

EFFETS ÉPIDÉMIOLOGIQUES DE LA STRUCTURE GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS-HÔTES

Claude de VALLAVIEILLE-POPE

INRA, laboratoire de pathologie végétale,
F 78850 Thiverval-Grignon

Résumé

Les conséquences de l'emploi de résistances spécifiques dans une population hôte peu diversifiée sont illustrées par l'évolution de la diversité et de la complexité des races de parasites aériens : l'oïdium de l'orge et la rouille jaune du blé, au cours de huit années en France. L'introduction de nouveaux gènes de résistance spécifique dans la population-hôte entraîne la sélection de races d'oïdium diverses et peu complexes, à l'inverse de la rouille jaune qui différencie très peu de races mais plus complexes. La population d'oïdium est flexible, elle évolue au cours de la saison en réponse à l'absence de résistance spécifique dans les variétés d'hiver de même qu'à leur présence dans les variétés de printemps. Pour ce pathosystème, le recyclage de gènes de résistance surmontés après quelques années de non-utilisation est envisageable. La sélection de nouvelles virulences suite à l'introduction de gènes de résistance a conduit à la recherche d'une diversité au sein d'une culture car il est difficile de rassembler dans une même variété des gènes de productivité élevée et de résistance stable. Les mélanges de variétés différant par leur gènes de résistance sont capables de réduire des épidémies de rouille jaune du blé de 30 à 80 % par rapport aux variétés pures. Ce niveau élevé de résistance collective s'explique par la diminution de la densité en hôtes sensibles et par l'induction de résistance par les races avirulentes. L'efficacité des mélanges variétaux dépend des caractéristiques épidémiologiques du parasite (capacité de sporulation, d'infection, de dispersion), de la répartition de l'inoculum primaire, de la durée de l'épidémie. Les deux types de résistance générale et spécifique agissent de façon complémentaire : la résistance spécifique

filtre l'inoculum compatible et peut être renforcée par la prémunition, tandis que la résistance générale s'exerce indifféremment contre l'ensemble des races virulentes et confère un niveau de protection au niveau de chaque plante. Une alternative à ce déploiement intraparcellaire de gènes de résistance est l'emploi de variétés à résistances spécifiques différentes cultivées en mosaïques de champs.

Introduction

Les conséquences de l'emploi de résistances spécifiques dans une population-hôte peu diversifiée sont illustrées par l'évolution de la diversité et de la complexité des races de parasites aériens : l'oïdium de l'orge et de la rouille jaune du blé, au cours de huit années en France. L'introduction de nouveaux gènes de résistance spécifique dans la population-hôte entraîne la sélection de races d'oïdium diverses et peu complexes, à l'inverse de la rouille jaune qui différencie très peu de races mais plus complexes. La population d'oïdium est flexible, elle évolue au cours de la saison en réponse à l'absence de résistance spécifique dans les variétés d'hiver de même qu'à leur présence dans les variétés de printemps. Pour ce pathosystème le recyclage de gènes de résistance surmontés après quelques années de non-utilisation est envisageable.

La sélection de nouvelles virulences suite à l'introduction de gènes de résistance a conduit à la recherche d'une diversité au sein d'une culture car il est difficile de rassembler dans une même variété des gènes de productivité élevée et de résistance stable. Les mélanges de variétés différant par leurs gènes de résistance sont capables de réduire des épidémies de rouille jaune du blé de 30 à 80 % par rapport aux variétés pures. Ce niveau élevé de résistance collective s'explique par la diminution de la densité en hôtes sensibles et par l'induction de résistance par les races avirulentes. L'efficacité des mélanges variétaux dépend des caractéristiques épidémiologiques du parasite (capacité de sporulation, d'infection, de dispersion), de la répartition de l'inoculum primaire, de la durée de l'épidémie. Les deux types de résistance générale et spécifique agissent de façon complémentaire : la résistance spécifique filtre l'inoculum compatible et peut être renforcée par la prémunition tandis que la résistance générale s'exerce indifféremment contre l'ensemble des races virulentes et confère un niveau de protection au niveau de chaque plante. Une alternative à ce déploiement intraparcellaire de gènes de résistance est l'emploi de variétés à résistances spécifiques différentes cultivées en mosaïques de champs.

Effets épidémiologiques de la structure génétique des populations-hôtes

Pour faire face à la variabilité des populations parasites, nous recherchons des stratégies de gestion des gènes de résistance et s'il existe des solutions pour une résistance durable en utilisant des gènes de résistances spécifiques. Nous ne nous intéressons pas uniquement au niveau de résistance d'une variété prise individuellement, mais au niveau global de résistance de variétés cultivées prises dans leur ensemble, selon leur stratégie d'emploi. Une variété sensible peut être satisfaisante si elle est utilisée avec d'autres variétés résistantes et à l'inverse une variété identifiée comme résistante peut devenir rapidement inefficace suite à un gain de virulences dans la population parasite. La recherche de stratégies de gestion des gènes de résistance nécessite d'étudier de façon parallèle d'une part l'évolution des races des parasites caractérisées par la complexité et la diversité de leurs spectres de virulence et d'autre part l'évolution de l'intensité de la maladie selon les paramètres du cycle infectieux. Dans la première partie de l'exposé, l'évolution de la population parasite est analysée dans des cultures monovariétales, ce qui correspond à la situation en France et dans la majorité des pays. Dans ce cas, la diversité de la population-hôte est organisée au cours des années, par le remplacement d'une variété par une autre. La seconde partie de l'exposé analysera un exemple de diversification des gènes de résistance avec des variétés cultivées en mélange pour freiner les épidémies. Dans ce cas, la diversité est organisée dans l'espace, à l'échelle de la parcelle. Nous étudierons l'influence de paramètres épidémiologiques sur l'efficacité des mélanges et les contraintes agronomiques imposées par la culture des variétés en mélange.

L'exposé sera illustré essentiellement par des exemples de parasites foliaires des céréales : la rouille jaune du blé causée par *Puccinia striiformis*, la rouille brune du blé due à *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* et l'oïdium de l'orge à *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*.

Évolution de populations parasites dans des monocultures

Spectres de virulences

Les races sont déterminées à l'aide d'une gamme d'hôtes différentiels qui produisent des types d'infection virulents, ou avirulents (avec des variations dans la densité des nécroses et des chloroses et l'intensité de sporulation). La réponse des parasites aux changements de pression de sélection varie selon les parasites. Les épidémies de rouille jaune ces dix dernières années se sont développées en France successivement sur une variété dotée du gène de résistance Yr7, puis une variété possédant Yr2, et une variété ayant Yr6, enfin des variétés fourragères qui possèdent Yr9. Ces variétés ont sélectionné les virulences correspondantes dans la population parasite. Le déclin de la virulence 7 suit le retrait de Yr7, et la fréquence des virulences 6 et 9 augmente avec l'emblavement des variétés qui possèdent Yr6 et TYr9. Ces quatre virulences

sélectionnées sont portées essentiellement par six races. Nous observons une faible diversité des races de *Puccinia striiformis* avec le remplacement d'une race majoritaire par une autre au fur et à mesure des différentes pressions de sélection. La complexité raciale est comprise entre 5 et 8 virulences par isolat, et une tendance à la complexification des races au cours des années.

L'oïdium répond également aux changements des pressions de sélection mais avec une stratégie différente. La dispersion des conidies dans l'air permet de les capturer à l'aide d'un piège mobile et d'échantillonner la population parasite à l'échelle régionale, qui correspond à une entité épidémiologique homogène. La régionalisation dans l'emblavement des variétés cultivées entraîne la sélection des sous-populations parasites qui subissent les mêmes pressions de sélection. Les fréquences de virulence évoluent essentiellement selon une pression de sélection directe. Les trois gènes les plus importants en France M1-La, M1-a12 et M1-a7 illustrent bien le cycle de « popularité et d'échec » des variétés. La population de la variété dotée du gène M1-a7 a entraîné la sélection de la virulence a7. De façon symétrique, le déclin de la variété ayant la résistance M1-La vers 1988 a causé la diminution de la virulence La. Mais le parallèle dans l'évolution des fréquences des résistances et des virulences n'est pas la règle. On doit tenir compte de l'ensemble du spectre de virulences. Par exemple, le maintien de la fréquence élevée de la virulence a7, alors que la variété portant le gène M1-a7 n'est plus cultivée dans une région s'explique par le chevauchement des pressions de sélection entre deux variétés qui se succèdent. Un gène de résistance commun aux deux favorise le développement de pathotypes multivirulents. C'est une sélection par entraînement ou « hitch-hiking ». Ainsi, la variété Natasha (M1-a12 + M1-AB) qui remplace la variété Triumph (M1-a7 + M1-AB) est issue d'un croisement avec cette variété. La virulence a12 est sélectionnée suite à la culture de Natasha et associée à la virulence a7, par le phénomène du « hith-hiking ».

Les populations parasites sont comparées par deux indices de diversité, et par la complexité moyenne par race et par isolat :

- l'indice de GLEASON

$$H_g = N_p - 1 / \ln N_i$$

où N_p est le nombre de pathotypes et N_i le nombre d'isolats, évalue la richesse en pathotypes.

- l'indice de SHANNON

$$H_s = - \sum p_j \ln(p_j)$$

où $j = 1 \dots N_p$ pathotypes et p_j : fréquence du pathotype j , évalue la richesse en pathotypes et la répartition de leurs fréquences.

Le nombre moyen de virulences par pathotype et le nombre moyen de virulences par isolat évaluent la complexité de la population. La population parasite est peu diversifiée et composée de races relativement complexes dans le cas de la rouille jaune, avec le remplacement d'une race majoritaire par une autre suite au changement de pression de sélection. Pour l'oïdium, nous observons le remplacement de races de complexité moyenne par d'autres, également de complexité moyenne, avec une phase intermédiaire montrant une diversité accrue lorsque races anciennes et nouvelles sont simultanément présentes. Contrairement à la rouille jaune qui est très peu diverse et assez complexe, la population d'oïdium est très diverse (plus de 70 pathotypes identifiés) et les races sont d'une complexité moyenne (4-5 virulences par race et par isolat).

La population d'orge est composée des orges d'hiver dépourvues de gènes de résistance spécifique, et des orges de printemps diversifiées pour ce caractère. Parmi les 85 gènes de résistance spécifique qui ont été identifiés chez l'orge, 12 sont introduits dans les variétés cultivées, essentiellement celles de printemps. La discontinuité temporelle à l'échelle de la saison entre les stades de sensibilité des variétés d'hiver et de printemps sélectionne une population parasite de complexité croissante au cours de la saison. Mais les races plus complexes sélectionnées en fin de saison ne sont pas adaptées aux variétés d'hiver. Le rapide changement des populations d'oïdium a été mis à profit en Angleterre et au Danemark où des gènes de résistance (M1-a12 et M1-a13) ont été recyclés après avoir été surmontés.

Une étude bibliographique sur la diversité et complexité des parasites foliaires de diverses cultures montre que les races d'oïdium seraient plus simples et plus diversifiées que celles des rouilles. L'influence de la reproduction sexuée peut être évoquée, mais la pression de sélection locale et l'historique de gestion des gènes de résistance sont déterminantes. Il est donc possible de gérer les gènes de résistance en créant des ruptures dans les pressions de sélection.

Paramètres du cycle infectieux

La progression d'une épidémie ne dépend pas uniquement des virulences présentes mais aussi des caractéristiques des paramètres du cycle infectieux des parasites. Des isolats de rouille jaune et de rouille brune ont été comparés pour la dynamique de l'efficacité de l'infection (nombre de lésions produites par spore) et la dynamique de la sporulation (nombre de spores par lésion) au cours de la période infectieuse. Ces deux parasites développent des stratégies contrastées. La rouille jaune a une efficacité d'infection faible et des capacités de sporulation élevées. La rouille brune à l'inverse, a une efficacité d'infection élevée mais une faible sporulation. Le produit de ces deux paramètres, le taux de multiplication journalier, correspond au nombre de lésions filles par lésion mère par jour et traduit une compensation entre sporulation et efficacité d'infection pour ces deux parasites. L'évolution d'épidémies de ces deux maladies sera présentée.

La majorité des études mettent en parallèle des épidémies causées par un même parasite. Par l'approche de l'épidémiologie comparée on recherche les similitudes et les différences entre les paramètres de maladies différentes, d'où l'on peut déduire des principes généraux pour un grand nombre d'événements de maladies et d'épidémies différentes et une typologie des maladies selon les paramètres épidémiques retenus. Des groupes homogènes, en particulier la majorité des rouilles des céréales, pourraient procurer des modèles types, sélectionnés pour étudier l'effet des gènes de résistance sur le développement d'une épidémie.

Diversification des gènes de résistance

Comment organiser la diversité des gènes de résistance pour obtenir une résistance collective ?

Nous recherchons les mécanismes qui freinent le développement d'une épidémie et des critères de choix d'une diversification efficiente. Dans la situation actuelle, une variété performante est cultivée sur de grandes superficies. La diversification des résistances peut être réalisée en mosaïques à l'échelle de la région ou des parcelles; dans ce cas il n'y a pas de contraintes d'homogénéité agronomique comme l'impose un peuplement plurivariétal où plusieurs variétés sont associées dans une même parcelle. Mais d'un point de vue épidémiologique, c'est ce dernier système où la diversité est la plus grande qui est le plus efficace pour réduire la progression de la maladie. Ce concept est ancien, mais son application est encore restreinte.

L'efficacité d'un mélange variétal s'explique par la réduction de la densité d'hôtes sensibles qui diminue la propagation de la maladie, et la présence de plantes résistantes qui captent une partie de l'inoculum (effet barrière). Enfin, l'inoculum multiplié sur l'un des composants du mélange peut être avirulent pour un autre composant et induire des réactions de résistance (prémunition). Au cours de l'exposé, nous analyserons expérimentalement l'efficacité des mélanges variétaux pour ces trois effets : effets densité d'hôtes et barrière, effet prémunition. L'efficacité des mélanges variétaux est influencée par la densité de l'inoculum primaire, les capacités de sporulation du parasite et l'induction de résistance par une race avirulente.

Un dispositif expérimental au champ est composé de parcelles de blé de superficie supérieure à 100 m², et entourées par une céréale plus haute, le seigle, pour limiter les contaminations entre les répétitions. L'efficacité d'un mélange variétal est calculée par la différence relative entre la quantité de maladie dans une mosaïque de variétés et celle d'un mélange de variétés. Les résultats obtenus au champ pendant cinq années sur les mélanges variétaux de blé (1 variété sensible : 2 variétés résistantes) vis-à-vis de foyers de rouille jaune montrent que l'efficacité des mélanges est comprise entre 40 et 80 % selon les essais. Le retard dans le développement de la

est observable dès le premier cycle infectieux après l'inoculation et se maintient pendant les deux mois d'épidémie. Si l'épidémie est généralisée, le mélange variétal est équivalent à la moyenne des composants semés purs.

Pour analyser des mécanismes plus finement, des épidémies ont été réalisées en serre sur des plantules. La progression de la rouille jaune et de la rouille brune a été comparée en culture sensible pure et dans un mélange variétal. L'efficacité du mélange est plus grande pour la rouille brune que pour la rouille jaune. La différence des capacités de sporulation des deux rouilles et surtout la croissance des lésions de la rouille jaune expliquerait le phénomène.

L'induction de résistance par une race avirulente est un mécanisme très étudié au niveau d'une plante ou d'un organe, mais il existe peu d'informations sur les conséquences épidémiologiques de la prémunition. Une parcelle de variété pure, inoculée à l'une de ses extrémités, est entourée dans certains traitements par une autre variété qui multiplie des spores avirulentes pour la variété testée. La parcelle non prémunie est plus malade que la parcelle prémunie. Il a été possible de vérifier dans une expérimentation au champ que l'efficacité du mélange, due à la diminution de densité de plantes sensibles, peut être renforcée par prémunition, si l'inoculum avirulent est multiplié par un des composants du mélange. Des expérimentations conduites durant plusieurs années montrent qu'une protection supplémentaire est obtenue par induction de la résistance par des spores avirulentes.

Comment sélectionner des variétés à associer en mélange ?

Les agronomes de Grignon ont déterminé les caractéristiques de comptabilité agronomique pour que des variétés puissent être cultivées en mélange. Il reste à introduire avec les sélectionneurs de nouvelles sources de résistance pour créer une diversité fonctionnelle et organiser une gestion dynamique des variétés cultivées.

Les multilignées qui sont des lignées quasiisogéniques, obtenues après huit rétro-croisements dans le même parent récurrent ne sont pas compétitives pour plusieurs raisons. D'abord leur durée de sélection est telle que, lorsqu'elles arrivent sur le marché, elles risquent d'être dépassées par des variétés sélectionnées pour la monoculture. Cela a été le cas de la multilignée Tumult sélectionnée aux Pays-Bas, qui était dépassée par le Var-Clément au moment de sa commercialisation. Deuxièmement, les multilignées ne sont diversifiées généralement que pour deux parasites aériens, deux rouilles dans le cas du blé, alors que la culture de variétés en mélange permet de diversifier pour différents caractères, en particulier la résistance aux stress abiotiques comme la résistance au froid.

Une solution intermédiaire entre les lignées isogéniques et les mélanges de variétés qui ont été sélectionnées pour la culture pure est actuellement pratiquée aux Etats-Unis pour le blé et l'avoine : des multilignées sont sélectionnées après seulement deux

à trois rétrocroisements. Il paraît nécessaire de créer des variétés diversifiées pour les gènes de résistance, mais également qui présentent un gain de productivité équivalent à celui des nouvelles variétés sélectionnées pour être cultivées pures. Les sélectionneurs proposent de créer des hybrides doubles, dont l'un des parents est choisi pour sa valeur agronomique et l'autre parent à la fois pour sa valeur agronomique et comme source de résistances à l'ensemble des parasites foliaires. Le coût de la sélection est multiplié par le nombre de lignées.

Des mélanges variétaux d'orge ont été employés efficacement en RDA entre 1984-1991 (WOLFE *et al.*, 1992). La diversification entre les mélanges variétaux et à l'intérieur des mélanges variétaux est limitée : 7 gènes de résistance, 16-19 variétés et 8 mélanges. En 1990, 360 000 HA étaient cultivés en mélange et l'oïdium était bien maîtrisé. En 1991, seulement 190 000 ha furent semés en mélange avec pour conséquence une augmentation de l'utilisation de fongicides. Sept années d'utilisation de mélanges variétaux sur de grandes surfaces en RDA prouvent l'intérêt de diversifier les gènes de résistance à l'échelle de la parcelle : le gène de résistance M1-a13 est demeuré efficace en mélange alors que sa chute a été rapide en culture pure (au bout de trois ans) dans d'autres pays. Cette pratique permet également d'associer des allèles ou des gènes très liés.

Conclusion

La sélection de nouvelles virulences suite à l'introduction de gènes de résistance a conduit à juger inefficaces les gènes de résistance spécifique, or il semble que ce ne sont pas les gènes qui sont inefficaces mais la gestion qui en est faite. Il est suggéré d'associer résistance générale et résistance spécifique dans un même génotype et de diversifier les résistances spécifiques. Dans une population hétérogène, la résistance spécifique filtre l'inoculum compatible et la résistance générale protège la plante. La résistance spécifique peut être renforcée par prémunition. Les sélectionneurs ont souvent négligé la résistance générale car elle est le plus souvent polygénique.

Références

- ANDRIVON D., DE VALLAVIEILLE-POPE C., 1993. Racial diversity and complexity in regional populations of *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* in France over a five-year period. *Plant Pathol* 42: 443-464.
- LANINOU C., DE VALLAVIEILLE-POPE C., BIASS C., GOYEAU H., 1993. The efficacy of mixtures of susceptible and resistant host to two wheat rusts of different lesion size: controlled condition experiments and computerized simulations. *Journal of Phytopathology* (sous presse).

- LANNOU C., de VALLAVIEILLE-POPE C., GOYEAU H., 1993. Analysis of the effect of lesion growth on host mixture efficacy in disease control through computer-simulated epidemics. *Plant Pathology* (sous presse).
- SACHE I., de VALLAVIEILLE-POPE C., 1993. Comparison of the wheat brown and yellow rusts for monocyclic sporulation and infection processes, and their polycyclic consequences *J. Phytopathol.* 138: 55-65.
- de VALLAVIEILLE-POPE C., PICARD-FORMERY H., RADULOVIC S., JOHNSON R., 1990. Specific resistance factors to yellow rust in seedlings of some French wheat varieties and races of *Puccinia striiformis* Westend. in France. *Agronomie* 10: 103-113.
- de VALLAVIEILLE-POPE C., GOYEAU H., LANNOU C., MILLE B., 1991. Pour lutter contre les maladies foliaires, la culture de variétés de céréales en mélange. *Phytoma* 424 : 28-36.
- WOLFE M.S., 1985. The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Ann. Rev. Phytopathol.* 23: 251-273.
- WOLFE M.S., BRÄNDLE U., KOLLER B., LIMPET E., McDERMOTT J.M., MÜLLER K. & SCHAFFNER D., 1992. *Barley mildew in Europe: population biology and host resistance.*