rome un 25 avril, aperçoit une procession religieuse et entend une prière à Robigo :

« Fatale déesse de la rouille, épargne les blés naissants ; permets à leur tige polie de se balancer au-dessus des sillons ; permets aux moissons qui ont prospéré sous l'heureuse influence de constellations propices, de croître jusqu'à ce que la faux puisse les moissonner » (Publius Ovidius Naso, *Fastes*, traduction 2004).

On peut supposer que cette tradition s'est perpétuée dans les rogations<sup>2</sup> chrétiennes, instituées en Gaule au V<sup>e</sup> siècle, et dont l'objet est à la fois une préparation à la

<sup>2</sup> Malgré la proximité phonétique, l'étymologie ne lie cependant pas les termes « robigales » et « rogations ».

fête de l'Ascension et une demande à Dieu de protection pour les cultures<sup>3</sup>. Mais si les épidémies sont inhérentes à l'agriculture, le processus d'intensification de la production a considérablement augmenté leur importance.

La dernière famine en Europe date des années 1846-1848, elle a provoqué le décès d'un million de personnes en Irlande. Elle avait été causée par un oomycète parasite de la pomme de terre, *Phytophthora infestans*, qui a complètement détruit les récoltes. On peut dire que le système agricole des paysans irlandais présentait une vulnérabilité particulière. Le nombre de variétés était réduit et la diversité génétique de la culture très faible, du fait de l'introduction relativement récente de cette espèce en Europe. La question sanitaire ne se posait pas avant cette épidémie car, comme cela arrive souvent (en général provisoirement) lorsqu'une plante cultivée est introduite sur un nouveau continent, la pomme de terre s'était affranchie de son cortège de parasites et ravageurs et *P. infestans* n'avait pas suivi son hôte en Europe. Il était donc possible de cultiver la pomme de terre sans précaution particulière vis-à-vis de ce parasite, jusqu'à son arrivée au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, à l'origine d'une crise sanitaire catastrophique qui est restée dans les mémoires (Bouvier, 2020). La pomme de terre était alors la première culture alimentaire de la population rurale irlandaise, la majorité des terres étant réservée aux productions de rente au profit des grands propriétaires anglais. Les petits agriculteurs n'avaient pas les moyens financiers de compenser leurs pertes et la politique de l'État britannique d'alors ne fit que les enfoncer dans leur malheur. La comparaison avec une autre crise sanitaire, causée par l'épidémie d'helminthosporiose sur le maïs aux États-Unis dans les années 1970 est intéressante : la biomasse perdue en maïs fut alors supérieure à celle en pomme de terre lors de l'épidémie irlandaise, mais les conséquences ne furent qu'économiques, avec notamment une augmentation sensible du prix du hamburger, les bœufs étant nourris de maïs. Les fermiers irlandais du XIX<sup>e</sup> avaient construit un système de culture qui s'apparentait par certaines de ses caractéristiques, notamment l'absence de diversité, aux systèmes intensifs actuels, mais avec un handicap majeur : ils ne disposaient pas de pesticides.

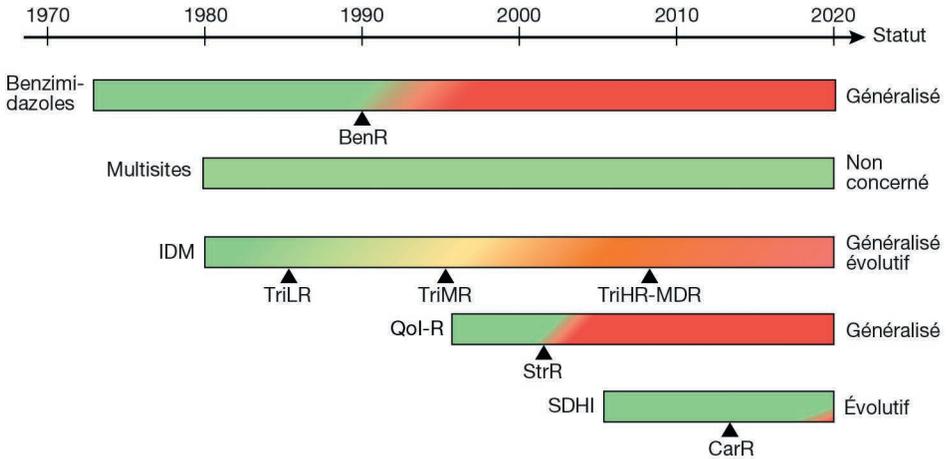
### Un problème moderne

Avec le développement des pesticides de synthèse, à partir des années 1950 pour les insecticides et herbicides, puis des années 1970 pour les fongicides, il est devenu possible d'intensifier la production en s'affranchissant très largement du risque sanitaire. Ce mode de protection, très efficace et relativement peu coûteux, a permis de se soustraire à la contrainte biotique, d'exprimer pleinement le potentiel de rendement des nouvelles variétés et d'optimiser sans risque sanitaire les systèmes de production pour un rendement maximal et un effort de travail réduit en s'appuyant sur la mécanisation, le remembrement, la sélection pour la productivité, et la fertilisation. Ce système de protection chimique repose cependant sur

---

<sup>3</sup> <https://cybercure.fr> (consulté le 15 septembre 2020).

la nécessité de découvrir régulièrement de nouvelles familles de produits et de nouveaux modes d'action car leur usage massif engendre la sélection de résistances chez les organismes ciblés, ce qui les rend de moins en moins efficaces au cours du temps (figure 1.3). Mais surtout la société a pris conscience de l'impact de ces produits sur l'environnement et sur la santé humaine (Bonnefoy, 2012), qui n'est plus aujourd'hui accepté par la population et donne lieu à des politiques publiques limitant drastiquement leur emploi<sup>4</sup>. L'agriculture doit donc sortir de la dépendance aux pesticides de synthèse.



**Figure 1.3.** Évolution de la résistance aux fongicides en France chez *Zymoseptoria tritici*, agent responsable de la septoriose du blé. Chaque bande correspond à un mode d'action, depuis l'homologation de la première molécule représentative. La variation des couleurs symbolise l'évolution de la proportion moyenne de souches sensibles (en vert) par rapport aux souches résistantes dans les populations (du jaune au rouge). Les flèches indiquent la première observation d'un phénotype résistant. Les fongicides multisites ne sont pas concernés par la résistance. QoI-P : inhibiteurs du complexe III mitochondrial; SDHI : inhibiteurs du complexe II mitochondrial; IDM : inhibiteurs de la 14 $\alpha$ -déméthylation des stérols. Sources : A.S. Walker, INRAE BIOGER Thiverval-Grignon, d'après Leroux *et al.* (2013), Omrane *et al.* (2017) et Garnault *et al.* (2019).

## Une solution séduisante mais trop peu efficace

Une autre approche pour protéger les cultures était possible, en valorisant l'immunité végétale par la création de plantes résistantes aux maladies. Si cette option a bien été mise en œuvre, elle s'est avérée assez inefficace, en tout cas moins efficace techniquement que les pesticides, qui ont été largement adoptés. La résistance aux maladies est pourtant perçue dès les débuts de l'intensification comme une nécessité, ainsi que le montre un règlement technique du CTPS en 1952 (chapitre 20) puis, par exemple, son action d'orientation de la sélection pour des variétés de betteraves résistantes début 1980 et la mise en place de

<sup>4</sup> Le règlement CE 1107/2009, qui durcit les règles d'homologation, pourrait à terme conduire au retrait de 75 % des matières actives actuellement disponibles.