Année 1987

Thèse n°27

## THESE

pour obtenir le

## DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE BORDEAUX II MENTION ŒNOLOGIE-AMPELOLOGIE

présentée et soutenue publiquement le :

29 Avril 1987

par

#### Cécile RONZON

(épse TRAN MANH SUNG)

née le : 02 - 05 - 60 à Bourgoin - Jallieu (38)

MODELISATION DU COMPORTEMENT EPIDEMIQUE DU MILDIOU DE LA VIGNE : ETUDE DU ROLE DE LA PHASE SEXUEE DE *Plasmopara viticola*.

#### Membres du jury:

MM P.RIBEREAU-GAYON, Professeur à l'Université de Bordeaux II - Président

S. STRIZYK, Ingénieur conseil Etudes de Systèmes Biologiques.

M. CLERJEAU, Directeur de Recherches I.N.R.A., Centre de Bordeaux.

G. SEGUIN, Professeur à l'Université de Bordeaux II.

D. BOUHOT, Directeur de Recherches I.N.R.A., Centre de Dijon.

R. BESSIS, Professeur à l'Université de Dijon.

#### REMERCIEMENTS

Cette thèse a été effectuée dans le cadre d'une mission A.C.T.A. "Etude des Systèmes et Modèlisation", financée par le Ministère de la Recherche.

Après 4 ans passés dans le laboratoire de Pathologie Végétale du Centre de Recherches INRA de Bordeaux, il m'est difficile de remercier seulement quelques personnes.

Je tiens tout d'abord à exprimer ma profonde gratitude envers tous ceux qui ont directement collaboré à ce travail de thèse :

- M. J. DUNEZ qui m'a aimablement accueillie à la station en 1983;
- M. J. BULIT qui a permis la concrétisation des accords entre l'ACTA et l'INRA;
- M. S. STRIZYK, co-directeur de thèse, qui par sa vision originale et passionnante de la biologie m'a fait préssentir une nouvelle approche des phénomènes et sans lequel ce travail n'aurait pu être réalisé;
- M. M. CLERJEAU, co-directeur de thèse, qui m'a accueillie dans son laboratoire, et m'a prodigué, grâce à son esprit de synthèse, de précieux conseils, particulièrement lors de la rédaction de ce mémoire;
- M. P. RIBEREAU-GAYON qui me fait l'honneur de présider ce jury ;
- MM. D. BOUHOT, G. SEGUIN, R. BESSIS qui ont accepté de consacrer une partie de leur temps pour juger ce mémoire;
- M. B. De La ROCQUE qui, avec une amabilité et une disponibilité remarquable a toujours accepté le dialogue et m'a transmis de nombreux documents ;
- MM. MAGNIEN, CLOQUEMIN, BLANCART, BOUREAU qui m'ont renvoyé très régulièrement les échantillons que je leur avais confiés.

Je tiens également à assurer de ma sympathie et de mon amitié toutes les personnes qui ont animé la station, pendant mon stage, par leurs rires...ou quelquefois leurs colères. Elles ont, elles-aussi, grandement participé par leur soutien moral et technique à la réalisation de ce travail.

Je pense plus particulièrement à :

- Bernadette DUBOS pour sa compréhension, son aide permanente, le réconfort et les encouragements qu'elle a su m'apporter ;

- Marie-Christine MEDALIN, Catherine LAVAL, Hélène REMAUD, Josette CABANEL pour leur compétence, leur gentillesse et leur dynamisme;
- Eugenie ALLADAYE et Hassan IRHIR pour leur soutien quotidien et leur amitié partagée ;
- Jean SIMONE pour ses qualités humaines exceptionnelles ;
- Georges FROIDEFOND pour sa disponibilité et ses facultés à résoudre tous les problèmes techniques ;
- Georges et Germaine RAISE pour la maintenance et l'entretien du matériel ;
- J. Pierre MORZIERES, J. Georges NOURRISSEAU, Alain BAUDRY, Fabienne DEL'HOMME pour leur accueil enthousiaste dans leurs locaux pendant la rédaction de ce mémoire.



Enfin, je dédie cet ouvrage à mon mari et complice de tous les instants, DIDIER.



## **SOMMAIRE**

INTRO		NOITOU	1
CHAF	<b>P[]</b> [	rei: bibliographie	
	le mildiou de la vigne : biologie et Epidemiologie		
1	1.	Conservation hivernale du parasite : phase sexuée	4
		<ul><li>1.1. Conditions de formation des oospores</li><li>1.2. Conditions de conservation des oospores</li><li>1.3. Conditions de germination des oospores</li></ul>	5 5 7
2	2.	Multiplication du parasite : phase asexuée	7
		<ul><li>2.1. Contamination</li><li>2.2. Incubation</li><li>2.3. Sporulation</li><li>2.4. Dissémination des spores</li></ul>	8 9 10 10
3	3.	Facteurs favorables au développement des épidémies de <i>P. viticola</i>	11
4	4.	Etablissements des avertissements agricoles	12
	Conceptions de la modelisation		14
	1.	Introduction	14
		<ul><li>1.1. Définition d'un système</li><li>1.2. Construction d'un système</li><li>1.3. Définition d'un modèle</li></ul>	14 15 16

	2.	Etude d'un système	17
		<ul><li>2.1. Le regard analytique</li><li>2.2. Le regard conceptuel</li></ul>	17 17
	3.	Exemples de modèles existants en phytopathologie	18
		<ul><li>3.1. Modèles descriptifs</li><li>2.2. Modèles explicatifs</li></ul>	18 21
000°		LES MODELES DE COMPORTEMENT EPIDEMIQUE	
4	1.	Conception du système d'Etat Potentiel d'Infection (E.P.I.)	25
		<ul><li>1.1. Concept de Population Pathogène</li><li>1.2. Concept d'Energie Physiologique du Parasite</li><li>1.3. Concept de Réceptivité de la plante</li><li>1.4. Concept d'Etat Potentiel d'infection</li></ul>	26 26 27 27
	2.	Le modèle d'E.P.I. Botrytis	28
	3.	Le modèle d'Etat Potentiel d'Infection de P. viticola.	28
		<ul><li>3.1. Concepts et Propriétés du système</li><li>3.2. Formulation du modèle</li><li>3.3. Signification de la valeur de l'E.P.I.</li></ul>	29 30 33
CH/		tre II : materiels et methodes	
].	M	ateriels	35
	1.	Matériel végétal	35
		<ul><li>1.1. Vignobles expérimentaux</li><li>1.2. Plantes bouturées produites en serre</li><li>1.3. Plantes issues de semis</li></ul>	35 35 36

	2.	Matériel Cryptogamique	37
		2.1. Les oospores 2.2. Populations	37 37
	3.	Matériel Informatique	37
	4.	Matériel Bioclimatique	38
00.	T	echniques experimentales	39
	1.	Techniques de contamination par sporocystes	39
	2.	Techniques de production, de maturation et de germination des oospores	39
	3.	Techniques de contamination par macrosporocystes	40
		<ul><li>3.1. Sur disques de feuille de Vigne</li><li>3.2. Sur jeunes semis en plein champ</li></ul>	40 40
	4.	Techniques cytologiques d'observation des oospores in situ.	41
		<ul> <li>4.1. Décoloration des tissus foliaires</li> <li>4.2. Coloration au carmino-vert</li> <li>4.3. Observations des oospores en microscopie électronique à transmission</li> </ul>	41 41
	5.	Détermination de 1 <sup>er</sup> stade de sensibilité de la Vigne	42
		<ul><li>5.1. Cépages</li><li>5.2. Méthode</li></ul>	42
	6.	Test de sensibilité des oospores aux fongicides	43
		6.1. Effet d'inhibition sur la formation des oospores 6.2. Effet d'inhibition sur la germination des oospores	43 44

## CHAPITRE III: RESULTATS

<b>S</b> []	MULATIONS DES RISQUES MILDIOU	46
1.	Amélioration du modèle EPI Mildiou	46
	<ul><li>1.1. Evolution du modèle de 1981 à 1983</li><li>1.2. Mise à l'épreuve de la version 1983</li><li>1.3. Modifications apportées à la version 1983</li><li>1.4. Simulations des risques avec la version 1983 corrigée</li></ul>	46 48 49 51
2.	Expérimentations au vignoble	53
3.	Conclusion	57
	tude de l'influence des conditions I milieu sur la maturation et la Ynamique de germination des Ospores	59
1.	Mise au point de techniques de contrôle de la phase sexuée	59
	<ul><li>1.1. Technique de Production des Oospores</li><li>1.2. Technique de Maturation des Oospores</li><li>1.3. Techniques d'Isolement et de Germination des Oospores</li></ul>	59 61 62
2.	Etude dynamique de la germination en fonction des conditions climatiques lors de la maturation	63
	<ul><li>2.1. Maturation en conditions contrôlées</li><li>2.2. Maturation en conditions naturelles</li><li>2.3. Piégeage des premières contaminations primaires in natura</li></ul>	63 68 73

	3.	primaires	75
		3.1. Influence de la température	75
		<ul><li>3.2. Détermination du stade de sensibilité précoce de la Vigne aux contaminations primaires</li><li>3.3. "Qualité" de l'inoculum primaire</li><li>3.4. Conclusion</li></ul>	78 79 82
	4.	Etude morphologique des oospores	82
		<ul> <li>4.1. Observations des oospores in situ en microscopie photonique</li> <li>4.2. Observations des oospores isolées</li> <li>4.3. Observations des oospores en microscopie électronique</li> </ul>	84 84
		à transmission	86
	5.	Discussion	87
]]]]。		ddelisation de l'optimum de Aturation des oospores : previsions	
		E CONTAMINATIONS PRIMAIRES	91
	1.	Bases d'élaboration du modèle "Prévision de l'Optimum de Maturation" (POM)	91
		1.1. Approximation de l'optimum de maturation	91
		<ul><li>1.2. Estimation de coefficient de pondération</li><li>1.3. Calcul des indices de compensation</li></ul>	92 93
		1.4. Résultats des simulations	95
	2.	Prévision des Contaminations Primaires (PCOP)	97
		2.1. Bases biologiques du raisonnement	97
		2.2. Résultats expérimentaux	99
	3.	Conclusion	99

IV.	FONGICIDES SUR LA FORMATION ET L'EVOLUTION DES OOSPORES		
	1.	Influence sur l'oogénèse	101
	2.	Influence sur la maturation des oospores	102
		<ul><li>2.1. Oospores obtenues en conditions contrôlées</li><li>2.2. Oospores naturelles</li></ul>	102 103
	3.	Conclusion	103
CON	jC[	Lusion Generale	105
REF		rences bibliographiques	112
RESUME			

"Le moment viendra où la construction des modèles deviendra sinon une science, du moins un art."

R. THOM

INTRODUCTION

Plasmopara viticola (BERK. et CURT.) BERL. et DE TONI, agent responsable du mildiou de la vigne a été introduit des U.S.A en Europe vers 1878 avec l'importation de cépages utilisables comme porte-greffes lors de la reconstitution du vignoble français, nécessitée par les conséquences désastreuses de la crise phylloxérique. Depuis, il est resté au centre des préoccupations des milieux viticoles par l'ampleur des dégâts qu'il provoque lors des années de fortes épidémies.

L'importance économique des dégâts de mildiou est sensible l'année même de l'attaque, surtout lorsque les grappes sont atteintes précocement et détruites. Elle se traduit alors par une perte de la récolte. La qualité de la vendange n'est altérée que dans les cas de très fortes épidémies. Mais, le mildiou a également des répercussions pendant les deux années qui suivent l'attaque en diminuant successivement les réserves nutritives des sarments et l'induction florale (RIVES et LAFON, 1972).

Il est donc très important d'assurer une lutte efficace contre ce parasite.

Des progrès constants ont été réalisés dans le domaine de la lutte chimique depuis la découverte de la Bouillie Bordelaise en 1885 par MILLARDET. Ce fongicide de surface à action préventive a permis la sauvegarde du vignoble français de *Vitis vinifera* de 1885 jusqu'aux années 1950.

Depuis la deuxième guerre mondiale, il a été remplacé progressivement par des produits organiques de synthèse (dithiocarbamates, phtalimides...) ayant le même type de propriétés (persistance d'action faible, lessivage par les pluies, action préventive).

L'arrivée sur le marché, à la fin des années 1970, de nouveaux fongicides anti-mildiou pénétrants et systémiques (éthylphosphites métalliques, phenylamides) a révolutionné la lutte chimique car ils ont un effet curatif, ne sont pas lessivés par les pluies et peuvent protéger les organes néoformés.

Cependant, le problème d'une utilisation mieux raisonnée de ces fongicides reste posé. En supposant la prophylaxie de base réalisée, il existe différentes approches de la protection, qui se distinguent par le rythme des applications en accord souvent avec la nature des produits retenus.

Le raisonnement dont procède chaque stratégie est en général dicté par les contraintes propres à l'exploitation viticole auxquelles s'ajoutent la qualité de la formation du viticulteur et la recherche d'une totale sécurité.

Dans la plupart des cas, les viticulteurs utilisent la méthode dite d'assurance qui repose sur l'application systématique de traitements anti-mildiou à des intervalles de temps variables depuis l'apparition des premières taches jusqu'à la vendange. Cette méthode doit assurer une couverture fongicide permanente et sans faille. Elle ne tient pas compte de la biologie du parasite, ni de l'épidémiologie de la maladie, pas plus que des périodes de réceptivité de la vigne. L'intervalle de temps entre 2 traitements est déterminé par la persistance d'action propre du fongicide (tous les 7 jours pour les fongicides classiques et tous les 14 jours pour les fongicides systémiques), modulé par la vitesse de croissance de la vigne et le lessivage des pluies.

Si l'utilisation des produits systémiques permet une économie notable du nombre de traitements (FABRE, 1980), l'apparition de souches résistantes à la famille des phenylamides depuis 1981 a contraint les viticulteurs à limiter l'utilisation de cette famille de produits. Les fongicides à base de phoséthyl-Al ne sont cependant pas concernés.

Dans la mesure où les traitements d'assurance tant avec des fongicides classiques que systémiques aboutissent souvent à l'application inutile de fongicides, ils alourdissent les charges d'exploitation et peuvent avoir des effets écologiques indésirables.

Une deuxième catégorie de viticulteurs adopte une stratégie plus raisonnée et cherchent à obtenir une protection plus efficace de leur vignoble tout en minimisant le nombre de traitements, donc le coût de la production. Ils s'appuient alors sur les conseils des "Avertissements Agricoles" établis par le Service de la Protection des Végétaux de la région concernée. Ceux-ci prennent en compte la biologie du parasite, les périodes de réceptivité de la Vigne ainsi que les conditions climatiques favorables au développement du champignon.

Cette stratégie conduit néanmoins elle-aussi, certaines années, à l'application inopportune et/ou inutile de fongicides.

A l'heure actuelle, une solution proposée pour améliorer la gestion des traitements est le modèle d'Etat Potentiel d'Infection de *P.viticola* élaboré par S. STRIZYK, qui permet d'évaluer le niveau des risques de mildiou à chaque instant de la phase végétative de la vigne. Ce modèle expérimental met en évidence le rôle primordial de la phase sexuée du parasite sur la gravité des épidémies.

Ceci nous a conduit à étudier plus particulièrement le développement de cette phase sexuée ainsi que ses répercussions sur l'épidémiologie de *P.viticola* avec un triple objectif : conforter les bases biologiques du modèle E.P.I., l'améliorer et enfin le compléter par la prévision des dates et de la gravité des contaminations primaires.

CHAPITRE I : BIBLIOGRAPHIE

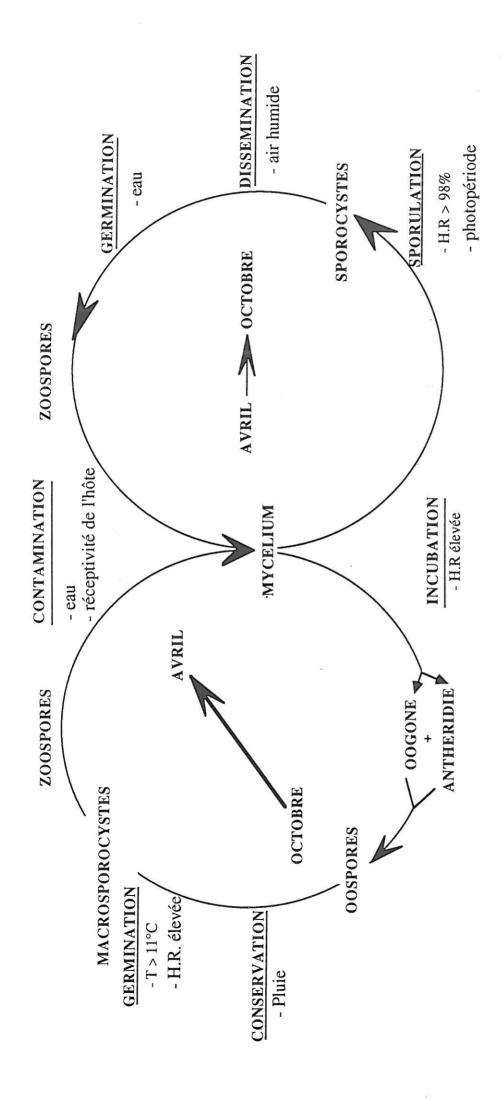


Figure 1: Cycle Epidemiologique De Plasmopara Viticola

# I. LE MILDIOU DE LA VIGNE : BIOLOGIE ET EPIDEMIOLOGIE

Plasmopara viticola, champignon responsable du mildiou de la vigne, est un Phycomycètes oomycètes appartenant à l'ordre des Péronosporales et à la famille des Péronosporacées.

C'est un biotrophe obligatoire, inféodé à la vigne. Il se multiplie sur son hôte, par voie asexuée en réalisant plusieurs cycles dont le nombre dépend des conditions climatiques, d'Avril à Octobre, et traverse l'hiver à l'état de repos, sous forme d'oospores (organes sexués) dans les tissus des feuilles mortes (Fig 1).

#### Symptômes. Importance des dégâts.

P. viticola s'attaque à tous les organes herbacés mais il n'atteint ni les parties souterraines ni les organes aoûtés. Les degâts sont d'autant plus importants que l'attaque est précoce. Ils sont particulièrement dommageables sur les feuilles et sur les grappes.

Les feuilles sont attaquées préférentiellement pendant leur croissance puis lorsqu'elles sont à un stade avancé de maturité à la fin de l'été et à l'automne. La première manifestation visible de la pénétration du parasite à l'intérieur des tissus foliaires se traduit par la présence sur le limbe, d'une ou de plusieurs taches jaunâtres et translucides, aux bords estompés, appelées "taches d'huile".

Sur les feuilles âgées, en automne, les taches sont arrêtées par les nervures. Elles restent petites et présentent des contours polygonaux, dessinant une mosaïque (mildiou en points de tapisserie). Par temps humide, ces taches se couvrent à la face inférieure du limbe, d'un feutrage conidifère blanc duveteux. Si le temps est très humide, les conidiophores peuvent apparaître directement sur les tissus foliaires non décolorés, sans lésion sous-jacente apparente. Les grains sont attaqués depuis leur formation jusqu'à la véraison. La fin de la floraison est un stade particulièrement vulnérable. Les conidiophores forment sur les inflorescences et les grains contaminés un abondant duvet blanchâtre (faciès "rot gris").

A l'approche de la véraison, les grains contaminés par le mycélium provenant du pédoncule, réagissent par un brunissement des tissus (faciès "rot brun").

Les rameaux ne sont atteints qu'au début de leur croissance, ou seulement à leur extrémité lorsqu'ils sont plus développés. Les pousses contaminées brunissent et prennent la couleur et l'aspect d'un végétal ébouillanté.

Très souvent, elles se recourbent en forme de crosse ou de S, les nœuds sont plus sensibles que les merithalles. Les vrilles et les pétioles des feuilles présentent les mêmes altérations que les rameaux.

# 1. CONSERVATION HIVERNALE DU PARASITE: PHASE SEXUEE

La forme habituelle de conservation de *P.viticola*, sous nos climats, est l'oospore appelée couramment œuf d'hiver.

Lorsque les conditions deviennent inappropriées à la reproduction asexuée du pathogène (humidité insuffisante, températures basses, feuilles âgées...), les extrémités du mycélium présent dans les tissus foliaires, se renflent et se différencient en oogone et en anthéridie qui, par fusion (gamétangie) donne un zygote appelé oospore (BOSC, 1946). Le facteur induisant la formation des gamètes est inconnu. Chez d'autres espèces de Phycomycètes (*Dictyuchus monosporus*, *Sapromyces reinschii*, *Achlya ambisexualis*), il serait de nature hormonale (CHADEFAUD, 1944).

Si plusieurs auteurs ont démontré l'hétérothallisme de nombreuses espèces de Péronosporales comme *Phytophthora palmivora* (ASHBY, 1922), *Peronospora parasitica* (De BRUYN, 1937), *Bremia lactucae* (MICHELMORE et INGRAM, 1980), aucun travail ne permet actuellement d'affirmer que *P.viticola* soit homothallique ou hétérothallique. L'obtention d'oospores à partir de clones homocaryotiques au cours d'un travail réalisé en relation avec H.IRHIR semble cependant conforter l'hypothèse de l'homothallisme (RONZON et al. 1984).

L'oospore est une masse globuleuse de couleur jaunâtre, transparente, lisse. Elle est composée de deux enveloppes : une endospore interne, épaisse et presque hyaline recouverte par une exospore mince et brun foncé, entourée elle-même par la paroi frippée de l'oogone (FOEX et VIALA, 1884).

D'après les travaux éffectués par BOSC (1946, 1947), le stade diploïde de *P.viticola* serait éphémère dans l'oospore. La méiose interviendrait lors des premiers stades de division de l'oeuf. Le reste du cycle caryologique, notamment la phase asexuée, serait haploïde.

Exceptés EMERSEN et WILSON (in DICK et WIN-TIN, 1973) qui ont critiqué les conclusions de BOSC, aucun travail n'a permis de conforter ou de contester les résultats de cet auteur.

Notons cependant que plusieurs recherches ont démontré la diploïdie de la phase végétative d'autres espèces de Péronosporales (TROW, 1895; SANSOME, 1961 et 1965; BOCCAS, 1971; SANSOME et BRASIER, 1973; MAIA et al., 1976). La méiose se déroule dans les gamétocystes avant la formation de l'oogone.

Il serait curieux que P.viticola fasse exception.

## 1.1. Conditions de formation des oospores

Les oospores peuvent se former en juin in vitro (BOUBALS, 1958), mais dans la nature, d'après BRANAS (1974), "leur formation est possible dès l'arrêt de croissance, avant la véraison alors que les pressions osmotiques sont élevées et la respiration affaiblie. Mais, elle ne se produit le plus souvent qu'après la vendange, à la suite de la contamination des feuilles par les pluies d'automne; c'est l'état physiologique de la matrice qui la déclenche ".

ARENS (1929), pensait que les oeufs pouvaient se former dès les premières invasions, en relation avec un arrêt de la croissance du mycélium.

Plus généralement, les oospores se forment dans les feuilles à l'automne, au niveau des "points de tapisserie " des taches en mosaïque. Leur répartition dans la feuille est très inégale mais leur nombre apparait plus important à la jonction des nervures. PRILLIEUX (1881) en signala plus de 200 / mm² de feuille. ROUSSEL (1971) mentionne en avoir trouvées dans les jeunes rameaux et VIALA (1889) dans des baies atteintes l'année précédente. La date de la formation des oospores est en fait variable et dépend essentiellement des conditions climatiques de l'automne.

La température ne semblerait jouer aucun rôle particulier (ROUSSEL, 1971; SELIN et ROSSIGNOL, 1973), bien que, selon VIALA (1889) " les oeufs soient plus nombreux dans les feuilles mildiousées sous les climats froids (Nouvelle Angleterre) que sous les climats plus chauds (Texas) ". Par contre, la pluie apparait indispensable (SAREJANNI, 1953; ROUSSEL, 1971).

En fait, l'époque et les conditions de formation des oospores ne sont pas parfaitement connues et donnent lieu à des observations parfois contradictoires. Cependant, quel que soit le nombre d'oeufs présents dès le début de l'hiver, il ne permet pas d'en déduire, à l'avance, la gravité et la précocité des invasions au printemps suivant. Ce sont avant tout les conditions de conservation en hiver et d'évolution au printemps qui vont permettre ou non au mildiou d'évoluer.

## 1.2. Conditions de conservation des oospores

De nombreux auteurs distinguent la phase de conservation assimilée souvent à une phase de dormance, et la phase de maturation pendant laquelle les oospores mûrissent puis germent. Cependant, aucune étude ne permet, actuellement, d'affirmer que les oospores passent par une période de dormance avant de débuter leur maturation.

Comme dans le cas de la phase de formation, la température ne semble pas influencer beaucoup la conservation des oospores (ROUSSEL et BOUARD, 1971; SELIN et ROSSIGNOL, 1973). D'après GAÜMANN (1950), elles peuvent résister à -26°C pendant 5 jours. CAPUS, au cours de ces longues et patientes observations a démontré, dès le début du siècle, le rôle essentiel de

la pluie. En 1915, il énonçait 4 règles :

- " Pluies abondantes en hiver et au printemps : invasion précoce et grave.
- Pluies abondantes en hiver et faibles au printemps : invasion moyenne.
- Pluies faibles en hiver et abondantes au printemps : invasion peu grave.
- Pluies faibles en hiver et au printemps : invasion nulle ".

ROUSSEL (1954) confirme les observations de CAPUS et conclut que le facteur principal de l'évolution du mildiou est la pluviosité.

Il en tire 3 conséquences:

- " Les pluies d'hiver conservent la faculté germinative des oeufs et conditionnent par conséquent la gravité des invasions.
- Les pluies de début de printemps assurent la maturation des oeufs. Cependant, si une sécheresse survient, elle peut provoquer une évolution anormale des oospores.
- Les pluies du mois de mai sont les pluies des contaminations, elles entraînent le déclenchement des invasions ".

Pour ROUSSEL et BOUARD (1971), si les pluies d'hiver sont nécessaires à la conservation des oospores, seules celles du printemps (mars - avril) sont indispensables à leur maturation et décident de la gravité des invasions de mildiou. Toutefois, si l'hiver est particulièrement humide, la maturité peut être facilitée ou avancée. Par contre, un temps sec et froid pendant la maturation peut, suivant sa durée, arrêter momentanément l'évolution ou détruire totalement la faculté germinative des oospores. Pour MÜLLER et SLEUMER (1934), DARPOUX (1943), ZACHOS (1959), le froid semble au contraire réduire la période de dormance et l'absence de pluie pendant la conservation en hiver inhibe la germination des oospores.

WEBER (1978) a essayé d'étudier l'influence de l'eau pendant la phase hivernale et durant le printemps sur la germination des oeufs. Il en conclut que " tout se passe comme si la faculté et l'énergie germinative des oeufs d'hiver étaient "programmées" longtemps à l'avance et que les conditions climatiques de l'hiver et même du printemps ne faisaient que décaler ou modifier dans une faible proportion ces phénomènes ".

D'une manière générale, on peut dire comme POPULER (1981), que les oospores germent plus tôt, en plus grand nombre et plus rapidement si elles ont été soumises à des pluies fréquentes et des températures douces pendant l'hiver et le printemps.

### 1.3. Conditions de germination des oospores

La viabilité des oospores de *P.viticola* est généralement limitée au printemps qui suit leur formation. Cependant, si elles sont protégées de la sécheresse pendant l'été, elles peuvent encore germer après un deuxième hiver. (MÜLLER et SLEUMER, 1934; ZACHOS, 1959; TSVETANOS, 1976). Ce résultat est confirmé par JOLY, BESSON et VILA (1982) qui ont obtenu des germinations à partir d'oospores ayant subi jusqu'à 3 hivers consécutifs.

Les oospores des autres Péronosporales sont généralement viables pendant plusieurs années. Par exemple, chez *Peronospora destructor*, la longévité peut être de 25 ans (McKAY, 1957).

L'époque de germination des oospores varie en fonction du climat et par conséquent diffère avec les lieux géographiques. Ainsi, elle se situe de Décembre à Mars en Grèce, de Février à Avril en France et d'Avril à Juin en Allemagne. Ce décalage est directement lié aux conditions requises pour la germination :

- température supérieure à 11°C
- humidité saturante.

La vitesse de germination augmente avec la température, jusqu'à un optimum de 20 - 22°C. Elle varie ausi en fonction de l'âge des oospores (GALET, 1977).

Toutes les conditions étant réunies, les oospores de *P.viticola* germent en émettant un filament sinueux, de longueur variable jusqu'à 120 μm, terminé par un sporocyste piriforme de grande dimension (L = 40 μm) appelé macrosporocyste (ou macrosporange). Ce dernier, en germant dans l'eau, libère de nombreuses zoospores biflagellées (8 à 40) plus petites que celles des sporocystes asexués, qui sont projetées sur les feuilles de vigne proches du sol par les éclaboussures d'eau de pluie. (GREGORY, 1912; RAVAZ et VERGE, 1913; ARNAUD, 1931). Ces zoospores, après encystement puis émission d'un tube germinatif, assurent les premières contaminations et l'installation des foyers primaires au printemps. Les repiquages sont assurés par les cycles successifs de la phase asexuée.

## 2. MULTIPLICATION DU PARASITE : PHASE ASEXUEE

Les contaminations primaires permettent la constitution du potentiel d'inoculum initial qui, si les conditions climatiques le permettent, va croître progressivement au cours des cycles successifs pendant la période végétative de la vigne. Ainsi, le mildiou appartient au groupe des maladies à intérêts composés défini par VAN DER PLANK (1963).

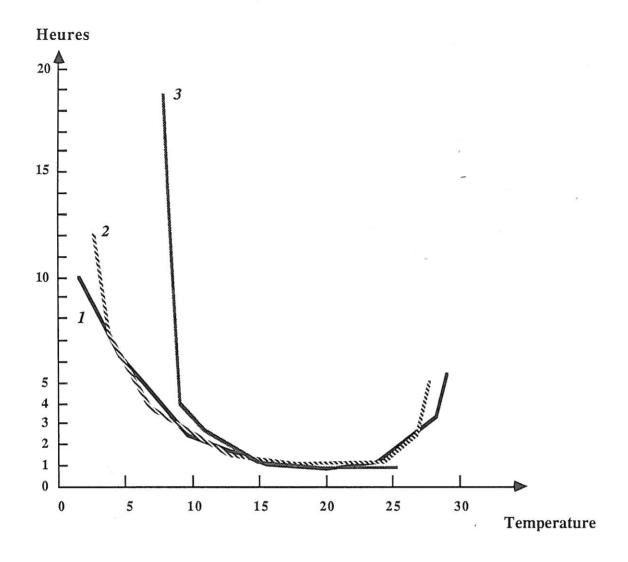


Figure 2: Influence de la température sur la vitesse de germination des sporanges : (1) courbe établie par STELLWAAG, (2) courbe établie d'après les données de MÜLLER, SLEUMER et MAIER, (3) courbe établie par RAVAZ (in BOUBALS).

#### 2.1. Contamination

Le processus de contamination qui se déroule toujours dans l'eau comporte généralement 3 phases : la germination des sporocystes (ou des macrosporocystes), puis celles des zoospores et enfin, la pénétration dans l'hôte.Les travaux de MEYER et SAPIN (1979) montrent que la contamination des feuilles à la température de 20°C est impossible si l'humidité de l'air est inférieur à 75% et très grave si la durée d'humectation excède 3 heures.

BLAESER et WELTZIEN (1979) ont établi une relation entre la température et la durée minimum d'humectation nécessaire à l'infection. Elle se traduit par une hyperbole pour une gamme de température allant de 6 à 25°C. (optimum : 18 - 20°C).

La période minimum d'humectation de la feuille pour que l'infection s'établisse est de 70mn à 22°C. (RAVAZ, 1914; BALDACCI, 1944).

#### 2.1.1. Germination des sporocystes (libération des zoospores)

La germination des sporocystes dépend de leur âge, (les plus jeunes germant le plus facilement), ainsi que de la présence d'eau, de la température et de l'éclairement. Les sporocystes libèrent leurs zoospores biflagellées dans l'eau exclusivement. RAVAZ (1914), MÜLLER et SLEUMER (1934), MAIER (1941), STELLWAAG (1954) ont établi la courbe de germination des sporocystes en fonction de la température (Fig. 2).

Le phénomène se déroule entre 3°C et 30°C avec un optimum de 22 - 25°C. La germination demande 10 heures aux températures extrèmes et 40 à 60 mn à l'optimum.

D'après GAÜMANN (1950) et STELLWAAG (1954), dans l'air humide à 30°C, les sporocystes peuvent émettre directement un tube germinatif.

Le pH du milieu n'a aucune influence sur la germination des sporocystes (NYSTERAKIS, 1943; BRANAS, BERNON et BELLET, 1942; GAÜMANN, 1950).

#### 2.1.2. Germination des zoospores

Dès leur sortie du sporocyste, les zoospores nagent dans l'eau en tourbillonnant vivement quelques minutes. Au bout de 20 à 30 mn, elles s'immobilisent, perdent leurs flagelles, s'arrondissent et s'entourent d'une paroi.Lorsque les conditions sont favorables, (persistance d'eau notamment), un tube germinatif fléxueux est émis 12mn après. D'après ARENS (1929), la durée de vie des zoospores est plus longue aux basses températures (20 à 28 h à 6 - 7°C contre 15 à 60 mn à 32°C).

#### 2.1.3. Pénétration dans l'hôte

La pénétration du tube germinatif a lieu presque exclusivement par les stomates. Toutefois, exceptionnellement, d'autres voies de pénétration ont été signalées: les stigmates des fleurs (BOUBALS, 1958), les blessures (GAÜMANN, 1950), les galles phylloxériques (BRANAS, 1974). Il semble qu'il y ait un tropisme des zoospores vers les stomates pendant la phase de mobilité, due à 2 stimuli, l'un de nature chimique et l'autre physique (ROYLE et THOMAS, 1973). Tous les stomates ne sont pas attractifs (RAVAZ, 1914; PANTANELLI, 1921; LI, 1985). LI montre que le pourcentage de stomates infectés et le nombre moyen de zoospores / stomate sont plus élevés chez les espèces sensibles que chez les espèces résistantes.

On attribue ce chimiotactisme à des composés solubles et volatils de l'azote, du phosphore, des amino-acides et d'oxygène (PANTANELLI, 1921; LANGCAKE, 1980).

L'attractivité des stomates est un peu plus élevée à l'obscurité mais la différence d'infection n'est pas significative (ROYLE et THOMAS, 1973). La pénétration dépend essentiellement de l'humidité et de la réceptivité de l'hôte.

La sensibilité des feuilles de Vigne en croissance augmente avec leur dimension, corrélativement avec le développement des stomates, jusqu'à ce que la surface des feuilles atteigne 20 - 25 cm², puis elle diminue (MÜLLER et SLEUMER, 1934; CAPUS, 1942). Selon SCHAD (1936) et CAPUS (1942), la sensibilité minimale est atteinte lorsque la croissance des feuilles est achevée. Elle redevient élevée après la lignification des sarments. La présence de pluie quelques jours avant l'infection tend à augmenter la réceptivité de la vigne à *P.viticola* (SCHAD, 1936; CAPUS, 1942; DARPOUX, 1943) probablement en favorisant l'ouverture des stomates. C'est ce que confirment ROYLE et THOMAS (1971).

#### 2.2. Incubation

L'incubation représente la période qui s'écoule entre la pénétration du parasite et l'apparition des premiers symptômes ("taches d'huile" sur les feuilles). Ceux-ci précèdent l'apparition des taches sporifères à la face inférieure du limbe.

Après cette pénétration stomatique, le tube germinatif s'épaissit et envahit les espaces intercellulaires à l'état de mycélium. Ce dernier émet des haustoria à l'intérieur des cellules pour puiser les réserves indispensables au développement du champignon.

La durée d'incubation a fait l'objet de nombreuses recherches car sa connaissance est indispensable à la détermination des dates de traitements. Cette durée varie en fonction de la température et de l'humidité relative de l'air.

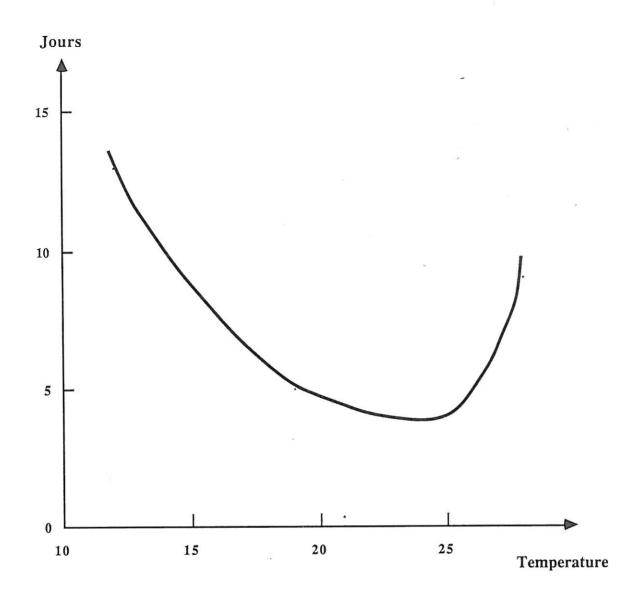


Figure 3: Action de la température sur la durée des périodes d'incubation et stérile du *Plasmopara viticola* lors de l'infection de feuilles de *V. vinifera* (BOUBALS, 1959).

La durée de la période d'incubation diminue lorsque la température augmente (optimum : 25°), (Fig. 3) (MÜLLER et SLEUMER, 1934; BOUBALS, 1959), et lorsque l'humidité relative augmente (MÜLLER et SLEUMER, 1934). Selon les auteurs et les conditions locales d'observations, la durée d'incubation varie de 5 à 18 jours avec une plus grande fréquence de 7 à 10 jours.

### 2.3. Sporulation

C'est l'extériorisation du parasite à la surface des organes parasités de l'hôte. Elle fait suite à la période de latence que constitue l'intervalle de temps séparant la pénétration de la fructification (VAN DER PLANK, 1963). Elle a lieu par l'ostiole des stomates sous la forme de sporocystophores (ou conidiophores) porteurs de sporocystes et issus du mycélium interne. WESTON (1923, 1924) et YARWOOD (1937) furent les premiers a démontrer que les mildious sporulent à l'obscurité en conditions d'humidité saturante, et exigent pour cela une photopériode. Des études plus précises indiquent qu'un minimum de 4 heures d'obscurité suffit à la formation des sporocystophores (BLAESER et WELTZIEN, 1978).

La sporulation s'éffectue à l'air humide (>98%) en une nuit et varie aussi selon la température (10 h à 25°C, 20 h à 13°C) dont l'optimum est de 18 h à 20°C (ISTVANFFI et PALINKAS, 1913).

#### 2.4. Dissémination des spores

Les sporocystes se détachent des conidiophores grâce à la dissolution dans l'eau de la cloison de callose qui les sépare. La libération des conidies n'a lieu que dans l'air humide.

Lors de ses études sur la sporée aérienne de *P.viticola* dans les vignobles suisses, CORBAZ (1972) a enregistré des captures de conidies au nombre de 800 à 2400 par m<sup>3</sup> d'air avec un optimum en fin d'après-midi (vers 18 h).

La survie des spores est favorisée par des températures basses (entre 10 et 15°C) et est rapidement altérée par des températures supérieures à 20°C qui entraînent une diminution de l'humidité de l'air. Ainsi, d'après CORBAZ (1972), la vitalité des sporanges séparés du conidiophore n'est que de 5 jours maximum dans l'air sec.

Le transport des sporocystes est assuré par le vent, ce qui favorise une extension rapide de l'épidémie.

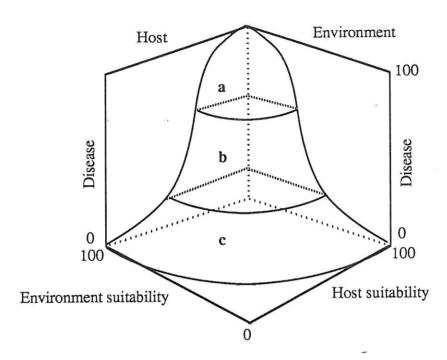


Figure 4: Model for disease occurence and intensity as dependent on host and environment: (a) area of main damage; (b) area of marginal damage; (c) area of sporadic attack.

## 3. FACTEURS FAVORABLES AU DEVELOPPEMENT DES EPIDEMIES DE *P.viticola*

Le mildiou de la Vigne est favorisé par tous les facteurs qui contribuent à augmenter la teneur en eau du sol, de l'air et de la plante.

Ainsi, la pluie est un facteur épidémiologique majeur. La température a un rôle modulateur. Elle freine ou accélère le développement de la maladie.

En conséquence, les épidémies les plus graves surviennent lorsqu'il y a succession d'un hiver et d'un printemps pluvieux suivis d'un été chaud entrecoupé de pluies orageuses tous les 8 ou 15 jours. La première phase assure la bonne conservation des oospores et leur germination abondante au printemps. La seconde permet le développement de la maladie et son extension dans le vignoble (LAFON et BULIT, 1981).

A partir de ces données épidémiologiques, WELTZIEN (1981) a essayé de définir les zones géographiques plus ou moins propices au mildiou. En s'inspirant des travaux de WALTER et LIETH (1966), il a relié les 3 zones définies par son modèle "d'apparition des maladies en fonction de l'hôte et de l'environnement" (Fig. 4) aux climatogrammes de ces régions (Fig. 5).

Ainsi, les zones à dégâts graves (a) correspondent aux climatogrammes pour lesquels la courbe de la température est toujours au-dessous de celle de la pluie avec un optimum thermique n'excédant pas 20°C.

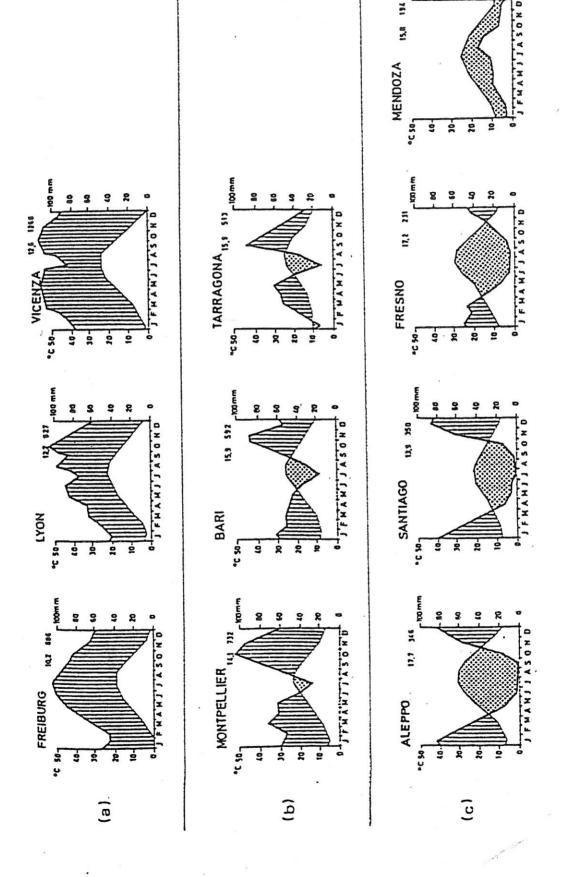
Dans les zones à dégâts "marginaux" (b), le développement précoce du feuillage peut correspondre avec la saison pluvieuse mais les températures élevées et la sécheresse estivale vont limiter l'épidémie.

Pour les zones à attaques sporadiques (c), le feuillage se développe essentiellement pendant la saison sèche, ce qui limite l'installation du parasite. De plus, les pluies hivernales sont souvent inefficaces.

Nous constatons que le climat et la réceptivité de la Vigne sont intimement liés.

Comme la pénétration du champignon s'opère exclusivement par les stomates, il est indispensable que ces organes soient présents et fonctionnels pour que la contamination ait lieu. La végétation active est également favorable à la maladie. Ce sont les organes jeunes, en croissance active, qui sont les plus sensibles. Il en résulte un double effet favorisant des pluies qui, lorsqu'elles se succèdent, stimulent d'abord la production de jeunes pousses sensibles (pluies préparatoires au sens de J. CAPUS, 1919) puis en assurent la contamination (pluies contaminatrices).

La réceptivité de la Vigne varie assez peu en fonction des variétés dans l'espèce Vitis viniféra L., la plus cultivée pour la production de vins de qualité mais aussi la plus sensible. On peut toutefois distinguer 3 classes de sensibilité : les variétés peu sensibles (Folle-blanche...), les variétés sensibles (Muscadelle, Cabernet Franc...), les variétes très sensibles (Cabernet Sauvignon, Ugni



Climatograms typical for areas of main damage (a) marginal average temperature damage (b) and sporadic attack (c) by Plasmopara viticola. (C) yearly total rainfall (mm). (After WELTZIEN, 1981). Figures at upper right = several years Figure 5:

Blanc...) (LI, 1985). Cependant, les différences sont trop faibles pour avoir une incidence sur le nombre de traitements anti-mildiou.

Une bonne connaissance de l'épidémiologie de *P.viticola* est indispensable pour améliorer la lutte contre ce parasite par l'application au moment opportun de traitements adaptés. Le service de la Protection des Végétaux a donc essayé d'établir et d'appliquer des codes pour aider à la détermination des dates de traitements.

## 4. ETABLISSEMENT DES AVERTISSEMENTS AGRICOLES

Les systèmes de prévision du mildiou de la Vigne constituent les tous premiers mis au point en Phytopathologie.

En France, une méthode de détermination des dates de traitements a été étudiée dès 1898 par CAPUS et CAZEAUX CAZALET. Elle consistait essentiellement à prévoir les pluies contaminatrices pour traiter préventivement à l'aide de bouillies cupriques (CAPUS, 1919). En Allemagne, dès 1913, MÜLLER établissait les premiers calendriers d'incubation.

En fait, ces deux types de modèles étaient similaires car ils intégraient à la fois les connaissances analytiques acquises sur la biologie du parasite et les conditions climatiques. Ce sont d'après POPULER (1981), les véritables "ancêtres" des modèles modernes qui, paradoxalement, ne sont pas encore appliqués à *P.viticola*..

Plus tard, DARPOUX (1943) a établi les bases scientifiques des Avertissements Agricoles à l'égard du mildiou qui reposent sur :

- la connaissance du parasite
- les facteurs climatiques
- la réceptivité de la plante

Plus récemment, d'autres élément de décision ont été pris en compte par les "avertisseurs" :

- la persistance d'action des fongicides
- l'observation statistique des dates de traitements.

Les stations d'Avertissements réparties dans les principales régions viticoles françaises informent les viticulteurs de l'opportunité de traiter, par le biais de bulletins expédiés aux abonnés. Pour émettre le premier avertissement, le Service de la Protection des Végétaux a recours chaque année à l'observation assez contraignante de la maturation des oospores.

Des fragments de feuilles riches en oospores sont récoltés à l'automne et conservés dans le sol à environ 2 cm de profondeur.

A partir de la fin du mois de Février, des échantillons sont régulièrement prélevés et mis en étuve à 22°C. Lorsque des macrosporocystes sont obtenus en étuve en moins de 24 heures, "l'avertisseur" estime que les œufs sont mûrs et qu'ils sont capables de provoquer les contaminations primaires. Il faut alors rechercher d'éventuelles germinations d'oospores sur des fragments de feuilles conservés dans les conditions naturelles, après chaque pluie survenue à une température supérieure à  $10^{\circ}$ C.

L'avertisseur doit ensuite anticiper sur le phénomène qui va se dérouler dans les jours à venir : il fait une simulation en fonction des prévisions météorologiques et du stade de réceptivité de la plante pour déclencher la première intervention.

Parallèlement, pour s'assurer de l'apparition des premiers foyers de maladie, le service de la Protection des Végétaux lance tous les ans un concours de détection des premières taches de mildiou dans le vignoble.

Cette approche du risque n'est que qualitative car elle ne nous renseigne pas sur la quantité d'oospores succeptibles de germer lorsque les œufs sont considérés comme mûrs, ce qui est pourtant une composante importante du risque.

Si la quantification du risque au départ est délicate, elle l'est encore plus par la suite pour les préconisations de renouvellement des traitements. Il en résulte que certaines années le nombre d'interventions est sans relation avec la gravité réelle des attaques de la maladie, mais ce jugement ne peut être porté qu'en fin de campagne. Par exemple, le Service de la Protection des Végétaux a préconisé en moyenne 9 traitements en 1985, année à très fortes attaques dans la région bordelaise et 7 traitements en 1984 alors que le risque d'épidémie était très faible, voire nul. Ceci montre l'étendue des progrès encore nécéssaires dans la connaissance fondamentale de l'épidémiologie du mildiou pour réduire le nombre de traitements.

Une diminution des interventions phytosanitaires sans perte d'efficacité suppose la capacité simultanée de placer un traitement opportun et d'apprécier l'incidence réelle de ce traitement sur le devenir de l'épidémie. Autrement dit, toute réduction des interventions suppose une excellente maîtrise de l'évaluation qualitative mais aussi quantitative du risque parasitaire à un moment donné.

Actuellement, nous essayons d'obtenir une gestion plus rationnelle des traitements par la conception de modèles dont le but est de simuler à chaque instant et avec le moins d'erreur possible, les risques d'épidémie pour une région donnée.

### II. CONCEPTION DE LA MODELISATION

#### 1. INTRODUCTION

La modélisation représente la construction de modèles mathèmatiques, biologiques... permettant de mieux appréhender la complexité d'un système. Toute tentative de simplification telle que l'a introduite DESCARTES (1596 - 1650), risque de nuire à la compréhension du mécanisme intime du phénomène étudié en ne prenant pas en compte toutes les intéractions du système.

## 1.1. Définition d'un système

Un système est constitué par un certain nombre d'éléments qui intéragissent entre eux. L'état d'un système à un moment donné est l'expression des changements d'états qu'il a subis antérieurement.

Par exemple, dans le développement d'une maladie cryptogamique sur un végétal, les symptômes qui apparaissent à un moment donné peuvent être considérés comme la réalité visible de tous les échanges passés entre le parasite, la plante et leur environnement au sens large.

On distingue plusieurs sortes de systèmes :

#### - les systèmes ouverts :

Ils ne sont pas informés de leur propre fonctionnement. Les évènements passés n'ont aucune influence sur le futur. Par exemple, un moteur qui se dérègle ne peut pas se réguler seul.

De tels systèmes n'existent pas en biologie.

#### - les systèmes à rétroaction :

Ils sont influencés par leur propre comportement passé. Ces systèmes ont un but et ils répondent de façon à atteindre ce but.

Il existe des systèmes à rétroaction négative comme par exemple un thermostat, et des systèmes à rétroaction positive où l'objectif à atteindre est dépassé.

Les systèmes biologiques plus complexes que les exemples précédents appartiennent à cette catégorie.

### 1.2. Construction d'un système

Pour la biologie moderne, un être vivant peut être considéré comme un système physico-chimique subissant les influences extérieures, constitué de N variables internes (quantité, qualité de l'inoculum...) en intéraction suivant N équations différentielles.

Au fur et à mesure des progrès des connaissances, les sujets d'étude deviennent de plus en plus complexes. Ceci a été bien montré par LAMARCK (1744 - 1829) qui a introduit entre autres, la notion de temps organisateur de la complexité croissante des êtres vivants.

La complexité d'un phénomène est telle qu'elle ne peut être correctement appréhendée au niveau d'une seule discipline où chaque élément est étudié séparément.

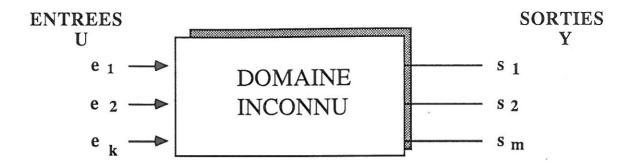
Pour construire un système, non seulement tous les éléments qui le constituent doivent être pris en compte mais également toutes les intéractions qui engendrent la complexité du système et influencent directement le comportement de chacun des éléments du système.

Un système n'est pas neutre en soi car il est construit par rapport à un objectif. Ainsi, si l'objectif change, les éléments changent et les intéractions sont modifiées. Aussi, le modélisateur doit-il coordonner les connaissances afin d'essayer d'expliciter les mécanismes intimes de l'objet biologique étudié, les acquis étant succeptibles d'évoluer selon l'échelle d'observation.

La construction d'un système est donc une remise en cause permanente des idées reçues et des idées émises lors de l'analyse. En biologie, l'expérimentateur apparait dans l'incapacité de tout connaître et d'assembler les éléments de façon cohérente. Il se heurte à des indéterminés de fait que le modélisateur essaiera d'élucider en émettant des hypothèses qui devront être vérifiées.

Un système peut donc être représenté par une boîte noire avec des entrées et des sorties. L'étudier consiste à expliciter le contenu de cette boîte.

En théorie des automates, une boite noire est définie de la manière suivante : le système est localisé dans une boite à paroi opaque réagissant avec le monde extérieur par des entrées et des sorties.



Les entrées (e1, e2, ..., ek) sont des grandeurs physiques dont l'expérience fixe les valeurs constituant les coordonnées du point  $u \in U$ . U est appelé espace de contrôle ou espace des entrées  $U \equiv R^k$ . De cette boite noire sortent des apparences (s1, s2, ..., sm) constituant les coordonnées du point  $y \to Y \equiv R^m$ 

#### 1.3. Définition d'un modèle

Un modèle est la représentation d'un système et des processus qui s'y déroulent (ZADOKS, 1972, STRIZYK, 1986). Sa qualité première est sa capacité à exprimer la réalité que l'on cherche à expliciter.

"De façon générale, un modèle n'est jamais un objet pris en soi. Il est toujours relationnel : un modèle pour..., modèle de..., il renvoie à autre chose qu'à lui-même... Sa fonction est une fonction de délégation. Le modèle est un intermédiaire à qui nous déléguons la fonction de tester, de valider, de préciser des hypothèses en présence d'un champ d'étude dont l'accès, pour des raisons diverses, nous est difficile. Mais, si l'on ne considère jamais le modèle pour soi, on lui demande de fonctionner par soi, comme dans un automatisme auquel provisoirement nous ne serions pas mêlés" (BACHELARD, 1978).

Le modélisateur doit simuler toutes les évolutions possibles de la maladie afin de retenir seulement celles qui sont les plus hautement probables. Ainsi, un modèle doit être considéré comme un simulateur du phénomène et a de ce fait une valeur d'exploration. La complexité d'un modèle doit être envisagée au sens de sa capacité à créer du nouveau. Le modélisateur définit les variables internes et externes du système, les critères d'identification et de validation qui permettront des simulations appropriées. Ces dernières correspondent à l'exploration du domaine étudié. Elles doivent permettre de bâtir des scénarios à partir d'une situation présente sous des hypothèses définies d'évolution du phénomène. On est alors en mesure de faire des prévisions conditionnelles.

#### 2. ETUDE D'UN SYSTEME

Pour construire un modèle, les modélisateurs font appel à plusieurs approches ou "regards" variant selon leur propre conception de la modélisation et du but qu'ils cherchent à atteindre. Il est cependant extrêmement difficile de les classer car chaque école de pensée utilise son propre vocabulaire.

Nous avons tenté de faire une synthèse sans trahir les différents courants. Nous avons distingué deux approches possibles en sachant toutefois qu'elles ne sont pas totalement dissociables.

### 2.1. Regard analytique

Ce regard résulte d'une approche expérimentale qui fournit une synthèse nécessaire de données biologiques mais qui n'est pas succeptible d'apporter une explication fonctionnelle des phénomènes.

Les paramètres et les fonctions du modèle ont une absence de signification physique et / ou biologique (ex : sommations de température pour déterminer les dates de vols de papillons d'insectes ravageurs).

Les modèles qui en découlent sont de type descriptif ou biologique.

### 2.2. Regard conceptuel

Le modélisateur tente dans ce cas d'élucider le contenu de la boîte noire. Les variables internes du système et la forme générale du modèle sont déduites des connaissances et des hypothèses biologiques propres au phénomène étudié.

Parfois, le modélisateur utilise des modèles issus de la mathématique pure. L'analyse de leur propriétés permet alors de suggérer des interprétations biologiques complémentaires des résultats obtenus expérimentalement. Dans ce cas précis, on parle de regard "purement théorique".

Il existe une rupture de raisonnement évidente entre les deux types de regards qui traduit la façon dont le phénomène est perçu. Autrement dit, les concepts et les méthodes d'appréhension des propriétés de l'objet étudié changent selon la façon dont on observe l'objet.

## 3. EXEMPLES DE MODELES EXISTANT EN PHYTOPATHOLOGIE

Tous les modèles élaborés en phytopathologie sont déterministes dans le sens où chaque effet est déterminé par une cause connue (ZADOKS, 1971).

La plupart d'entre eux a été conçue selon la démarche analytique (ou empirique) qui prend en considération certains aspects des relations hôte-parasite accessibles par la biologie expérimentale. Ce sont des modèles descriptifs ou qualitatifs dont le but est de déterminer les dates d'application des traitements les mieux appropriées en fonction de l'évolution de la phase parasitaire.

Les modèles explicatifs élaborés selon une approche conceptuelle peuvent être divisés en deux catégories.

Nous distinguerons les modèles quantitatifs ou logistiques, introduits par VAN DER PLANK, qui utilisent les lois d'évolution issues de la mathématique ( loi exponentielle, loi logistique...) et les modèles de comportement épidémique, introduit par STRIZYK, qui étudient le parasite sur l'intégralité de son cycle y compris sa phase invisible éventuelle et tentent de fournir de nouvelles voies de recherche fondamentale à la biologie expérimentale.

Le but pratique de ces modèles est, d'une part de déterminer les meilleures dates d'applications des traitements, mais aussi de préciser si ces interventions sont justifiées.

Dans le cas des modèles logistiques, on essaie d'évaluer la quantité d'unités infectieuses. Dans le cas des modèles du comportement épidémique, on tente d'apprécier en plus leur qualité, c'est à dire leur capacité à infecter.

## 3.1. Modèles descriptifs

Ces modèles décrivent le cycle infectieux des agents pathogènes en fonction des éléments climatologiques en émettant l'hypothèse que les spores existent toujours en quantité suffisante pour permettre le développement de la maladie et ont toutes la même capacité à infecter.

Nous en citerons quelques uns en guise d'illustration, mais il en existe beaucoup d'autres.

#### 3.1.1. Modèle Septoriose du blé

Le cycle épidémique de *Septoria nodorum* est représenté suivant un système respectant les séquences épidémiques (Dissémination, contamination, incubation, sporulation) tel que les données fournies au cours du temps (climatologie, évolution de la surface foliaire) permettent à chaque instant de connaître la proportion de surface malade dans la population hôte (RAPILLY, 1976).

Ce système, qui est une structuration de la biologie expérimentale, ne fonctionne que si la maladie est visible et mesurable.

#### 3.1.2. Modèle Feu Bactérien des Pomoïdées

Le climat joue un rôle prépondérant sur les variations de gravité du feu bactérien. Plusieurs combinaisons de données climatologiques simples (température et pluie ou humidité relative) ont été proposées pour refléter les potentialités du feu bactérien en un lieu donné. Parmi elles, on peut noter aux Etats-Unis les données de MILLS (1955), obtenues à partir de l'examen du développement de la maladie sur pommier, et le système californien mis au point par THOMSON et al. (1975), d'après des observations réalisées sur poirier.

BILLING (1976, 1978) propose un système qui tente de donner une image de l'évolution sur poirier pendant toute l'année végétative et non seulement pendant la période de sensibilité théorique maximale des plantes-hôtes (floraison).

Ce système, appelé "système 1", repose dans ses grandes lignes sur le concept suivant (BILLING, 1980):

- 1) Prise en compte du rôle de la température sur le développement de la population bactérienne, par un coefficient déterminé expérimentalement au laboratoire.
- 2) Détermination des conditions climatologiques favorables à l'infection du végétal.
- 3) Etablissement d'une équation qui, associant la pluie et la température, permet de connaître la durée d'incubation.

Ce système permet de présenter graphiquement l'activité potentielle de la maladie : l'examen du nombre de cycles infectieux pendant une période donnée, de leur durée et de leur succession peut indiquer les risques auxquels sont exposées les plantes-hôtes.

Ce système a été élaboré d'après des observations effectuées dans les conditions climatiques du Sud-est de l'Angleterre où il a donné satisfaction pendant de nombreuses années (BILLING, 1980). Cependant, il ne semble pas complètement transposable à d'autres types de climats (Vallée de la Garonne en France par exemple) et ne permet pas d'expliquer à lui tout seul toutes les variations observées du Feu Bactérien (PAULIN et al , 1983).

Lorsque ces modèles, issus de la biologie expérimentale, semblent apporter des éléments de vulgarisation, des réseaux informatisés peuvent être établis afin de faire bénéficier les agriculteurs des interprétations des spécialistes. Nous citerons deux exemples :

- le Modèle " tavelure du Pommier " en France
- le Modèle " ravageurs et maladie du blé d'hiver " aux Pays-Bas.

#### 3.1.3. Modèle "Tavelure du Pommier"

Actuellement, ce système est utilisé dans quatre régions françaises (Vallée du Rhône, Vallée de la Garonne, Provence, Val de Loire). Il a été mis en place par différents services (S.P.V.; A.C.T.A; I.N.R.A.)\*.

Comme dans la plupart des épidémies, le développement de *Venturia inaequalis*, champignon responsable de la Tavelure du Pommier, est étroitement inféodé au climat. Le principe consiste à estimer avant l'hiver le potentiel d'inoculum lié à la gravité de l'attaque de l'année en tenant compte des infections d'automne. Cette estimation est faite à partir des notations d'automne et est pondérée par la situation locale et la variété (OLIVIER et al, 1983).

Au printemps, les informations climatologiques recueillies quotidiennement auprès des différentes stations locales (choisies en fonction de l'agrométéorologie locale) sont centralisées pour une région donnée. Elles permettent, à partir des courbes de MILLS et LAPLANTE (1951), de définir les périodes d'infection en fonction de la durée d'humectation, des températures et de l'hygrométrie de l'air.

Après analyse et synthèse, un spécialiste élabore des messages qui sont enregistrés sur un répondeur téléphonique dont le numéro est à la disposition des arboriculteurs de la région. Ceux-ci utilisent des fongicides curatifs étudiés dans cet objectif.

Dans le cas de ce modèle, les prévisions reposent sur l'appréciation quantitative de l'inoculum initial à l'automne qui ne permet pas de présager de l'évolution hivernale des ascospores. Les informations complémentaires apportées par le S.P.V. sont actuellement imprécises. Il est donc important de disposer de modèles simulant la maturation des ascospores.

Le modèle empirique de prévision de la maturation des ascospores, élaboré par MASSIE et SZKOLNIK (1974) ne peut être utilisé en l'état pour évaluer l'inoculum primaire car il est spécifique d'une localité et d'une variété. Il est actuellement en cours de modification.

D'autres modèles sont à l'épreuve : les modèles mécanistes de Mc HARDY et JEGER (1982) et de JAMES et SUTTON (1982) et le modèle de comportement épidémique de STRIZYK (communication personnelle).

#### 3.1.4. Modèle Ravageurs et Maladies du Blé d'Hiver

Ce modèle appelé EPIPRE (EPIdemic PREvention) fonctionne aux Pays-Bas depuis 1978. C'est un programme coopératif de lutte dirigée contre les maladies (rouille brune, rouille jaune, oïdium, septoriose) et les ravageurs du blé d'hiver (*Sitobion avenae*, *Metapolophium dirhodum* et *Rhopalosiphum padi*), permettant d'émettre des conseils individualisés.

\* A.C.T.A. : Association des Coordinations Techniques et Agricoles.

S.P.V. : Service de la Protection des Végétaux

I.N.R.A. : Institut National de la Recherche Agronomique

Les données de base et les observations faites régulièrement par l'exploitant pour chaque champ de blé sont enregistrées par une banque de données et sont journellement mises à jour grâce à des modèles simplifiés de simulation. Cette démarche implique un niveau de formation élevé de l'exploitant et des contraintes de temps non négligeables. Après calcul des dégats et pertes prévisibles, un conseil de traitement est émis éventuellement.

L'échange d'informations entre les exploitants et l'équipe centrale se fait par courrier (RABBINGE et RIJSDIJK, 1983).

### 3.1.5. Modèle Anthracnose du Ray-gras

En phytopathologie, de nombreux modèles sont formalisés grâce à des méthodes statistiques.

Il s'agit le plus souvent de régressions (linéaires ou non linéaires) qui permettent de déterminer les correlations significatives entre les données climatologiques et le développement de l'épidémie.

C'est le cas du modèle Anthracnose du Ray-gras (DANNEBERGER, VARGAS et JONES; 1984). Ces auteurs ont établi une correlation entre la température et la durée d'humectation du feuillage sur l'infection qui permet de définir les périodes critiques.

Tous ces modèles constituent des outils d'intervention extrêmement intéressants. Ils sont conçus pour fournir un indice de forte probabilité de contamination afin d'y associer, quand cela est possible, une stratégie de lutte.

Ils sont utilisés par les Services de Protection des plantes (service de la Protection des Végétaux en France, Plant Protection Service en Grande-Bretagne, Dieust voor Plantenboscherming en Belgique...) comme aide à la décision pour émettre des avis de traitements.

Ils ne sont pas conçus dans le but d'expliquer le fonctionnement intime du système et n'ont aucune démarche heuristique.

## 3.2. Modèles explicatifs

#### 3.2.1. Modèles quantitatifs

C'est aux alentours des années 1960 que l'épidémiologie en phytopathologie a évolué vers une tentative de quantification des attaques parasitaires sous l'influence prépondérante de VAN DER PLANK (1963) précédés d'autres auteurs comme CHESTER (1943) LARGE (1945) et surtout GAÜMANN (1951).

Les règles proposées pour quantifier le développement d'une épidémie sont les suivantes :

- 1. La (ou les) source(s) d'inoculum au début de l'épidémie doit être connue, et la quantité d'inoculum à l'origine doit être exprimée quantitativement.
- 2. L'effet des conditions de l'environnement sur le développement de l'épidémie doit être connu en termes de relations quantitatives entre les variables abiotiques et biotiques.
- 3. Le taux de développement de la maladie au-dessous des conditions dominantes doit être calculé
- 4. Les niveaux successifs de l'épidémie doivent être calculés à partir de la quantité initiale de l'agent pathogène et les taux calculés du développement de la maladie
- 5. Les taux finaux et intermédiaires calculés doivent être égaux aux taux finaux et intermédiaires observés.

Ces règles servent d'hypothèses de base à l'élaboration des modèles quantitatifs.

- Modèle mathématique de compétition plante/Agent Pathogène

Ce modèle, élaboré par VAN DER PLANK (1968) décrit les interactions d'une plante face à l'attaque d'un agent pathogène.

- Au début de l'épidémie, on a :

$$\frac{dx}{dt} = rx$$
où  $x = \text{proportion de plantes infectées au temps t}$ 
 $r = \text{vitesse d'infection du tissu infecté}$ 

- L'extension de la maladie est traduite par l'équation suivante :

$$\frac{dx}{dt} = rx (1-x)$$
 (1-x) représente la proportion de tissu encore sain et disponible

Mais VAN DER PLANK distingue 3 sortes de tissus infectés

- 1. Les tissus nouvellement attaqués qui n'ont pas encore eu le temps de devenir infectieux.
- 2. Les tissus infectieux.
- 3. Les tissus qui ont été infectieux mais ont cessé de l'être.

Il faut un temps p pour que les tissus nouvellement infectés deviennent infectieux, ce temps p représente la période de latence. Par la suite, le tissu ne reste infectieux que pendant un temps i, après quoi il est "retiré" de l'épidémie.

Ainsi, VAN DER PLANK définit une nouvelle vitesse (R) d'infection du tissu infectieux qui tient compte de l'abondance des spores. L'équation finale du modèle permettant de déterminer les effets de la compétition plante / agent pathogène est :

$$\frac{dx_t}{dt} = R(x_{t-p} - x_{t-i-p}) (1-x_t)$$
proportion de tissu proportion de tissus sain au temps t

#### - Modèle Potentiel infectieux des sols

JOANNES et BOUHOT (1979) ont essayé de mettre au point un modèle pour les maladies dues à des micro-organismes vivant dans le sol ( $Pythium\ sp$ ).

Le concept de potentiel infectieux du sol se définit comme la quantité d'énergie pathogène stockée et disponible dans le sol.

Le test biologique établi par BOUHOT (1975) permet d'établir une relation entre le taux de mortalité de jeunes plants de concombre en pots et la quantité de sol contaminé par *Pythium sp*, donc d'apprécier le potentiel infectieux d'un sol. Cette relation est modélisée sur la base d'un modèle de compétition entre deux populations pour un substrat donné (du type LOTKA-VOLTERRA).

Ainsi le modèle expérimental et le modèle mathématique permettent de caractériser le sol, de déterminer la réceptivité d'un sol à un parasite, de prévoir certains risques de maladie, d'estimer le poids des facteurs climatiques sur la maladie et de prendre en compte les effets directs et indirects des pesticides (JOANNES et BOUHOT, 1983).

## 3.2.2. Modèles de Comportement épidémique

Les phénomènes biologiques sont d'une complexité telle que la compréhension de leur fonctionnement et de leur régulation ne peut provenir uniquement de l'analyse de leurs caractéristiques, aussi détaillée soit-elle, et des tentatives de synthèse et d'organisation des données établies. Devant l'impossibilité de comprendre toute la réalité des phénomènes, il devient nécessaire d'élaborer un système, ou un ensemble de systèmes, donnant une représentation de cette réalité,

fondée sur des éléments de la biologie expérimentale mais aussi sur des éléments de substitution (théories ou lois mathématiques).

Les modèles de comportement épidémique ont été conçus selon cette optique par S. STRIZYK.

Etant donné que ces modèles (notamment celui du mildiou) ont servi de bases de travail pour notre thèse, nous les détaillons dans le chapitre suivant.

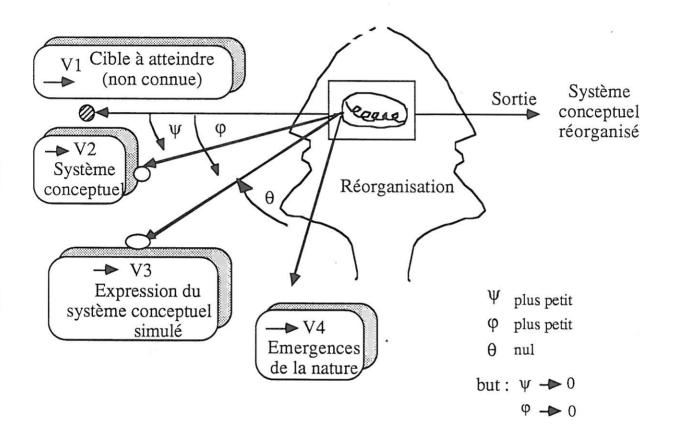


Figure 6: La conception du système d'E.P.I. et sa réorganisation (d'après STRIZYK, 1983)

## III. LES MODELES DE COMPORTEMENT EPIDEMIQUE OU MODELES D'ETAT POTENTIEL D'INFECTION (EPI)

La complexité du fonctionnement d'un système biologique ne peut être appréhendée que dans la mesure où l'on sait déterminer, en nombre limité, les éléments clé de ce système et où l'on établit leurs inter-relations (STRIZYK, 1986). Pour cela, il faut pénétrer dans l'intimité du système de régulation afin d'expliciter tout ce qui est visible mais aussi tout ce qui est invisible.

La première étape dans l'étude d'un objet vivant est de définir le domaine des recherches et des applications et la seconde est de définir les objectifs.

La figure 6 qui résume la conception du système EPI selon STRIZYK doit être interprétée de la façon suivante :

la cible à atteindre représente la loi du phénomène à étudier. Cette loi est inconnue. C'est pour cette raison que l'on essaie de se donner une représentation en attribuant des propriétés aux éléments du système et en les faisant jouer dans l'''espace-temps'' qui nous intéresse. Si la loi est bien représentée  $\psi$  est proche de O (sinon  $\psi$  > O). Le système est exprimé sous forme d'équations qui prennent forme sur des résultats d'expérimentations. Dans un premier temps, la cible devra être bien représentée ( $\psi$  proche de O). Dans un deuxième temps, il faut trouver le mot juste, c'est à dire le bon ajustement numérique ( $\phi$   $\Rightarrow$  O). L'angle  $\theta$  correspond à la différence entre les résultats du modèle et les apparences du phénomène. La diminution de  $\theta$  a une influence sur  $\psi$  et  $\phi$ . Il faut toutefois être prudent dans les interprétations que l'on peut faire.

#### 1. CONCEPTION DU SYSTEME E.P.I.

Les modèles d'EPI se proposent de déterminer, par une approche globale et organisationnelle, le comportement épidémique de l'agent pathogène, ou le fonctionnement du système Climat - Plante - Parasite évoluant dans le temps et l'espace (Fig. 7). Ils s'appuient sur les connaissances scientifiques relatives à la population pathogène concernée. Les modèles d'EPI reposent sur plusieurs concepts.

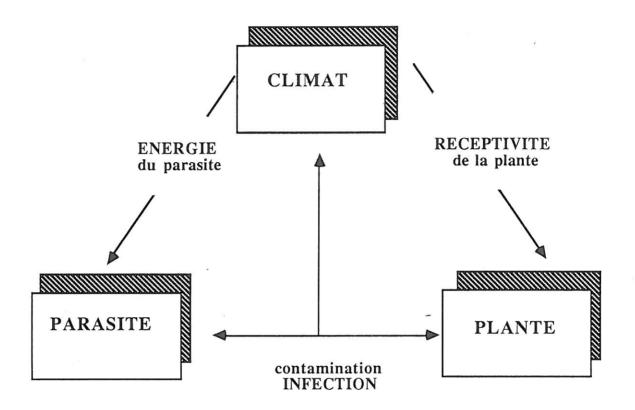


Figure 7: Le système climat - parasite - plante

## 1.1. Concept de Population Pathogène

La population pathogène est constituée d'unités d'infection (U.I). Une U.I. appartient à une même famille d'individus ayant les mêmes potentialités d'infecter.

La population pathogène est un ensemble d' U.I. d'une même espèce pouvant vivre en commun et inter - agir sur leur aire de développement (la plante - hôte) durant un cycle annuel.

La connaissance de la structure spatiale de la population pathogène est un élément fondamental pour appréhender la dynamique de population. Pour définir le type de structure spatiale (dispersion poissonienne, Agrégats, paquets, plaques) l'échantillonnage systématique est préférable, bien que plus fastidieux, à l'échantillonnage au hasard. Les critères d'uniformité ou d'hétérogénéité de la structure spatiale dépendra de la structure temporelle, c'est à dire de son évolution dans le temps, qu'il convient de mettre en évidence.

## 1.2. Concept d'Energie Physiologique du Parasite

Tout objet possède une énergie du simple fait de son existence. Cette énergie peut prendre différentes formes. L'hypothèse fondamentale, en biologie, est que les organismes vivants sont composés d'atomes obéissant aux lois de la physique.

Le but de toute organisation vivante est de conserver les relations établies entre les éléments dans son milieu et de les assimiler par une intense activité chimique. Chaque organisme met en forme l'énergie récupérée grâce à la circulation d'une information qui lui est propre. Cette énergie peut s'exprimer sous la forme d'une grandeur mathématique abstraite.

Les orgamismes vivants, dont les parasites, dégénèrent. Ils doivent donc puiser à l'extérieur l'énergie dont ils ont besoin pour maintenir leur structure. L'organisation interne d'un parasite est directement dépendante de la capacité " nutritive " que l' "espace - temps ", dans lequel il évolue, peut lui fournir.

Ainsi, *Plasmopara viticola* est un parasite que l'on considère à énergie physiologique variable en ce sens que la qualité et la quantité du potentiel infectieux dans la nature varient en fonction du climat.

En revanche, *Botrytis cinerea*, peut être considéré comme un parasite à énergie physiologique constante car le pouvoir infectieux des spores est le même quelles que soient les années et l'histoire climatique de l'année. La quantité d'unités infectieuses est variable selon les phases végétatives mais, à la différence du cas précédent, reste toujours suffisante pour provoquer une infection.

## 1.3. Concept de réceptivité de la plante-hôte

La réceptivité des plantes à l'action d'un parasite varie suivant les variétés, l'histoire climatique, les stades végétatifs et les agressions éventuelles antérieurement subies.

## 1.4. Concept d'état Potentiel d'Infection

L'E.P.I. représente à un moment donné, les perturbations que le système a subies et mémorisées et indique son degré d'organisation. Celui-ci dépend directement des 4 concepts que STRIZYK résume selon les postulats suivants :

- Une population pathogène est un objet biologique original qui évolue dans le temps et l'espace.
- Le parasite possède une énergie physiologique.
- La plante exprime à un moment donné les perturbations passées du système.
- L'état d'un système biologique à un moment donné est le résultat des changements d'état qu'il a subi antérieurement.

Les E.P.I. successifs quantifient les actions entre les éléments du système Climat-Plante-Parasite :

- L'action du climat sur le parasite fait varier l'énergie du parasite.
- L'action du climat sur la plante renseigne sur la réceptivité de la plante.
- L'intéraction climat x parasite x plante permet d'estimer le risque de la contamination qui n'a lieu que si :
  - . le parasite a une énergie suffisante
  - . la plante est réceptive
  - . l'évènement climatique contaminant se produit.

Chaque système est construit par rapport à un objectif précis et a sa propre organisation. L'E.P.I. peut donc traduire des notions différentes.

Ainsi, l'E.P.I. de *P.viticola* représente l'énergie physiologique dun parasite et celui de *B.cinerea* indique le pourcentage final de pourriture.

#### 2. LE MODELE E.P.I. BOTRYTIS

Les symptômes de Pourriture grise n'apparaissent au vignoble, sur les grappes, qu'après la véraison, souvent brutalement à la suite d'orages.

Le modèle "E.P.I. Botrytis "essaie d'intégrer la phase "invisible de la maladie, antérieure à la véraison, pendant laquelle le parasite peut s'installer et s'organiser: l'E.P.I. est calculé dès le début floraison jusqu'à la récolte, toutes les deux heures.

Le modèle est divisé en 2 phases correspondant respectivement aux phases potentielle (invisible), et cinétique (visible) et varie en fonction des cépages. L'E.P.I. final indique le pourcentage de pourriture prévue à la récolte, ce qui peut être facilement contrôlé par des notations en plein champ.

Ce modèle a déjà été largement éprouvé et les résultats obtenus montrent une bonne correspondance entre le taux de pourriture réel observé et celui prévu par le modèle, au moment de la vendange (MOLOT et al, 1983).

Une stratégie de traitement, dérivée de la méthode standard, a été conçue à partir du modèle, après de nombreux essais en plein champ. Elle permet, à l'heure actuelle une économie de 2 traitements en moyenne pour la région de Bordeaux (DUBOS, communication personnelle).

Ce modèle de comportement épidémique présente l'intérêt, par ailleurs, de soulever des hypothèses biologiques nouvelles sur la relation *Botrytis cinerea* / Vigne : par exemple, on constate qu'un E.P.I. très bas pendant la phase potentielle est très souvent accompagné de risques importants en fin de saison, si les conditions climatiques sont favorables.

## 3. LE MODELE E.P.I. MILDIOU

Ce modèle a été construit à partir des observations réalisées presque quotidiennement par J. CAPUS, de 1907 à 1915, dans la région de Bordeaux.

Elles ont permis à STRIZYK d'émettre un grand nombre d'hypothèses et de retenir celles qui permettaient des simulations conformes aux événements décrits.

Le rôle de la phase sexuée est alors apparu déterminant dans le développement de l'épidémie. Aussi le modèle repose-t'il essentiellement sur cette phase. Il n'intègre pas, à l'heure actuelle, la phase asexuée de *P.viticola*..

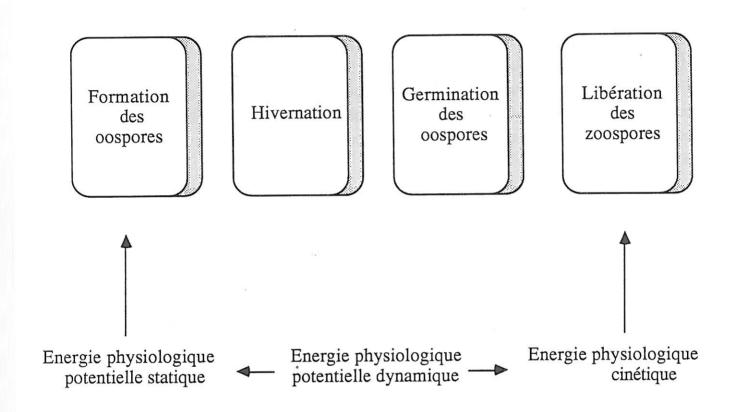


Figure 8 : Correspondance entre l'évolution biologique de P.viticola et l'énergie physiologique

## 3.1. Concepts et Propriétés

#### 3.1.1. Les unités d'infection

Les unités d'infection correspondent aux zoospores issues de la germination des macrosporocystes. L'élément biologique majeur considéré est l'oospore, responsable en fonction de son évolution hivernale, de l'inoculum primaire.

L'infection se réalise en fonction des évènements contaminants (chapI,§I.1.3). Son intensité dépend de la qualité et de la quantité d'unités d'infection présentes dans le vignoble ainsi que de la réceptivité de la vigne.

#### 3.1.2. L'énergie physiologique du parasite

L'énergie physiologique de *P.viticola* est variable. L'énergie infectieuse (qualité des U.I) et l'énergie de sporulation (quantité d'U.I émises et pouvant être transportées dans l'atmosphère) varient dans le temps en fonction du climat.La correspondance entre le cycle évolutif et l'énergie physiologique *P.viticola* est établie selon le schéma de la figure 8.

A ce concept d'énergie physiologique, vient s'ajouter celui de seuils de pondération. Le concepteur considère qu'il existe des seuils pour les paramètres climatologiques au-delà desquels le parasite peut accroître son énergie et en-deça desquels l'énergie peut régresser (il faut par exemple une température minimale ou une hauteur de pluie minimale pour permettre la maturation des oospores). D'autre part, il existe aussi des limites supérieures, notamment pour la pluie, au-delà desquelles tout apport supplémentaire est nul voire même négatif pour l'évolution du parasite.

#### 3.1.3. La réceptivité de la plante

L'infection ne peut se produire que si la vigne a atteint un stade sensible et possède un génotype sensible. Cependant, ce facteur qui est primordial dans le modèle E.P.I. de *B.cinerea*, n'est pas encore intégré dans le modèle E.P.I. de *P.viticola*..

STRIZYK estime que la phase essentielle est la phase sexuée qui, en fait ne correspond pas à la phase parasitaire et que, dans un premier temps, il est plus important de connaître son évolution.

#### 3.1.4. L'état Potentiel d'Infection

L' E.P.I. qui quantifie l'énergie physiologique du parasite renseigne, à tout moment de la phase végétative de la vigne, sur la quantité et la qualité des Unités d'Infection présentes dans le vignoble et indique le niveau de risque qu'un évènement climatique contaminant (pluie, humectation, rosée...) pourrait concrétiser si la vigne était réceptive. Il apporte de ce fait une information originale

et nouvelle qu'aucun modèle jusqu'à présent n'avait pu fournir.

Un niveau d' E.P.I. élevé représente la capacité du parasite à fournir des zoospores en forte quantité et d'excellente qualité, et inversement.

#### 3.2. Formulation du modèle

La période prise en compte pour le calcul de l' E.P.I. s'étale du 1er octobre de l'année (n - 1) (période de formation des oospores) au 31 août de l'année n (fin des risques de mildiou pour la récolte). Elle se décompose en une période hivernale et une période végétative, qui correspondent respectivement à la phase d'énergie potentielle et à la phase d'énergie cinétique.

Le calcul de l' E.P.I. est fait pour une région donnée. Le modèle a été élaboré au départ avec les données climatiques et les observations de la région bordelaise. Pour l'utiliser dans d'autres lieux géographiques, il faut utiliser des fonctions de transfert.

La version (1983) présentée ici est celle que nous avons testé au début de notre thèse. Elle a subi quelques modifications par la suite (chapIII, § I).

#### 3.2.1. Phase hivernale ou phase d'énergie potentielle

Cette phase qui s'étend du 1er octobre au 31 mars reflète la maturation des oospores. L' E.P.I. fin mars représente une estimation de la quantité et de l'aptitude des oospores arrivant à maturité à libérer des zoospores agressives.

Cette information, disponible au début du printemps, est le premier indicateur de risques. Elle est censée estimer l'intensité de l'infection dans le cas où surviendrait un évènement climatique contaminant.

#### - Calcul de l'E.P.I. en phase hivernale

Il est défini début octobre une valeur arbitraire initiale (E.P.I. Ø) constante pour chaque année car on estime que la quantité d'oospores formées en septembre est toujours suffisante pour assurer la survie du parasite jusqu'au printemps prochain (par exemple, 1976, année sans mildiou a été suivie en 1977 d'une année à mildiou exceptionnelle).

La valeur E.P.I. Ø de départ a été fixée à zéro en fonction de l'échelle du système. L'évolution de l' E.P.I. en phase hivernale est calculée à chaque fin de mois. Les paramètres climatiques utilisés sont les suivants :

Hm: hauteur moyenne de pluie du mois considéré sur 20 ans minimum

H : hauteur de pluie du mois étudié

Tm: température moyenne du mois considéré sur 20 ans minimum

T : température moyenne du mois étudié

NJM: nombre moyen de jours de pluie du mois sur 20 ans minimum

Hc= Hm x 0,95 : hauteur de pluie critique mensuelle

 $Tc = Tm \times 0.95$ : température critique mensuelle

A partir des observations de J.CAPUS, STRIZYK a élaboré un modèle dans lequel la pluie joue un rôle prépondérant.

Les mois sont affectés d'un coefficient de pondération (ct).

. octobre et novembre

: ct = 1,2

. décembre

: ct = 1

. janvier, février, mars

: ct = 0.8

Les pluies sont bornées de la façon suivante :

$$\frac{\text{Hc x 50}}{100} \leq \text{H} \leq \frac{\text{Hc x 140}}{100}$$

Le calcul de l'E.P.I. comprend trois étapes:

- Calcul du potentiel énergétique (PE)

$$PE = ct \times 2 \times (\sqrt{H} - \sqrt{Hc})$$

PE représente l'influence des pluies sur la maturation des oospores.

- Calcul de l'énergie positive (EP)

$$EP = ct \times 0.4 \times (\sqrt{H} \times \sqrt{T} - \sqrt{Hc} \times \sqrt{Tc})$$

EP traduit l'incidence de la température sur la maturation des oospores.

#### - Calcul de l'énergie négative (EN)

soient  $h_1$ ,  $h_2$ ,  $h_3$ , les hauteurs de pluie des 3 décades pour un mois donné et  $n_1$ ,  $n_2$ ,  $n_3$  le nombre de jours de pluie pour chaque décade,

si 
$$k_i = \frac{h_i}{n_i} \ge 140/\text{NJM}$$
  
alors  $EN_i = \ln k_i$   
et  $EN = \sum_{i=1}^{3} EN_i$ 

EN traduit l'effet de la répartition des pluies.

Fin octobre, l'EPI est égal à

$$E.P.I. = E.P.I.\emptyset + (PE + EP - EN)$$

Cet E.P.I. fin octobre devient l' E.P.I.Ø du mois de novembre et ainsi de suite pour toute la phase hivernale.

Lorsque le programme informatique est écrit, il suffit de saisir, chaque mois, H, T et  $k_i$  et de stocker ces données dans les fichiers.

#### 3.2.2. Phase végétative ou phase d'énergie cinétique

Cette phase s'étend du 1er avril au 31 août. Elle correspond à la phase parasitaire active du champignon. L'intensité des contaminations provoquées par chaque évènement climatique contaminant est déterminée par le niveau d' E.P.I. atteint.

Les calculs sont faits quotidiennement et utilisent les données climatiques suivantes :

T: température moyenne du jour

U1: humidité relative moyenne du jour entre 9 h et 12 h T.U.

U2 : humidité relative moyenne du jour entre 12 h et 15 h T.U.

U3: humidité relative moyenne du jour entre 15 h et 18 h T.U.

TM: température moyenne du mois sur 20 ans minimum.

UM: humidité relative moyenne du mois sur 20 ans minimum.

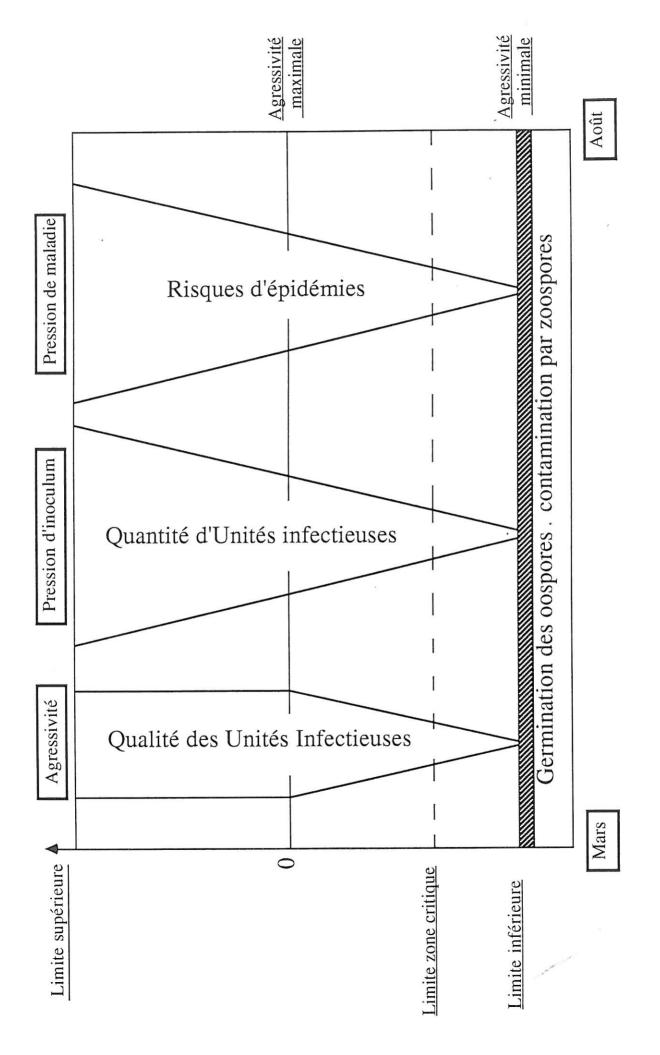


Figure 9: Schématisation de la signification de la valeur de l'EPI Mildiou

UN: humidité relative nocturne (de 18 h T.U. à 9 h T.U.) du mois sur 20 ans minimum.

L'humidité relative quotidienne (Um) est calculée de telle façon que l'humidité nocturne exerce un rôle mineur sur l'énergie du parasite.

$$U_{\rm m} = \frac{(U_1 + U_2 + U_3) + U_N}{2}$$

La contamination ne s'effectuant qu'en atmosphère humide et sous certaines conditions de température (chap I, § I.2), U1, U2, U3 et T sont bornées respectivement à 50% et à 20°C.

La variation quotidienne de l'E.P.I. sera égale à :

E.P.I. = 
$$(0.015 \text{ (Um}^2 \text{ x } \sqrt{\text{T - Uc}^2} \sqrt{\text{TM}}) / 100) + \text{E.P.I.}\emptyset$$

(avec Uc = moyenne des UM et qui est égal à 75).

L'E.P.I. Ø au 1er avril correspond à l'E.P.I. fin mars. L'E.P.I. du 1er avril devient l'E.P.I. Ø du 2 avril et ainsi de suite pour toute la phase cinétique.

Les données climatiques saisies dans les fichiers informatiques sont  $U_1$ ,  $U_2$ ,  $U_3$  et T.

## 3.3. Signification de la valeur de l'E.P.I.

L'interprétation de la valeur de l'E.P.I. est résumée sur la figure 9.

Le niveau de l'E.P.I. = Ø est une ligne de partage entre les niveaux à énergie maximale et les niveaux à moindre énergie. Ainsi, durant la phase hivernale, l'énergie peut varier. Cette énergie accumulée peut, pendant la phase végétative, stagner, augmenter ou diminuer.

- E.P.I. 
$$> 0$$

Pendant la phase hivernale, une valeur positive de l'E.P.I. indique que les conditions climatiques sont favorables à la maturation des oospores.

A la sortie de l'hiver, elle indique qu'une quantité importante d'oospores est prête à libérer

des zoospores d'excellente qualité infectieuse.

Toute augmentation de l'E.P.I. au dessus de zéro traduit l'existence d'une quantité de plus en plus grande d'oospores disponibles ayant d'excellentes aptitudes à germer. L'agressivité des U.I. étant considérée maximale au niveau E.P.I. =  $\emptyset$ , elle demeure constante. Les risques sont alors très importants. Dès que la température est supérieure à  $11^{\circ}$ C, une pluie peut provoquer une sortie généralisée de foyers primaires très contagieux (exemple 1977).

#### - E.P.I. < 0

#### . E.P.I. en zone critique ( $-10 \le E.P.I. < 0$ )

Il s'agit d'une zone où le parasite a besoin de parfaire son organisation et où on peut prévoir que les premières sorties de zoospores seront retardées. Toute montée de l' E.P.I. engendre des contaminations primaires plus ou moins graves selon le niveau de l' E.P.I.

La quantité d'oospores pouvant libérer des zoospores est moindre que dans le cas précédent. Elle est plus importante au fur et à mesure que l'on se rapproche de ø et les spores libérées deviennent plus agressives.

Plus l' E.P.I. augmente, plus les foyers sont généralisés et les attaques localement importantes.

$$. E.P.I. < zone critique (E.P.I. < -10)$$

Dans ce cas le parasite est faiblement organisé. Une faible quantité d'oospores seulement est capable de libérer des zoospores qui, de plus, ont une mauvaise qualité infectieuse. Une séquence pluvieuse reste sans gravité (ex. 1976).

Toutefois, la montée brutale de l' E.P.I. dans la zone critique peut provoquer des contaminations.

Les autres modèles proposés pour caractériser les épidémies de mildiou de la vigne sont des modèles descriptifs de la phase parasitaire qui renseignent sur les périodes à risques mais sans quantifier les risques (SCAPIN et al, 1986; SEEM, communication personnelle).

Ces modèles, étudiés en Italie et aux U.S.A. ne sont qu'expérimentaux.

Le modèle E.P.I. de SRIZYK semble conçu selon une approche originale, complémentaire des autres modèles, succeptible d'apporter une information capitale sur l'opportunité d'intervenir lors des périodes de contamination.

Mais, comme tout modèle, il est perfectible. Notre travail a donc consisté à l'éprouver et à lui apporter des modifications pour le rendre plus fiable tout en réalisant des études biologiques propres à tester ses concepts et à le faire évoluer.

CHAPITRE II: MATERIELS ET METHODES

## I. MATERIELS

#### 1. MATERIEL VEGETAL

Nos divers essais ont nécessité l'utilisation,

- de parcelles expérimentales pour éprouver le modèle E.P.I. et récolter les oospores à l'automne,
- de plantes bouturées cultivées en serre pour inoculer artificiellement les souches de *P.viticola* et produire des oospores en conditions contrôlées,
- de plantes issues de semis pour piéger les macrosporocystes responsables des premiers foyers de mildiou en plein champ.

## 1.1. Vignobles expérimentaux

Le modèle E.P.I. mildiou a été éprouvé en 1983 dans un vignoble privé à l'Isle - St-Georges, localité située en bordure de la Garonne à 15 Km à l'Est de Bordeaux.

Depuis 1985, le modèle a été éprouvé dans une parcelle expérimentale de 70 ares, située sur le domaine INRA de Couhins et plantée en 1983 sur un sol graveleux à tendance limono-sableuse. Le cépage 8502, issu du croisement interspécifique Fer Savadou x hybride 7489, présente un caractère de résistance partielle à *P.viticola*; il est greffé sur le porte-greffe Fercal. Le domaine est doté d'une station météorologique automatique.

### 1.2. Plantes bouturées produites en serre

Les plants de Vigne utilisés pour l'inoculation artificielle des souches de P.viticola et pour la production des oospores, appartenaient à la variété Muscadelle, très sensible au mildiou. Nous avons choisi de jeunes plants âgés de 3 à 4 mois issus de boutures à 1 oeil cultivés en pots sous serre  $(23^{\circ}C \pm 2^{\circ}C$  et 16h / 24 de lumière), sur un substrat constitué de sable silicieux. Les pots étaient arrosés automatiquement toutes les 72 heures avec de la solution nutritive.

Pour les différents essais, nous avons utilisé soit des plantes entières, soit des feuilles détachées ou des disques de feuille (Ø : 18mm) découpés à l'emporte-pièce et maintenus en survie. Les feuilles prélevées, choisies pour leur grande sensibilité au mildiou étaient jeunes et bien développées (5<sup>e</sup> ou 6<sup>e</sup> noeuds comptés à partir de la base du rameau).

#### 1.3. Plantes issues de semis

Les pièges à macrosporocystes étaient constitués de plantes issues de semis, âgées de 4 à 5 mois, élevées en serre, assez homogènes et très sensibles au mildiou.

#### 1.3.1. Obtention des pépins

Des raisins mûrs (Var. Malbec) ont été récoltés au vignoble puis lavés à l'eau permutée. La pellicule a été éliminée en pressant les grains manuellement. La pulpe a été séparée des pépins par un broyage très léger, à l'aide d'un mixer, avec une grande quantité d'eau permutée pour ne pas abîmer le hile.

Après filtration sur gaze et plusieurs lavages à l'eau permutée, les pépins propres recueillis ont été trempés dans une solution d'eau de javel à 12% pendant 45 mn, abondamment rincés à l'eau permutée puis séchés sur papier filtre pour éliminer toutes les impuretés.

#### 1.3.2. Conservation des pépins - stratification

Les pépins, contenus dans un filet à mailles très fines, ont été déposés à l'intérieur d'un bac en plastique et recouverts de sciure humectée avec un mélange de fongicides (1g/l procymidone; 3g/l Folpel; 0,3g/l benomyl; 1g/l Thirame) afin d'éviter les pollutions fongiques pendant leur conservation. Le bac, enveloppé d'un plastique pour maintenir l'humidité maximale, a été placé en chambre froide (4°C) pendant 75 jours au minimum.

#### 1.3.3. Semis

Passé le délai de stratification, des lots d'environ cent pépins ont été prélevés régulièrement pour être semés. Ils ont été déposés, pour germer, sur un papier filtre tapissant le fond d'un bac plastique et imbibé d'eau permutée, puis placés en chambre de culture à 22 - 25°C éclairée 12 h par jour.

Au bout de 15 jours, les pépins germés ont été placés dans des godets en tourbe remplis de sable grossier, en serre chauffée (25°C), et arrosés régulièrement avec de la solution nutritive. Lorsque les jeunes semis ont atteint le stade 5 feuilles développées, ils ont été repiqués dans des pots en matière plastique (Ø 8 cm) remplis de sable grossier et ont été transportés en plein champ afin d'être utilisés comme pièges à mildiou lors des périodes de germination des oospores.

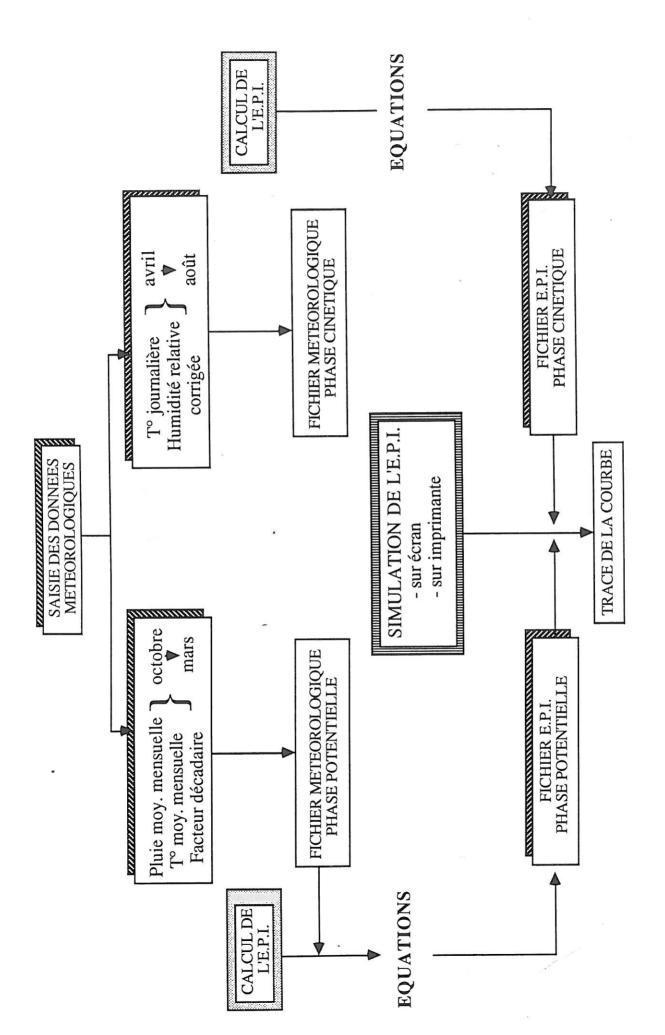


Figure 10 : Schématisation de l'organisation du logiciel du modèle "E.P.I. mildiou"

## 2. MATERIEL CRYPTOGAMIQUE

Nos différents essais ont nécessité la manipulation :

- d'oospores pour étudier leur dynamique de maturation et leur morphorlogie,
- de macrosporocystes issus de la germination de ces dernières pour tester la qualité de l'inoculum primaire,
- de sporocystes pour obtenir des oospores en conditions contrôlées et pour tester la sensibilité du matériel végétal.

## 2.1. Les oospores

Les oospores résultaient :

- soient des contaminations naturelles en vignoble (vignobles expérimentaux des domaines INRA Bardanac et Grande-Ferrade, vignobles bordelais, vignobles de Bourgogne et du Val de Loire)
- soient des contaminations artificielles effectuées au laboratoire ou en plein champ avec des populations de sporocystes ou des clones monoconidiens sensibles ou résistants au métalaxyl selon l'objectif poursuivi.

## 2.2. Populations

- 2 populations naturelles récoltées sur des vignes du cépage Cabernet Sauvignon sur le domaine INRA de Couhins (33) et présentant un niveau de résistance faible au métalaxyl (P1 et P2) ont été utilisées pour les études épidémiologiques.

Pour leur multiplication, les souches étaient repiquées sur des disques de feuilles, en boite de Pétri, tous les 10 jours.

## 3. MATERIEL INFORMATIQUE

La version 1983 originelle du modèle E.P.I. a été testée sur un micro-ordinateur MICRAL R2E équipé d'un lecteur de disquettes et d'une imprimante, et appartenait à la Chambre d'Agriculture de Blanquefort.

Les logiciels permettant de simuler les modèles "E.P.I. Mildiou" (version 1983 modifiée) et "Prévision de l'Optimum de Maturation" (P.O.M.) ont été conçus pour un micro-ordinateur EPSON HX 20 (24 Koctets), doté d'un écran extérieur, d'une imprimante EPSON FX 80 branchée

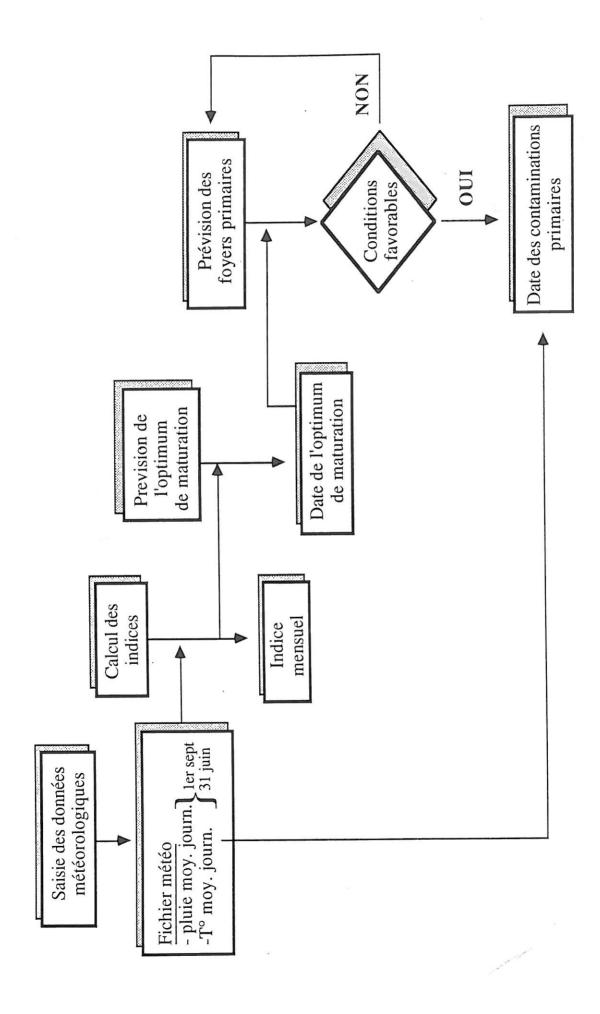


Figure 11 : Schématisation de l'organisation du logiciel du modèle "P.O.M"

sur interface série RC-232C, et d'un lecteur de disquettes EPSON TF 20. Leur organisation est schématisée respectivement sur les figures 10 et 11.

## 4. MATERIEL BIOCLIMATOLOGIQUE

Les données météorologiques utilisées pour les simulations des différents modèles provenaient soit de la station régionale de la météorologie nationale de Bordeaux-Mérignac, soit de la station automatique (PATAC) installée sur le domaine INRA de Couhins, soit de la station expérimentale située sur le centre de recherches INRA de la Grande-Ferrade.

Dans ce dernier cas, cette station est composée d'un pluviomètre et d'un thermo-humectographe BAZIER. Les relevés ont été effectués chaque semaine, le lundi.

Dans les autres cas, les relevés météorologiques nous étaient envoyés tous les mois. Par conséquent, les simulations faites à partir de ces données n'ont servi qu'à confirmer l'évolution des courbes obtenues avec les paramètres climatiques saisis sur le centre INRA de la Grande-Ferrade.

Les données utilisées ont été les suivantes :

- températures moyennes journalières depuis le 21 septembre de l'année n-1 au 31 août de l'année n.
- précipitations moyennes journalières depuis le 21 septembre de l'année n-1 au 31 mars de l'année n.
- humidités relatives journalières, entre 9h et 18h, depuis le 1<sup>er</sup> avril jusqu'au 31 août de la même année.

Tous les paramètres climatiques calculés sur 20 ans minimum provenaient de la station régionale de Bordeaux-Mérignac.

## II. TECHNIQUES EXPERIMENTALES

## 1. TECHNIQUES DE CONTAMINATION ARTIFICIELLE PAR SPOROCYSTES

Des sporocystes de *P.viticola* ont été recueillis à l'aide d'un pinceau sur la face inférieure de feuilles sporulées et mis en suspension dans de l'eau permutée.

La concentration des suspensions était ajustée généralement à 25.000 sp/ml après une numération à la cellule hématimétrique de Malassez.

Les suspensions ont été:

- soit déposées à l'aide d'une micropipette automatique à la face inférieure de disques de feuille de vigne placées en boîte de Pétri sur 3 couches de papier filtre imbibé d'eau permutée, à raison de 3 gouttes de 20 µl par disques.

Ces gouttes étaient éliminées à l'aide d'une micropipette par aspiration sous vide 24 heures après.

- soit pulvérisées sur des jeunes plants bouturés recouverts ensuite pendant 24 heures par une cloche plastique jouant le rôle de chambre humide. Cette cloche était remise la veille des notations, 6 jours après la contamination, pour assurer l'humidité nécessaire à la sporulation.

Dans les deux cas, l'incubation s'effectuait en chambre de culture éclairée 12 heures par jour et à la température de 22 - 25°C.

# 2. TECHNIQUES DE PRODUCTION, DE MATURATION ET DE GERMINATION DES OOSPORES

La mise au point de ces techniques ayant fait l'objet d'une partie de notre travail, nous les avons présentées dans la chapitre "Résultats " (Chap. III. § II. 1).

# 3. TECHNIQUES DE CONTAMINATION PAR MACROSPOROCYSTES

A partir des macrosporocystes issus de la germination contrôlée des oospores, des contaminations ont été réalisées sur disques de feuilles au laboratoire pour tester la " qualité " de l'inoculum et sur jeunes semis en plein champ afin de simuler le développement de foyers primaires en conditions naturelles.

## 3.1. Sur disques de feuille de vigne

Les macrosporocystes ont été prélevés, sous la loupe binoculaire, à l'aide d'une aiguille fine par le pédicelle et déposés dans une goutte d'eau sur la face inférieure de disques de feuille de vigne placés en boîte de Pétri sur 3 couches de papier filtre imbibées d'eau permutée, à raison d'une goutte de 20 µl par disque.

Le nombre de macrosporocystes inoculés variait en fonction de l'objectif poursuivi. La libération des zoospores et la pénétration se sont effectuées à une température de 22 - 25°C en chambre de culture.

Les gouttelettes ont été éliminées par aspiration sous vide, 24 heures après.

L'incubation a nécessité environ 5 à 7 jours (à 22 - 25°C), au bout desquels les sporulations sont apparues.

## 3.2. Sur jeunes semis en plein champ

Des feuilles riches en oospores ont été récoltées dans le vignoble expérimental de Bardanac en octobre et ont été placées dans une boîte en plâtre à modeler ( $L:14~cm;\ l=14~cm;\ H=5~cm$ ). Celle-ci a été enfouie dans le sol, à 5 cm de profondeur, pendant tout l'hiver.

Lorsque les oospores ont été estimées mûres, c'est à dire susceptibles de germer dans les conditions optimales (20°C), des feuilles ont été retirées de la boîte environ tous les 15 jours, à raison de 4 à 5 feuilles par prélèvement. Elles ont alors été grossièrement broyées dans un mortier avec 100 g de sable grossier et de l'eau permutée.

La suspension obtenue a été déposée à la surface de 10 pots contenant de jeunes plants issus de semis (chap II, § I 1.3) placés en plein champ.

Dix jours plus tard, si aucune sporulation n'était apparue, une feuille par plant était prélevée et placée en chambre de culture à 22 - 25°C pour permettre l'extériorisation des symptômes et apprécier ainsi une éventuelle contamination latente.

# 4. TECHNIQUES CYTOLOGIQUE D'OBSERVATION DES OOSPORES IN SITU

#### 4.1. Décoloration des tissus foliaires

Pour observer les oospores à l'intérieur des tissus foliaires, les feuilles riches en oospores ont été décolorées dans de l'eau de javel à 12 p. cent pendant 3 heures, rincées à l'eau permutée, puis montées entre lame et lamelle dans une goutte d'eau permutée.

#### 4.2. Coloration au carmino-vert

Pour localiser les oospores dans les parenchymes foliaires, des coupes transversales de 15  $\mu$  d'épaisseur ont été effectuées à l'aide d'un microtome à congélation (PELCOOL) dans des feuilles riches en oospores. Les coupes fines ont été décolorées dans de l'eau de javel à 12 p.cent pendant 10 mn, rincées à l'eau permutée et colorées dans le carmino - vert pendant 15 mn. Le montage a été fait dans l'eau permutée. Les éléments lignifiés doivent être colorés en vert et le collenchyme en rose.

# 4.3. Observation des oospores en microscopie électronique à transmission

Des carrés de feuille de vigne de 1 mm de côté, riches en oospores d'âges différents, ont été fixés :

- soit dans une solution de glutaraldéhyde diluée à 3 p.cent ou à 6 p.cent dans un tampon cacodylate, pH = 7.5,
- soit dans une solution de paraformaldéhyde obtenue en dissolvant 2 g de ce produit dans 25 ml d'eau permutée.

Cette solution, chauffée à 60.70°C pendant 5mn, doit devenir limpide après adjonction de 1 à 3 gouttes de Na OH (N). Après addition de 10ml de glutaraldéhyde à 25 p.cent, la nouvelle préparation a été ajustée à 50 ml avec du tampon cacodylate (KARNOVSKY, 1965).

Dans chacune des préparations, 5 p.cent de saccharose ont été ajoutés afin de faciliter la pénétration du fixateur dans les cellules.Les échantillons ont été fixés sous vide, à 20°C, pendant 12 heures, puis rincés dans le tampon cacodylate pendant 12 heures à 3°C.

Les échantillons ont été déshydratés dans une série d'alcool détaillée ci-après puis inclus dans de l'Epon pendant une heure.

#### Série d'alcool:

alcool 30° : 1 fois 10mn alcool 50° : 1 fois 10mn alcool 70° : 1 fois 10mn alcool 90° : 1 fois 10mn alcool 100° : 2 fois 10mn oxyde propylène : 3 fois 10mn

Les coupes ultra-fines (600 A°) effectuées à l'aide d'un couteau en diamant ont reçu un traitement contrastant.

La déshydratation, l'inclusion, les coupes ultra - fines et les observations ont été effectuées par le laboratoire de microscopie électronique de l'Université de Bordeaux I.

## 5. DETERMINATION DU PREMIER STADE DE SENSIBILITE DE LA VIGNE A P. viticola

Afin d'améliorer la prévision des premiers foyers de maladie au printemps, nous avons essayé de déterminer, avec J.P. BARRET (stagiaire E.N.I.T.A.), le stade phénologique le plus précoce à partir duquel les plantes sont réceptives à *P.viticola* 

## 5.1. Les cépages

Pour prendre en compte, dans notre étude, l'influence du patrimoine génétique sur la réceptivité de la vigne, nous avons choisi 8 cépages différents dans la collection variétale de la station de Viticulture de l'INRA de Bordeaux, située sur le domaine de la Grande Ferrade. Il s'agissait de 4 cépages à raisins rouges : Cabernet - Franc, Cabernet - Sauvignon, Malbec et Merlot, et de 4 cépages à raisins blancs : Muscadelle, Sauvignon, Semillon et Ugni - Blanc.

### 5.2. Méthode

Pour les 8 variétés retenues, nous avons prélevé des jeunes rameaux aux stades E, F et G de Baggiolini, indemnes de produits anti-mildiou grâce à l'ensachage des astes retenues, avant chaque traitement, à raison de 4 rameaux issus de 4 ceps différents par stade et par variété.

Les échantillons prélevés ont été immédiatement mis en conditions de survie avant d'être inoculés. Pour cela, la base des jeunes rameaux portant des bourgeons au stade E (feuilles étalées) a été trempée dans des tubes à hémolyse remplis d'eau permutée, placés dans des portoirs à l'intérieur de mini-serres pour maintenir une atmosphère humide.

Tableau 1 : Pesticides utilisés pour tester leur effet sur les oospores obtenues en conditions contrôlées

Fongicides anti-mildiou (matières actives)	Nature de la spécialité commerciale utilisée	Action	Dose d'application (mg / 100 ml)
Phoséthyl-Al	PM	Systémique	200
Métalaxyl	PM	Systémique	30
Cymoxanil	PM	Pénétrant	30

Aux stades F et G, les feuilles ont été séparées des rameaux et placées sur un papier filtre imbibé d'eau permutée tapissant le fond d'un bac en plastique. Lorsque leur taille était trop importante, elles étaient découpées en rondelles de 18 mm de diamètre, à l'aide d'un emporte-pièce. Les bacs étaient recouverts d'une vitre pour faire office de chambre humide.

Après contamination des bourgeons (stade E) par pulvérisation, et des feuilles (stades F et G) par dépôt de gouttes de 20 µl d'une suspension de sporocystes (25.000 sp/ml), les échantillons ont été placés en chambre de culture. Le nombre de gouttes déposées était proportionnel à la surface des feuilles et calculé de manière à réaliser un maximum d'inoculations.

Cinq à sept jours après l'inoculation, nous avons noté la présence (+) ou l'absence (-) de sporulation.

## 6. TESTS DE SENSIBILITE DES OOSPORES AUX FONGICIDES

Grâce aux méthodes d'études de la maturation et de la germination des oospores mises au point (chap III, § II) nous avons étudié :

- d'une part l'effet d'inhibition de certains fongicides sur la formation des oospores,
- et d'autre part, l'influence de certains fongicides sur la maturation et sur la germination des oospores.

Les fongicides utilisés en pulvérisation sur des feuilles de vigne sont présentés dans le tableau 1.

# 6.1. Effet d'inhibition sur la formation des oospores

Nous avons utilisé la technique d'obtention des oospores en conditions contrôlées décrites au chapitre III (§ II. 1).

Après la phase d'incubation à 20°C (1 semaine après l'inoculation), les feuilles ont été traitées, par pulvérisation, avec 3 fongicides anti-mildiou étudiés (Cymoxanil, Métalaxyl, Phoséthyl Al), à raison de 24 feuilles par fongicide. Puis les échantillons ont été placés en enceinte climatique à 10°C pour permettre l'oogénèse.

Un lot de 24 feuilles non traitées a constitué le témoin. Trois semaines plus tard, les feuilles étaient régulièrement observées sous la loupe binoculaire pour apprécier la présence (notée +) ou l'absence (notée -) d'oospores à l'intérieur des tissus.

<u>Tableau 2</u>: Fongicides utilisés pour tester leur effet sur les oospores formées en conditions naturelles

Fongicides (Matières actives)	Dose d'application (m.a.) g / hl
Mancozèbe	280
Captafol + Folpel	32 + 128
Metalaxyl + Folpel	25,5 + 127,5
Cymoxanil + Mancozèbe	12 + 140
Phosethyl Al + Folpel + Fenarimol	150 + 75 + 1

# 6.2. Effet d'inhibition sur la maturation et sur la germination des oospores

#### 6.2.1. Oospores obtenues en conditions contrôlées

Des disques de feuilles, riches en oospores obtenues en conditions contrôlées, 3 semaines après l'inoculation, ont été traités par pulvérisation avec 3 fongicides anti-mildiou (Cymoxanil, Métalaxyl, Phoséthyl Al), à raison de 20 disques par fongicide.

Les disques ont ensuite été empilés à l'intérieur de tubes de plâtre placés dans des pots remplis de sable grossier arrosés tous les 2 jours. Les oospores ont été soumises, pendant toute leur maturation, à une alternance hebdomadaire de température de 10°C dans une enceinte climatique et de -5°C dans le compartiment supérieur d'un réfrigérateur.

Après deux mois de maturation en conditions contrôlées, un disque par tube a été prélevé tous les 15 jours.

Les oospores étaient isolées sur eau gélosée selon la méthode décrite au chapitre III, (§ II. 1.3.) et placées en enceinte climatique, dans les conditions de germination optimale.

Pour chaque échantillon, nous avons apprécié le pourcentage et la vitesse de germination. Vingt disques de feuilles non traités ont été utilisés comme témoin.

## 6.2.2. Oospores formées en conditions naturelles

Des feuilles riches en oospores naturelles ont été prélevées le 28/10/85 sur des ceps fructifères traités régulièrement tous les 14 jours selon le protocole CEB n° 7, avec les fongicides précisés dans le tableau 2.

Des feuilles issues d'une parcelle non traitée ont été utilisées comme témoin.

Comme dans l'essai précédent, 20 disques par fongicide ont été découpés, empilés dans des tubes de plâtre et ont subi les mêmes conditions contrôlées de maturation. Les échantillons ont été prélevés tous les 15 jours après 3 mois de maturation et placés dans les conditions optimales de germination.

Pour chaque échantillon, nous avons noté le pourcentage et la vitesse de germination.

CHAPITRE III: RESULTATS

Notre premier travail a été de simuler sur plusieurs années (depuis 1975) les risques de mildiou grâce au modèle d'Etat Potentiel d'Infection de *P.viticola* (version 1983 originelle) afin de comparer les courbes de risques simulées avec les dégâts observés, ainsi, de valider partiellement ou totalement les hypothèses et les concepts et donc de les modifier éventuellement.

Pour cela, nous avons essayé d'étudier la phase sexuée de *P.viticola*, et plus particulièrement l'influence des conditions de maturation sur la dynamique de germination des oospores.

Grâce aux résultats obtenus, nous avons tenté de modéliser la germination des oospores afin d'améliorer la prévision des sorties des foyers primaires au printemps.

Enfin, à l'aide de techniques mises au point pour maîtriser la connaissance de la phase sexuée, nous avons apprécié l'efficacité de certains fongicides sur l'oogénèse et sur la maturation des oospores dans le but d'améliorer la lutte contre ce parasite.

Tableau 3: Evolutions du modèle de 1981 à 1983

	VERSION 1981	VERSION 1982 Formule originelle	VERSION 1982 Formule corrigée	VERSION 1983 Formule originelle
Variations E.P.I	0	0	0 + 100	-20 → +20
	- 1er Novembre → 31 Mars	- 1er Octobre →31 Mars	- 1er Octobre -> 31 Mars	- 1er Octobre — 31 Mars
PHASE		- E.P.I. Ø = 50	- E.P.I.Ø = 50	- E.P.I.Ø= Ø
HIVERNALE	- mois non pondérés	- mois pondérés	<ul> <li>Répartition des pluies intégrée = énergie négative</li> </ul>	- calcul de l'énergie négative modifie
OU POTENTIELLE	- valeurs critiques = moyennes mensuelles	-valeurs critiques = Normales sur 30 ans		
		- pluies bomées	- bomes des pluies modifiées	
		- Avril = Phase Post- hivernale		- H.R. critique est constante pour tous les mois : $Uc = 75$ -
PHASE	- 1er Avril -> 31 Juillet	- 1er Mai 👉 31 Août	- 1er Avril → 31 Août	- Calcul de l'Humidité relative corrigée
VEGETATIVE	- mois pondérés	- mois non pondérés (sauf Avril)	- mois non pondérés	CLI+NII
CINETIQUE	************	- valeurs critiques = normales sur 30 ans	- Température et humidité relative bornées	$U_{m} = \frac{C_{N} + C_{m}}{2}$ $IIN = H R \text{ nocturne movemne}$
		- Création du Mur de Potentiel	T < 20°C H.R > 50°C	$18h \longrightarrow 9h$ UD = H. R. diurne moyenne
				10 II N

#### I. SIMULATIONS DES RISQUES DU MILDIOU

Nous avons, dans un premier temps, éprouvé la version 1983 du modèle "E.P.I. mildiou" sur 8 années (1975 à 1982) en comparant les valeurs d'E.P.I. calculées aux taux de dégâts signalés pour la région de Bordeaux.

Pour améliorer les simulations, nous avons été conduits, avec S. STRIZYK, à tester l'apport de quelques corrections. Lorsque les nouvelles simulations effectuées nous ont paru suffisamment représentatives, nous avons alors testé, au vignoble, une stratégie de traitements élaborée à partir du modèle.

#### 1. AMELIORATION DE LA VERSION 1983 DU MODELE D'E.P.I. MILDIOU

#### 1.1. Evolution du modèle de 1981 à 1983

Depuis l'écriture de la première version du modèle E.P.I., en 1981, S. STRIZYK a proposé un certain nombre de modifications successives du modèle qui sont résumées dans le tableau 3.

#### 1.1.1. Version 1981

Cette version a été éprouvée dans les conditions de la région bordelaise par A. BONNIN (mémoire E.N.I.T.A., 1981).

Les simulations des années 1975 à 1981 étaient globalement satisfaisantes. La valeur de l' E.P.I. fin mars caractérisait bien la situation de l'année, bien qu'étant surestimée, ce qui entrainait des répercussions sur la phase végétative. Il fallait donc améliorer, en priorité, la phase hivernale.

Les conclusions des différents experts de l'A.C.T.A., de l'I.N.R.A. et du S.P.V. furent les suivantes :

- Les oospores se formant dès la fin septembre, il faut inclure le mois d'octobre dans la phase hivernale.
- Il semble exister un seuil minimal et un seuil maximal de quantité de pluie en-deça et au-delà desquels la pluie n'exerce pas d'action biologiquement

Tableau 4: Classification des années en fonction de la gravité des attaques de mildiou dans la région Aquitaine établie selon le nombre d'avis de traitements et les constats de dégâts par des experts (SPV, INRA, ITV, ACTA).

Années	1975	9261	161	1978	1978 1979 1980		1981 1982	1982	1983 1984 1985 1986	1984	1985	1986
Nombre de traitements (stations d'Aventissements Agricoles)	4-6	2-4	12	4-6	3-4	4-6 3-4 6-8 5-8 5-7 7-9 6-8 8-10 6-8	5-8	5-7	7-9	8-9	8 - 10	8-9
Dégâts observés par les experts (appréciation globale)	faibles	nuls	très graves	faibles	faibles	moyens	faibles	moyens attaques attaques tardives tardives	moyens attaques attaques tardives graves	slnu	graves	sluu
Rang de classement selon Le nombre de traitements	3	-	12	ευ.	2	7	5	5	10	7	11	7
Classe de gravité des dégâts (1-4)	2	1	4	2	2	3	2	3	3	1	4	-

significative sur la maturation des oospores.

- La répartition des pluies dans le temps, pendant la phase hivernale, doit être prise en compte dans le modèle.
- Il existe probablement une phase transitoire critique entre fin mars et fin avril qui correspond à l'arrivée à maturité des oospores.
- Pour assurer sa survie d'une année sur l'autre le parasite possède une énergie minimale (mur de potentiel).
- Un excés de température (> 20°C) ou une baisse importante de l'humidité relative peut affecter la faculté germinative des spores pendant la phase végétative.

#### 1.1.2. Version 1982

Les formules originelle et corrigée ont été testées pour la région bordelaise par F. BUREAU (mémoire E.N.I.T.A., 1982).

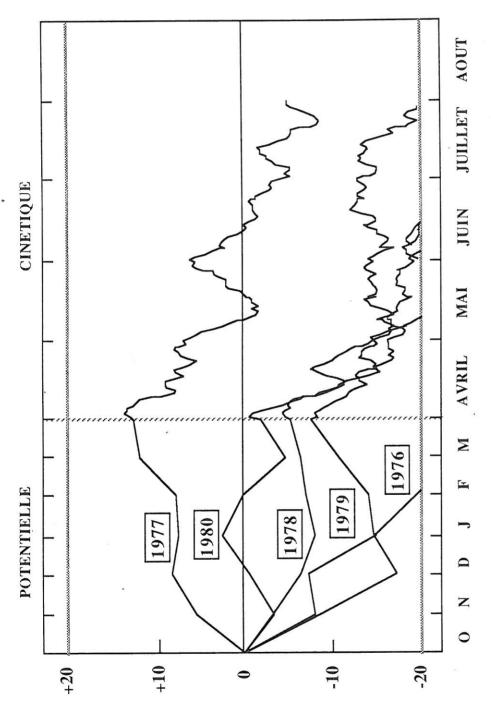
L'intégration de la fréquence des pluies pendant la phase hivernale a alors paru constituer une modification très positive et a permis des simulations conformes à l'évolution du mildiou pour toutes les années simulées (1975 à 1982).

Cependant, ce modèle paraissait encore perfectible, notamment la valeur de l'E.P.I. fin mars, afin de donner une indication plus précise et plus fiable des risques de maladie pour l'année étudiée. Aucune amélioration essentielle ne pouvait être apportée à ce stade, faute de connaissances biologiques supplémentaires sur la phase sexuée du parasite pour établir une meilleure correspondance entre le niveau de l'E.P.I. et le pouvoir germinatif des oospores.

#### 1.1.3. Version 1983

La version proposée en 1983, qui est celle que nous avons testée au début de notre thèse, n'apportait aucun bouleversement conceptuel à la version 1982.

Le changement des bornes de l'E.P.I. permettait toutefois de mieux traduire le niveau de l'E.P.I. en terme d'organisation du parasite donc en terme de risque. En effet, si le risque réel de maladie est nul, il est plus convenable de le relier à une valeur d'E.P.I. négative (ce qui est le cas quand les bornes sont + 20 et - 20) qu'à une valeur positive (ce qui était obligatoirement le cas quand les bornes étaient 0 et + 100).



SIMULATION DES RISQUES MILDIOU AVEC LA VERSION 1983 DU MODELE E.P.I. MILDIOU DE 1976 à 1980. FIGURE 12

Classes de gravité observées au vignoble :

POSTE METEOROLOGIQUE: MERIGNAC

La principale amélioration entre 1982 et 1983 concernait le calcul de l'humidité relative (H.R) pendant la phase végétative, qui intégrait le cycle circadien et mettait plus en valeur le rôle de l'humidité relative diurne sur l'agressivité du parasite.

#### 1.2. Mise à l'épreuve de la version 1983 du modèle "EPI Mildiou"

Pour éprouver le modèle en le confrontant aux situations réelles, il a d'abord été nécessaire d'établir des critères d'appréciation de ces situations.

Nous pensions utiliser comme critère d'intensité des épidémies, le nombre de traitements préconisés par les bulletins du Service de la Protection des Végétaux (Tableau 4). Ce chiffre ne reflète cependant pas toujours la gravité des épidémies telle qu'elle a été appréciée par les experts viticoles de la région.

En revanche, l'analyse des bulletins a permis de suivre régulièrement l'évolution de l'état sanitaire des vignobles pendant toute la période végétative de la Vigne en Aquitaine.

D'après ces indications, nous avons déterminé 4 classes correspondant à des niveaux d'attaques croissants :

- classe 1 : attaques nulles (années 76 84 86)
- classe 2 : attaques faibles sans incidence économique (années 75-78-79-81)
- classe 3 : attaques moyennes (années 80 82 83)
- classe 4 : attaques graves et généralisées (années 77 85)

Les simulations des risques de mildiou faites avec le modèle (version 1983 originelle), à postériori, de 1976 à 1980, sur un micro-ordinateur MICRAL R2E, sont résumées dans la figure 12.

Les résultats obtenus montrent que les valeurs de l'E.P.I. calculées fin mars, bien que correctement corrélées avec la gravité du Mildiou selon les années, sont trop basses donc trop optimistes. La gravité de l'année 1977, particulièrement, est très sous-estimée.

Deux hypothèses pouvaient être formulées :

- Poids du facteur de répartition des pluies trop important.
- Mauvais calcul de l'humidité relative corrigée car il ne tient pas compte du nombre d'instants composant chacune des phases du cycle circadien.

Tableau 5: Corrections apportées à la version 1983

Calcul de répative si $K = \frac{\text{hauteur de pluie de la décade (mm)}}{\text{Nombre de jours de pluie de la décade (mm)}} \ge 9 \text{ si } K \ge 9 \text{ alors } EN = 1,5 \log (K)$ Facteur de répatition des pluies de la décade (mm) alors $EN = In K$ Calcul de l'Humidité Relative $EN = In K$ Bornes de U  Calcul de $EN = In K$ Calcul de		1		
Calcul de répative corrigée (U)  Bornes de U  Calcul de la décade (mm)  Facient de la décade la décade la décade la décade la decade la la lors EN = ln K  Calcul de l'Humidité Relative Corrigée (U)  Bornes de U  Catcul de l'Humidité Relative (T)  Catcul de l'Humidité Relative Critique (Uc)  Paramètre de l'All la phase végetative (ct)  Bornes de l'EPI  Calcul de l'Humidité Cairul de l'All			VERSION 1983	VERSION 1983 CORRIGEE
Calcul. de l'Humidité $Om = \frac{UN + UD}{2}$ $Om = \frac{UM + UD}{2}$ $Om = \frac{UM}{2}$ $Om = U$	OLENLIEUTE	Calcul de l'énergie négative = Facteur de répartition des	hauteur de pluie de la décade (mm)  Nombre de jours de pluie de la décade alors EN = ln K	si K $\ge 9$ alors EN = 1,5 log (K)
Bornes de U et de la Température (T)  Calcul de l'Humidité Relative Critique (Uc) Paramètre de Pondération de la phase végétative (ct)  Bornes de l'EPI  -20 ≤ EPI ≤ +20		Calcul de l'Humidité Relative Corrigée (U)	UN + UD	$U_{\rm m} = \frac{5 \text{UN} + 3 \text{UD}}{8}$
Calcul de I'Humidité Relative Critique (Uc) Paramètre de Pondération de la phase végétative (ct)  Bornes de l'EPI 20 \leq EPI \leq +20	ദവാ	Bornes de U et de la Température (T)	Um≥50 T≤19	65 ≤ Um ≤ 90 T non bornée
Paramètre de Pondération de la phase végétative (ct)  Bornes de l'EPI -20 < EPI < +20	ZE CIZELI	Calcul de l'Humidité Relative Critique (UC)	Uc = 75 pour tous les mois	Uc = Normales sur 30 ans pour chaque mois
20 < EPI < +20	AHA	Paramètre de Pondération de la phase végétative (ct)	$ct = 1,5 \times 10$	$ct = 1,2 \times 10^{-2}$
	earne talen oo ook oo oo oo oo	Bornes de l'EPI	20 ≤ EPI ≤ +20	-18 ≤ EPI ≤ +18

### 1.3. Modifications apportées à la version 1983 (Modèle 83 corrigé)

Les modifications apportées au modèle version 1983 originelle, dès le début de l'année 1983, sont résumées dans le tableau 5.

La nouvelle version a constitué la version 1983 corrigée du modèle.

Les corrections apportées ont été mineures en ce sens qu'elles ne remettaient pas en question les concepts fondamentaux du modèle. Elles devaient permettre une meilleure représentation du comportement épidémique de *P.viticola*.

- en donnant un poids particulier à la répartition des pluies dans le calcul de E.N.
- en donnant plus de poids à l'humidité relative durant la phase diurne que durant la phase nocturne, dans le calcul de U.
- en bornant plus sévèrement les valeurs de l'humidité relative, mais en supprimant la borne de température fixée à 19°C (injustifiée biologiquement).

Dans ces conditions, le calcul de l'E.P.I. était établi selon les bases suivantes :

- Phase d'énergie potentielle

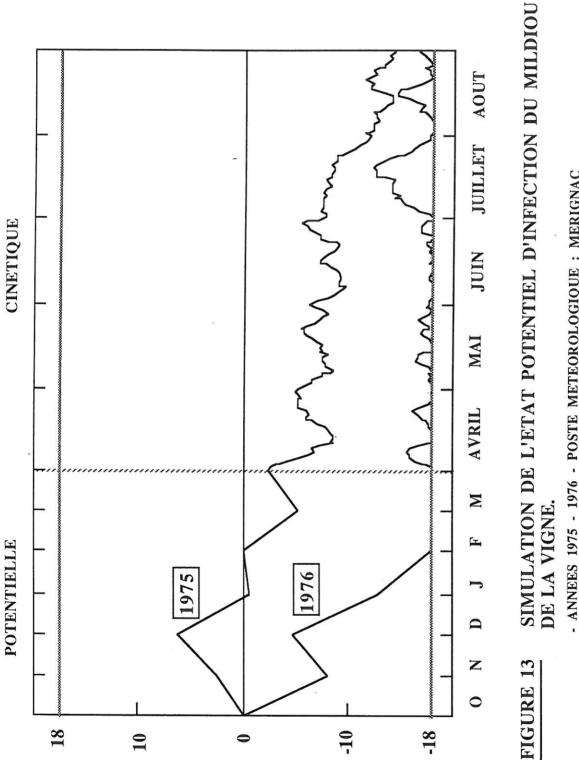
PE = 2 x ct x (
$$\sqrt{\text{H}} - \sqrt{\text{H}_c}$$
)  
EP = 0,2 x ct x ( $\sqrt{\text{H}}$  x  $\sqrt{\text{T}} - \sqrt{\text{H}_c}$  x  $\sqrt{\text{T}_c}$ )

$$ct = constante mensuelle (cf chap. I)$$

si k 
$$\geq \frac{135}{\text{NJM}}$$
 alors  $\text{EN}_i = a \log (K_i)$   
avec  $a = \frac{\text{NJM x 1,5}}{18}$ 

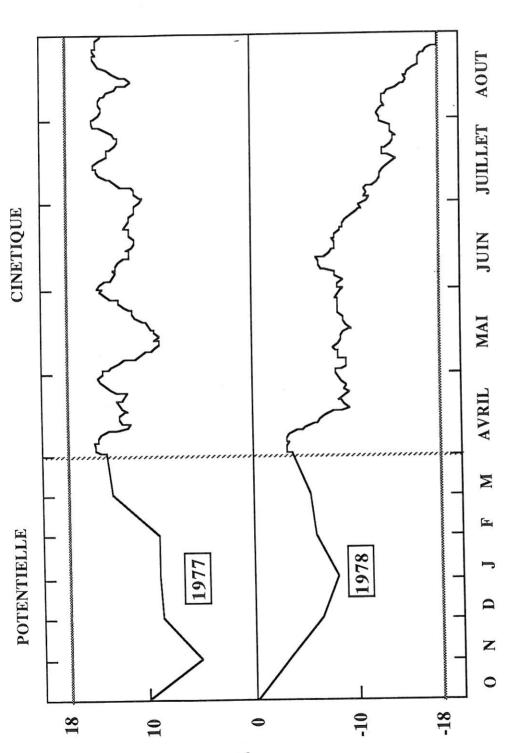
$$EN = \sum_{i=1}^{3} EN_i$$

$$E.P.I. = E.P.I. \emptyset + (PE + EP - EN)$$



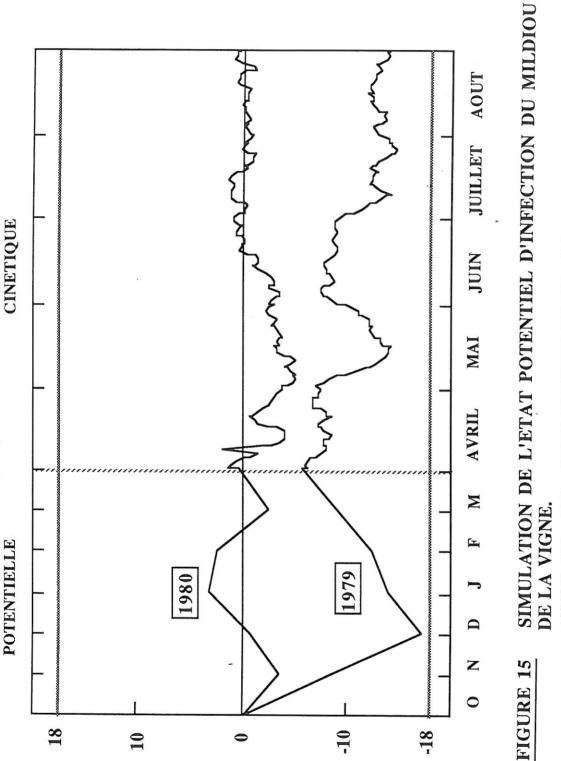
DE LA VIGINE.

- ANNEES 1975 - 1976 - POSTE METEOROLOGIQUE : MERIGNAC année 1975 classe 2 année 1976 classe 1

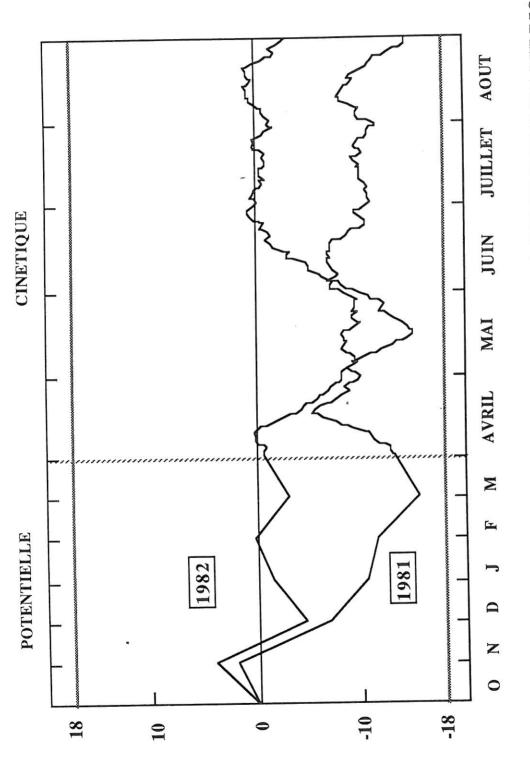


SIMULATION DE L'ETAT POTENTIEL D'INFECTION DU MILDIOU DE LA VIGNE. - ANNEES 1977 - 1978 - POSTE METEOROLOGIQUE : MERIGNAC FIGURE 14

année 1977 classe 4 année 1978 classe 2



- ANNEES 1979 - 1980 - POSTE METEOROLOGIQUE : MERIGNAC année 1979 classe 2 année 1980 classe 3



SIMULATION DE L'ETAT POTENTIEL D'INFECTION DU MILDIOU DE LA VIGNE. FIGURE 16

- ANNEES 1981 - 1982 - POSTE METEOROLOGIQUE : MERIGNAC année 1981 classe 2 année 1982 classe 3

- Phase d'énergie cinétique

$$U_{m} = \frac{(U_1 + U_2 + U_3) + 5UN}{8}$$

 $UM - 0.16\sigma < Um < UM + 0.7\sigma$ 

 $\sigma$  = écart type de UM sur 20 ans minimum

E.P.I. = 0,012 x [ (U 
$${}_{m}^{2}\sqrt{T}$$
 - UM  ${}^{2}\sqrt{TM}$ ) / 100 ] + E.P.I. Ø

### 1.4. Simulations des risques avec le modèle version 1983 corrigée

Les simulations faites avec le matériel informatique EPSON décrit au chapitre II ont permi d'obtenir les résultats présentés dans les figures 13, 14, 15, 16, 17 et 18.

#### 1.4.1. Simulations a postériori des années 1975 à 1982

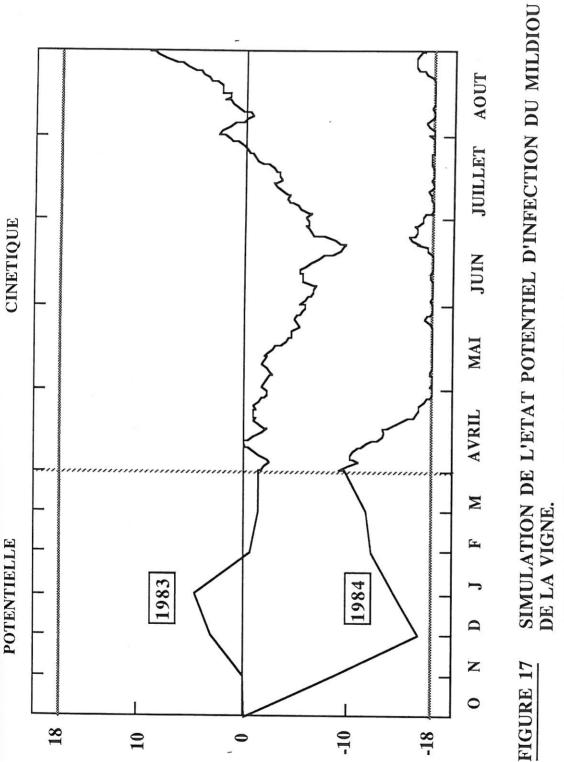
Les nouvelles valeurs de l'E.P.I. fin mars nous ont donné, très précocement, une première indication des risques probables au printemps et même, ce qui est particulièrement intéressant, une idée générale de la gravité de l'année. (Figures 13, 14, 15, 16).

En 1977, l'E.P.I. très élevé à la fin mars, indiquait des contaminations primaires agressives et nombreuses et laissait présager une année à hauts risques si les conditions climatiques demeuraient favorables au parasite, ce qui fut précisément le cas. Les attaques observées au vignoble ont été effectivement d'une gravité exceptionnelle.

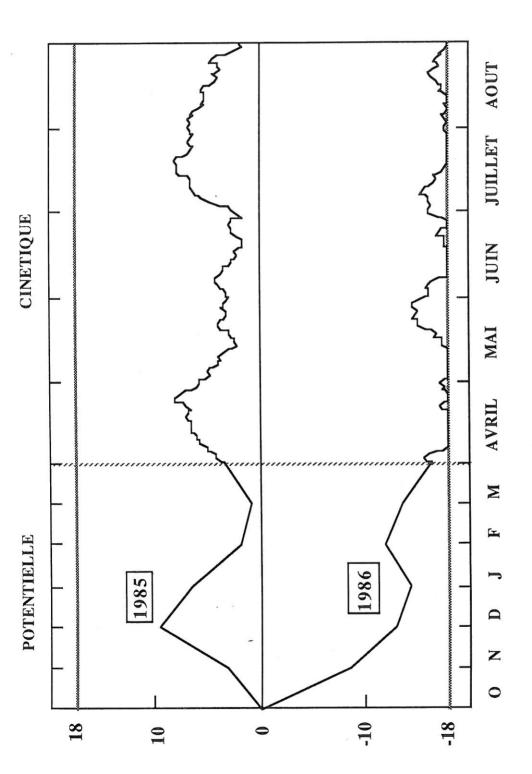
A l'inverse, en 1976, l'E.P.I. fin mars traduisait un risque nul. Il aurait fallu, dans cette situation, des conditions climatiques catastrophiques et inhabituelles pour inverser la tendance. Tel ne fut pas le cas. Il n'y a pratiquement pas eu de mildiou en 1976.

On doit cependant constater l'existence d'une zone -critique de l'E.P.I. [-10, 0] qui ouvre toute possibilité d'évolution du Mildiou selon les conditions climatiques ultérieures, la maladie pouvant progresser ou décroître très brutalement.

Dans l'ensemble, les simulations sont donc apparues très satisfaisantes. Ceci nous a conduit à tester la fiabilité du modèle les 4 années suivantes, de 1983 à 1986.



- ANNEES 1983 - 1984 - POSTE METEOROLOGIQUE : MERIGNAC année 1983 classe 3 année 1984 classe 1



SIMULATION DE L'ETAT POTENTIEL D'INFECTION DU MILDIOU DE LA VIGNE. FIGURE 18

- ANNEES 1985 - 1986 - POSTE METEOROLOGIQUE : MERIGNAC année 1985 classe 4 année 1986 classe 1

#### 1.4.2. Simulations des années 1983 à 1986

Les résultats des simulations des risques pour les années 1983 à 1986 sont présentés sur les figures 17 et 18.

A la différence des années précédentes où les simulations étaient effectuées à postériori, nous avons pu suivre simultanément l'évolution dans le temps du parasite in natura et les simulations des risques.

Pour ces 4 années, les simulations obtenues sont tout à fait corrélées avec les observations faites au champ tant par les experts régionaux que par nous-même. En 1985, fin mars, l'E.P.I. élevé et les conditions météorologiques pluvieuses laissaient entrevoir une année proche de 1977. Le niveau constamment élevé de l'énergie du parasite pendant la végétation de la Vigne a bien reflété le mauvais état sanitaire du vignoble. Par contre, en 1984 et 1986, le niveau extrêmement bas de l'E.P.I. fin mars et pendant toute la phase cinétique indiquait des risques nuls comme en 1976. Ceci fut confirmé par les faits.

Le cas de l'année 1983 fut particulièrement intéressant. Au printemps, pratiquement aucun foyer n'avait été décelé. Par conséquent, il n'y avait pas pour les observateurs un inoculum potentiel suffisant pour assurer des repiquages d'autant plus que les conditions météorologiques ont été extrêmement défavorables au parasite jusqu'à la mi-juillet. Aussi, les risques paraissaient-ils minimes selon les critères habituels d'appréciation. Or, à partir du début juillet, la remontée rapide et constante de l'E.P.I. indiquait des risques graves et imminents dès qu'une pluie surviendrait.

De violents orages, début août, ont effectivement entraîné de graves contaminations, avec des dommages de Rot brun sur grappes, d'autant plus importants qu'elles étaient inattendues (vignobles mal protégés).

Ce modèle modifié permettant de simuler correctement les risques mildiou à chaque instant de la période végétative de la vigne, nous avons alors tenté de l'exploiter comme base de décision de traitement.

L'intérêt majeur d'un modèle, en phytopatologie, est en effet de définir une stratégie efficace et vulgarisable.

#### 2. EXPERIMENTATIONS AU VIGNOBLE

Dès 1983, une première tentative d'application du modèle pour définir une stratégie de traitement a été effectuée dans un vignoble privé à l'Isle-St- Georges (33). Lors de cette première approche, la stratégie EPI a permis d'économiser 2 traitements sur les 8 traitements conseillés par les

stations d'Avertissements Agricoles, pour une protection apparemment aussi efficace. Les résultats ne sont pas rapportés ici car l'appréciation des dégâts a été réalisée sommairement, faute de temps.

En 1985 et 1986, le SRIV\* a pu mettre à notre disposition une parcelle expérimentale sur le domaine INRA de Couhins, qui, bien qu'adaptée aux objectifs de notre recherche, présentait l'inconvénient d'être coplantée par un cépage partiellement résistant au Mildiou, l'hybride 8502. Cet hybride, en présence de conditions très favorables au Mildiou peut néammoins présenter des taches fructifères. De plus, la gestion de la parcelle destinée à des expérimentations pluridisciplinaires excluait la présence de ceps témoins non traités.

L'essai de comparaison mis en place comportait 2 stratégies de traitements. Pour cela, la parcelle de 1364m² a été subdivisée en 2 parties égales :

- Une partie a reçu systématiquement 3 traitements espacés d'un mois, le premier étant appliqué au stade début floraison.

Le nombre d'application, prédéterminé, était faible en raison du caractère de résistance partielle à *P.viticola* du cépage. Cette stratégie pouvait être considérée comme minimale par rapport au nombre de traitements habituellement réalisés contre le Mildiou sur variétés sensibles.

- L'autre partie a été traitée selon la "stratégie EPI" suivante :

. si EPI ≤ -10 : pas de traitement même en présence de pluie

. si -10 < EPI < 0 : cette zone critique était à priori, difficile à gérer.

Les variations de l'EPI devaient être surveillées très attentivement et un traitement réalisé dès qu'une remontée importante de la courbe coïncidait avec

une pluie supérieure à 2mm.

. si EPI≥0

: toute augmentation du niveau de l'EPI coïncidant

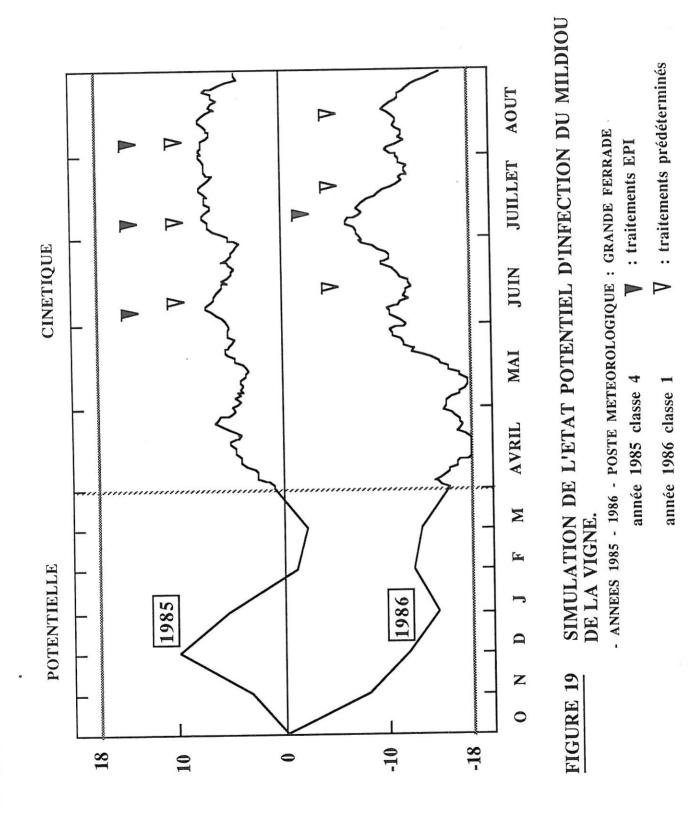
avec une pluie devait entraîner un traitement.

Chacune des 2 parcelles était elle-même subdivisée en 2 sous-parcelles correspondant à 2 niveaux de fumure N-P-K (F.I = 30-15-60 U/ha; F.II = 60-30-120 U/ha).

Les fongicides utilisés étaient composés d'un mélange polyvalent de Phoséthyl-Al, de Folpel, de Mancozèbe et de Triadimefon apportant respectivement 150g/hl, 75g/hl, 68g/hl, 5g/hl. Ces fongicides ont été appliqués avec un pulvérisateur pneumatique à raison de 1000 l/ha.

L'EPI a été calculé avec les données météorologiques recueillies dans 3 localités différentes correspondant aux postes de Merignac, INRA Couhins et INRA Grande Ferrade (GF), (à 5 km de Couhins).

<sup>\*</sup> SRIV : Service de Recherches Intégrées en Pathologie Végétale.



Les données climatologiques des stations automatiques de Couhins et Merignac nous parvenant avec respectivement 3 semaines et 1 mois de décalage par rapport aux mesures, les décisions de traitements ont été prises à partir des simulations INRA GF. A postériori, les différences entre les 3 courbes se sont avérées négligeables.

L'efficacité des stratégies a été appréciée par le pourcentage d'infection des feuilles en fin de saison, évalué sur 16 lots de 100 feuilles réparties sur 5 ceps consécutifs, pour chaque stratégie. Le pourcentage d'infection a été calculé d'après la formule suivante :

$$I = \frac{\sum (n \times c)}{(c-1) \times N} \times 100$$

avec

n = nombre de feuilles notées c

c = classe d'attaque (de 0 à 7)

N = nombre total de feuilles

Les classes qui indiquaient le pourcentage de surface foliaire attaquée étaient définies ainsi :

P. cent surface foliaire mildiousée

classe 0	:	0
classe 1	:	< 2,5
classe 2	:	2,5 à 5
classe 3	:	5 à 10
classe 4	:	10 à 25
classe 5	:	25 à 50
classe 6	:	50 à 75
classe 7	:	75 à 100

1985 et 1986 ont été 2 années très différentes en termes de risques de Mildiou.

Les courbes d'EPI sont présentées sur la figure 19 et les taux de dégâts observés peu de temps avant la vendange sont résumés dans le tableau 6.

La parcelle étant partagée par un chemin, nous avons noté séparemment les 2 côtés dénommés A et B.

<u>Tableau 6</u>: Pourcentage d'infection des feuilles sur ceps fructifères de l'hybride 8502 en 1984 et 1986 en fonction des stratégies de traitements

		180/6	9/08/1985			12/08/1986	1986		
	PREDET	PREDETERMINEE		E.P.I.	PREDETI	PREDETERMINEE	E.1	E,P.I.	
	FUMURE I	FUMURE II	FUMURE I	FUMURE II	FUMURE I	FUMURE II	FUMURE I	FUMURE II	
	6,30	22,00	1,20	2,70	0,20	0,70	00'0	09'0	
	2,90	09'6	4,20	5,40	0,40	0,30	00'0	0,50	
¥	1,80	16,10	2,00	09'0	00,00	1,10	05'0	00'0	
	3,10	14,70	5,80	1,80	09'0	0,80	0,00	0,20	
	Moy: 3,50	15,60	4,10	2,60	0,30	0,70	0,10	0,30	
	3,10	3,80	3,80	4,90	00,00	0,50	00'0	0000	
	3,80	2,30	1,60	3,10	09'0	0,00	0,30	05'0	
9	3,30	3,90	2,70	3,20	0,10	09'0	0,10	06'0	
part of	3,10	5,30	3,80	5,20	00'0	0,40	00'0	00'0	
pr.	Moy: 3,30	3,80	3,00	4,10	0,20	0,40	0,10	0,40	
	Moyenne: 3,40	9,70	3,50	3,30	0,25	0,55	0,10	0,35	

- en 1985, la situation sanitaire des vignobles a été très préoccupante. Les degâts de Mildiou sur *Vitis vinifera* ont été graves. Aussi, les stations d'Avertissements Agricoles ont-elles préconisé jusqu'à 10 traitements anti-mildiou en Aquitaine. Dans la parcelle le premier traitement EPI a été effectué le 4 juin soit 1 semaine avant le premier traitement prédéterminé (11/06) en raison du niveau très élevé de l'EPI qui indiquait des risques extrêmements sérieux.

Compte tenu du niveau constamment élevé de l'EPI pendant la phase végétative, nous avons décidé d'effectuer 2 autres traitements. Ils ont été appliqués aux mêmes dates que ceux de la "stratégie prédéterminée" pour simplifier l'organisation des traitements, soient le 9/07 et le 12/08. Ces 3 traitements ont été nécessaires et suffisants pour assurer une protection correcte du vignoble (3 à 4 p. cent d'infection en moyenne sur feuilles) et aucun dégât de Rot brun sur grappes, malgré une pression d'inoculum élevée incessante.

Le pourcentage assez élevé d'infection (15,6 p. cent ) dans la parcelle F II A traitée selon la "stratégie prédéterminée" s'explique par la présence simultanée de 2 facteurs favorables au Mildiou : un niveau de fumure élevé mais surtout une zone de mouillère dans laquelle un foyer agressif et tenace s'était développé.

En 1986, les risques de Mildiou ont été négligeables selon le modèle EPI. Cependant, les stations d'Avertissements Agricoles ont conseillé en Aquitaine entre 6 et 8 traitements, ce qui était probablement excessif compte tenu de la rareté des taches de maladie observables dans la nature jusqu'aux vendanges.

Aucun dégât n'a été observé sur les ceps 8502 non traités cultivés sur le domaine INRA GF. Le niveau de l'EPI étant resté très bas, 1 seul traitement a été jugé nécessaire le 11 juillet à la suite d'une augmentation de l'EPI dans la zone critique [-10,0]. Nous avons de ce fait économisé 2 traitements par rapport à la stratégie prédéterminée tout en assurant une protection remarquable et comparable (I < 1%).

Nous pouvons établir une analogie entre la stratégie prédéterminée pour le Mildiou (dans le cas de notre essai) et la méthode standard définie pour la Pourriture Grise. En effet, dans les 2 cas, le modèle EPI est utilisé pour déterminer l'opportunité des traitements à des stades ou des périodes prédéfinis.

La stratégie prédéterminée qui était considérée comme minimale l'a été effectivement pour l'année à hauts risques (1985) mais ne l'a pas été pour l'année à faibles risques (1986) où 1 seul traitement a été suffisant.

La stratégie EPI, bien que satisfaisante dans ses résultats, a montré ses limites. Il a été en effet très difficile de définir les valeurs de l'EPI à partir desquelles les traitements devenaient opportuns, la zone critique étant la plus difficile à gérer. On peut se demander notamment si l'unique traitement réalisé en 1986 quand l'EPI était proche de -6, était bien nécessaire. Nous n'avons pas enregistré, en effet, d'attaques notables sur le cépage 8502 non traité.

Il nous paraît donc possible de réduire la zone critique à [-6,0] mais seulement pour la variété considérée. Il n'est pas possible de conclure pour V.vinifera.

D'autres essais doivent donc être réalisés dans le futur. Mais, pour affiner la "stratégie EPI", il faudrait disposer d'un vignoble expérimental dans lequel plusieurs stratégies de traitements selon l'EPI seraient testées et confrontées à celle conseillée par le Service de la Protection des Végétaux. Une parcelle témoin non traitée serait absolument indispensable pour suivre l'évolution de la maladie.

#### 3. CONCLUSION

En l'état actuel de sa formulation, le modèle d'E.P.I. semble simuler le comportement épidémique de *P.viticola* de manière satisfaisante.

Le niveau de l'E.P.I. dès la fin de la phase potentielle donne une indication fiable des risques mildiou au moment de la floraison, notamment dans les situations extrêmes (E.P.I. très haut ou très bas).

Le modèle renseigne sur l'état du parasite en hiver hors de sa phase d'expression. Il permet de mettre en évidence la relation entre l'inoculum primaire et les risques potentiels de maladie pendant la végétation de la vigne. Or, l'inoculum primaire étant l'expression de la phase sexuée, il apparait donc que cette phase joue un rôle déterminant dans la gravité des contaminations primaires en agissant sur la qualité et sur la qualité de l'inoculum disponible en début de saison.

Aussi, plusieurs questions se posent :

- Comment peut-on apprécier biologiquement l'énergie du parasite, c'est à dire la qualité (état de maturation) et la quantité (taux de germination) des oospores ?
- Le modèle repose sur la phase sexuée du parasite même pendant la phase végétative. On peut donc se demander si les oospores constituent réellement l'essentiel de l'inoculum ou s'il y a un autre élément (par exemple le mycélium) qui se substitue en adoptant un comportement épidémiologiquement identique ?

D'après le modèle, un faible potentiel au printemps implique des risques faibles de maladie (exemple 76 - 84 - 86). Par conséquent, il serait extrêmement intéressant de pouvoir intervenir, les années à hauts risques, au moment de l'arrivée à maturité des oospores, pour agir directement sur le potentiel d'inoculum avant l'installation des foyers primaires.

Tous ces problèmes ne peuvent être résolus que par l'étude des conditions déterminantes pendant la phase sexuée.

Compte tenu des contraintes qui se posent pour une telle étude (cette phase et notamment l'oogénèse se déroule sur une période réduite), notre premier objectif a été de mettre au point des techniques permettant de contrôler, au laboratoire, l'ensemble du cycle sexué de *P.viticola*.

# II. ETUDES DE L'INFLUENCE DES CONDITIONS DE MILIEU SUR LA MATURATION ET LA DYNAMIQUE DE GERMINATION DES OOSPORES.

Pour étudier le développement de la phase sexuée de P. viticola, il nous a paru indispensable de pouvoir contrôler ses différentes étapes, tant dans la nature qu'au laboratoire.

Notre premier travail a donc consisté à mettre au point des techniques de production, de maturation et de germination des oospores en conditions contrôlées, et des techniques de mesure de l'état de maturation des oospores.

Grâce à ces techniques, nous avons pu suivre la dynamique de maturation des oospores en conditions naturelles et en conditions contrôlées.

Parallèlement, nous avons essayé de déterminer l'état de maturation à partir de leur aspect morphologique ainsi que les conditions favorables aux contaminations primaires par une étude biologique des oospores.

Enfin, nous avons tenté de préciser les conditions nécessaires à la germination des oospores mûres.

### 1. MISE AU POINT DE TECHNIQUES DE CONTROLE DE LA PHASE SEXUEE

#### 1.1. Technique de production des oospores

#### 1.1.1. Sur feuilles traitées à l'ethrel

Partant du constat selon lequel les oospores se forment dans la nature essentiellement à l'automne sur des feuilles sénescentes, nous avons essayé, dans un premier temps, de recréer ces conditions d'une part sur des feuilles racinées maintenues en boîte de Pétri sur de l'eau, traitées ou non avec une solution d'ethrel (concentrée de 15 mg/l à 1920 mg/l) pour induire le sénescence et d'autre part sur des jeunes plants bouturés en serre, âgés de 3 - 4 mois.

Après inoculation par pulvérisation d'une suspension de sporocystes de *P.viticola* et incubation pendant 7 jours à 20 - 22°C, les feuilles enracinées et les plants bouturés ont été soumis à différentes conditions de lumière (éclairage pendant 24 h, 12 h, 8 h) d'humidité (sec ou saturé) de température (12°C, -4°C, alternance hebdomadaire 12° / 4°C).

Cette technique ne nous a pas permis d'obtenir des oospores.

#### 1.1.2. Sur plantes entières

La technique suivante a été inspirée des travaux de BOUBALS (1958) qui a pu obtenir des oospores en conditions de serre, à des températures élevées de 25° - 30°C, en inoculant des plants de vigne successivement jusqu'à l'épuisement de leur feuillage. De jeunes plants bouturés (var Muscadelle) âgés de 3 - 4 mois, ont été inoculés par pulvérisation d'une suspension aqueuse de sporocystes de *P.viticola*, issus de P1, à la concentration de 25.000 sp/ml, et placés sous serre chauffée, en chambre humide sous une cloche pendant une nuit.

Après une période d'incubation de 7 jours ou de 14 jours, les plants qui étaient arrosés régulièrement, ont été à nouveau placés sous chambre humide. 15 à 21 jours après l'inoculation, quelques feuilles contenaient des oospores.

Ces essais, répétés de janvier à juin 1984, étaient positifs donc encourageants. Cependant, le nombre d'oospores obtenues variait considérablement en fonction des conditions climatiques extérieures qui influaient sur les conditions thermiques et hydriques de la serre. Nous ne pouvions contrôler, en effet, ni l'intensité lumineuse qui devait être suffisante mais non excessive pour ne pas "griller" le feuillage, ni l'humidité qui devait être constamment saturée, ni même la température qui fluctuait entre 20 et 30°C.

#### 1.1.3. Sur feuilles ayant subi un choc thermique

Nous avons constaté que dans la nature, des oospores pouvaient se former sur de jeunes plants de vigne au mois de mai et sur des vignes plus âgées dès le début du mois d'août.

Il nous a semblé qu'une chute de température, après une période suffisamment chaude et humide pour permettre l'installation d'un mycélium intercellulaire, pouvait favoriser la formation des oospores. La nécessité de contrôler la température donc d'utiliser des enceintes climatiques nous a conduit à manipuler des feuilles en survie pour limiter l'encombrement et multiplier les répétitions.

Après de nombreux essais plus ou moins couronnés de succés, nous sommes finalement parvenus à utiliser une technique simple, pratique et reproductible d'obtention d'oospores en conditions contrôlées.

#### . Matériel végétal

Les feuilles ont été prélevées sur des plants bouturés de vigne (var Muscadelle) cultivés en serre. La variété Muscadelle a été choisie en raison de sa grande sensibilité au Mildiou, mais d'autres variétés auraient pu vraisemblablement être utilisées.

#### . Contamination

Les feuilles isolées ont été infectées par pulvérisation d'une suspension aqueuse contenant 25.000 sporocystes de *P.viticola* par ml, issus de P1 ou de P2.

Les feuilles ont été maintenues en survie dans des mini-serres, en condition d'humidité saturante, le pétiole plongé dans l'eau d'un tube à hémolyse, à raison de 24 feuilles par mini-serre.

Pendant 1 semaine, les feuilles ont été placées dans une étuve à la température de 20-22°C, éclairées 12 heures par jour. Dans ces conditions très favorables au Mildiou, le parasite développe un abondant mycélium intercellulaire et quelques sporulations peuvent apparaître.

A l'issue de cette première semaine, la température a été abaissée à 10-12°C. La sporulation du champignon a alors été stoppée.

Dès le 18<sup>e</sup> jour suivant l'inoculation, les premières oospores ont pu être observées à la loupe binoculaire (grossissement 75) au niveau de zones légèrement nécrosées.

Ultérieurement, des symptômes comparables aux "points de tapisserie" observés dans la nature peuvent apparaître. Les oospores deviennent de plus en plus abondantes mais leur nombre reste très variable selon les feuilles. Ceci laisse supposer une différence d'aptitude à l'oogénèse chez *P.viticola*, en fonction de l'âge et de la physiologie de la feuille.

#### 1.2. Technique de maturation des oospores

#### 1.2.1.Tri et stockage des disques de feuilles riches en oospores

Les feuilles de Vigne riches en oospores obtenues au laboratoire ou formées naturellement à l'automne dans les vignobles, ont été prélevées et lavées à l'eau permutée afin de faciliter l'observation.

Après un repérage à la loupe binoculaire (grossissement 75) des zones foliaires riches en oospores, des disques de 6 mm de diamètre ont été prélevés à l'emporte-pièce et empilés à l'intérieur de tubes de plâtre à modeler (L = 40mm; Ø int = 12mm; Ø ext = 30mm) comme cela est couramment pratiqué dans les stations d'Avertissements Agricoles du Service de la Protection des Végétaux (RONZON, IRHIR, CLERJEAU, 1984).

#### 1.2.2. Conditions de maturation des oospores

#### . Conditions naturelles

Les tubes contenant les disques de feuilles riches en oospores ont été enterrés à 5 cm de profondeur dans un sol viticole exposé aux conditions climatiques naturelles, à partir de la fin du mois d'octobre ou du début du mois de novembre selon les années.

#### . Conditions artificielles

Les tubes ont été déposés dans des pots de matière plastique de 8 cm de diamètre, remplis de sable grossier et soumis à différents itinéraires thermiques et hydriques dans des enceintes climatiques, pendant toute leur maturation. (chap III, § II. 2.1)

### 1.3. Techniques d'isolement et de germination des oospores

En 1984, nous avons utilisé la méthode des stations d'Avertissements Agricoles qui consiste à prélever régulièrement 3 disques de chaque tube de plâtre, les déposer dans une boite de Pétri, la face inférieure contre un papier filtre humecté et à les placer dans des conditions optimales de germination des oospores (T = 20°C, humidité saturante, obscurité).

Tous les jours, les oospores germées étaient dénombrées et les macrosporocystes formés étaient détruits pour ne compter chaque jour que les oospores néogermées. Ne connaissant pas le nombre d'oospores présentes dans les disques au départ, cette technique ne nous permettait cependant pas de suivre le taux réel de germination.

Aussi, afin d'apprécier le pourcentage réel d'oospores succeptibles de germer, nous avons conçu une méthode d'isolement des oospores sur eau gélosée, adaptée des travaux de MORGAN (1983) sur *Bremia lactucae*.

#### 1.3.1. Isolement des oospores sur eau gélosée

Des disques de feuilles riches en oospores ont été extraits régulièrement des tubes de plâtre afin de contrôler l'état de maturation des oospores.

Les disques ont été déposés sur une lame porte-objet et dilacérés avec le tranchant d'une autre lame afin de détacher les oospores des parenchymes foliaires. Le broyat, mis en suspension dans l'eau permutée, a été filtré sur de la gaze à bluter de  $45~\mu$  afin d'éliminer tous les débris foliaires.

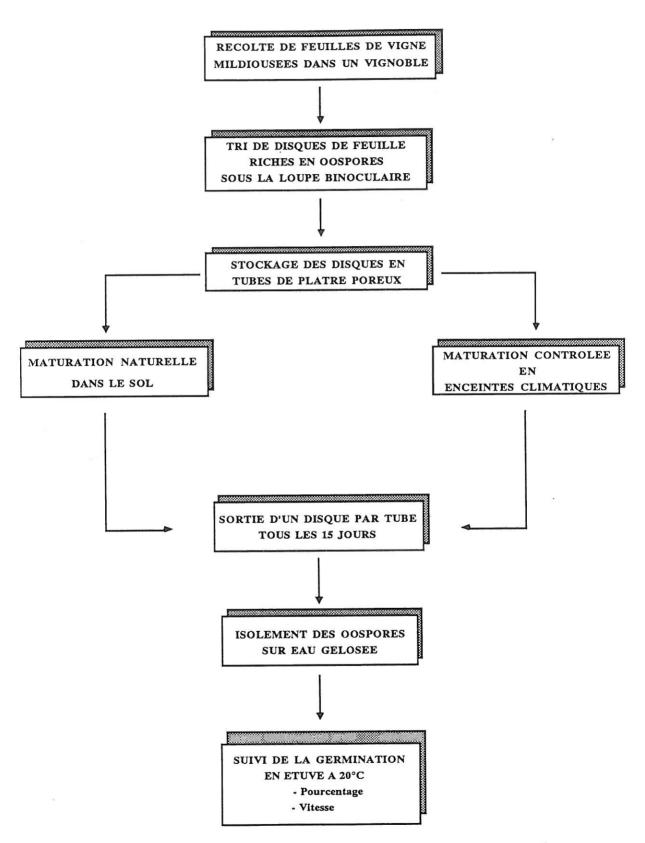


Figure 20 : Protocole expérimental pour étudier la dynamique de maturation des oospores

Le filtrat, contenant essentiellement des oospores, a été concentré par une filtration sur un filtre millipore de  $12~\mu$ . Les oospores retenues ont été humectées régulièrement avec de l'eau permutée pour éviter la dessiccation.

Sous la loupe binoculaire (grossissement 75), à l'aide d'une pipette Pasteur très fine, les oospores ont été aspirées par capillarité, isolées par lots de 10 et déposées en boîte de Pétri sur de l'eau gélosée à 1%, à raison de 10 lots par boîte. Pour cela, un rectangle de 5 x 2 cm de papier millimétré (10 cases de 1 cm²) a été fixé à l'aide d'un adhésif dans le fond de chaque boîte (côté extérieur). Chaque lot de 10 oospores a été déposé sur une case afin de faciliter ultérieurement le repérage lors du comptage des macrosporocystes. Un contrôle final réalisé sous la loupe binoculaire permettait de s'assurer du nombre exact d'oospores contenues dans chaque boîte.

#### 1.3.2. Germination des oospores

Les boîtes ont ensuite été placées dans une enceinte climatique à 20°C pour permettre la germination des oospores à une vitesse optimum, l'eau gélosée assurant une humidité suffisante.

Tous les jours, pendant 2 semaines, pour chaque boîte, le nombre de macrosporocystes formés a été apprécié sous la loupe binoculaire (lumière rasante, x 75). Après leur comptage, ils ont été éliminés à l'aide d'une aiguille fine pour éviter de les recompter lors des notations suivantes. Cette technique peut s'appliquer tant à l'étude de la germination des oospores produites artificiellement ou naturellement, ayant mûri au laboratoire ou dans la nature.

## 2. ETUDE DYNAMIQUE DE LA GERMINATION EN FONCTION DES CONDITIONS CLIMATIQUES LORS DE LA MATURATION

Afin d'étudier l'influence des conditions climatiques sur la maturation des oospores, des feuilles mildiousées, récoltées à l'automne dans les vignobles expérimentaux de l'INRA, ont été triées, découpées, stockées dans des tubes de plâtre poreux et placées dans différentes conditions de milieu. L'influence des différents facteurs thermiques et hydriques a été appréciée par le pourcentage et la vitesse de germination des oospores selon un protocole détaillé dans la figure 20.

#### 2.1. Maturation en conditions contrôlées

Les disques riches en oospores, récoltés dans le même vignoble, le même jour, pour une année donnée, placés en tubes de plâtre dans des pots remplis de sable grossier, ont été soumis à différents itinéraires thermiques et hydriques.

L'influence de ces conditions sur la maturation des oospores a été appréciée par le contrôle

Tableau 7: Influence de différents itinéraires thermiques et hydriques en enceintes climatiques pendant la maturation sur la germination des oospores de P. viticola - C.v. Malbec -1984

AH: Alternance hebomadaire
AT: Alternance trimestrielle

Date de début de maturation contrôlée 3/11/83

	Températ (°C)	ure	Humid	lité	Résultat de la germination
	-5		0	(sec)	-
Température (T)	-5		100	(saturée)	
et	10		0		-
Humidité (H)	10		100		+
constantes	25		100		
Towns	10/-5	АН	0		-
Température Variable	10/-5	AT	0		-
	-5/10	AT	0		-
et	10/-5	AH	100		+
Humidité	10/-5	AT	100		+
constante	-5/10	AT	100		+
<b>m</b>	-5		100/0	AH	-
Température	-5		100/0	АТ	-
constante	-5		0/100	AT	-
et	10		100/0	AH	+
Humidité	10		100/0	AT	+
variable	10		0/100	AT	<b>+</b>

Tableau 8: Dynamique de germination à 20°C d'oospores de même origine soumises à différentes conditions de maturation (C.v. Malbec - 1984 -)

Q : Nombre de Macrosporocystes / 1 disque V : Vitesse minimale de Germination à 20°C en jours

	and the second s			Date de	Date de Prélèvement des échantillons	. échantillons		29.5
Date de début de maturation contrôlée 3/11/83	ee e	3/12	3/1/84	3/2	1/3	2/4	3/5	12/6
T = 10°	0	0	0	П	. 38	18	62	31
H = 100	>			. 13	11	10	11	80
T = 10°	ø	0	-	0	13	9	5	1
H = 100/0  AH	>		14		11	10	11	15
T = 10°	ø	0	0	24	18	10 .	2	
H = 100/0  AT	>			12	11	8	11	
T = 10°	0	-	. 0	1	2	6	33	22
H = 0/100 AT	>	10		11	11	10	11	∞
T = 10°/-5° AH	0	0	7	34	32	161	304	183
H = 100	<b>^</b>		12	10	11	8	7	9
T = 10°/-5° AT	ď	0	0	17	21	0	62	
H = 100	>			10	11		11	

régulier du pourcentage et de la vitesse de germination à 20°C. Les résultats ont été collectés sur 3 années : 1984, 1985 (var. Malbec) et 1986 (var. Muscadelle).

En 1984, la technique d'isolement des oospores sur eau gélosée n'étant pas mise au point, nous n'avons pas pu apprécier le pourcentage d'oospores germées mais seulement le nombre de macrosporocystes formés. La contamination des disques étant homogène, les nombres obtenus peuvent toutefois être comparés entre eux.

#### 2.1.1. Pourcentage de germination

Le pourcentage de germination permet d'apprécier l'état de maturation des oospores.

#### . Influence de la température.

Une température trop basse (- 5°C) ou trop élevée (+ 25°C) pendant toute la phase de maturation a semblé inhiber le pouvoir germinatif des oospores (Tableaux 7 et 10).

Une température négative temporaire n'a pas été indispensable à la maturation des oospores puisque celles-ci ont été capables de germer en ayant subi des conditions thermiques constantes égales à 10°C pendant toute leur maturation (Tableaux 8 et 10). Cependant, les taux de germination les plus élevés ont été obtenus avec des oospores ayant subi des chocs thermiques composés d'une température positive (10°C ou 15°C) alternée sur des périodes plus ou moins longue (1 semaine, 2 semaines, 3 mois) avec une température négative (-5°C) et accompagnés d'une humidité saturante maintenue par l'arrosage régulier des pots tous les 2 jours (Tableaux 8, 9, 10).

En 1984 et 1986, les conditions d'alternance thermique hebdomadaire 10°C et -5°C, accompagnées d'une humidité saturante ont permis d'obtenir des taux de germination nettement supérieurs (304 Macrosp. et 44 p. cent) aux autres conditions testées qui paraissaient donc moins favorables à la maturation des oospores (Tableaux 8 et 9).

Or en 1986, nous avons obtenu un même pourcentage optimum (19%) avec des oospores ayant subi une alternance thermique hebdomadaire 10°C, -5°C et avec des oospores ayant subi une température constante égale à 10°C. Dans les 2 cas, l'humidité était saturante (Tableau 10). De plus, ce taux correspond aux pourcentages optimum moyens obtenus avec tous les traitements considérés comme moins favorables en 1985 (Tableaux 9 et 10).

En 1986, avec une alternance thermique hebdomadaire 10°C, 25°C, seulement 2% d'oospores ont germé et ceci après 6,5 mois de maturation. Par conséquent, il est peu probable que des oospores formées au printemps puissent germer pendant l'été.

Tableau 9: Dynamique de germination d'oospores de même origine soumises à différentes conditions de maturation. C.v. Malbec - 1985

ABM : Alternance hebdomadaire

P. Cent : Pourcentage de germination

ABM : alternance bimensuelle

V. Min : Vitesse minimale de germination à 20°C

V. Moy : Vitesse moyenne de germination à 20°C

					Date de 1	Date de Prélèvement des disques en 1985	s disques en 1	585			
Début de maturation contrôlée 29/10/84	ée	3/1	29/1	4/3	18/3	10/4	6/5	22/5	5/6	21/6	8/5
T = 10°/-5° AH	P. Cent	00'0	0,80	11,00	5,00	44,00	16,00	44,00	34,00	22,00	29,00
H = 100	V. Min		11,00	6,00	7,00	7,00	00'9	2,00	8,00	7,00	7,00
	V. Moy		11,00	7,10	8,50	9,75	8,60	7,67	8,43	7,33	7,30
T = 15°/-5° AH	P. Cent	00,00	0,80	5,00	0,70	7,50	17,00	15,00	2,00	17,00	12,00
H = 100	V. Min	W	11,00	00'9	7,00	7,00	8,00	5,00	8,00	7,00	7,00
	V. Moy		11,00	6,67	7,00	10,25	8,27	7,62	8,00	7,38	7,35
T = 10°/-5° ABM	P. Cent	00'0	3,00	00'9	00,00	19,00	7,00	00'6	25,00	25,00	12,00
H = 100	V. Min		13,00	00'9		7,00	00'9	5,00	8,00	7,00	7,00
	V. Moy		13,00	10,50		8,19	8,25	8,00	8,80	7,32	7,36
T = 15°/-5° ABM	P. Cent	0,00	08'0	13,00	15,00	4,00	15,00	18,00	12,00	22,00	10,00
H = 100	V. Min		11,00	6,00	00'9	7,00	8,00	2,00	8,00	7,00	7,00
,	V. Moy		11,00	7,29	95'9	08'6	00'6	7,95	8,90	7,38	7,50

<u>Tableau 10</u>: Dynamique de germination d'oospores de même origine soumises à différentes conditions de maturation. C.v. - Muscadelle - 1986

AH: Alternance hebdomadaire

P. Cent: Pourcentage de germination V. Min: Vitesse minimale de germination à 20°C V. Moy: Vitesse moyenne de germination à 20°C

					Date de Prélèvement des disques en 1986	vement des dis	t ques en 1986				
Début de maturation contrôlée 21/10/85		3/2	17/2	3/3	18/3	3/4	21/4	5/5	21/5	2/6	16/6
1	P. Cent	0,0	0,9	7,0	14,0	19,0	15,0	17,0	13,0	11,0	18,0
T = 10°/-5° AH	V. Min		10,0	7,0	7,0	0,9	6,0	8,0	0,9	7,0	7,0
H = 100	V. Moy		10,0	6,9	9,8	8,6	8,6	12,8	7,4	7,5	7,3
	P. Cent	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0'0	0,0	0,0
$T = 10^{\circ}/25^{\circ} \text{ AH}$	V. Min							10,0			
06I # IH	V. Moy							10,0			
	P. Cent	0,0	4,0	3,0	0,0	4,0	18,0	17,0	0'6	11,0	13,0
T = 10°	V. Min		15,0	0'6		7,0	7,0	10,0	0,9	7,0	7,0
H = 100	y. Moy		15,0	10,0		6,9	10,7	13,2	7,4	10,7	8,5
e E	P. Cent	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
H = 100	v. Min		21								
: : :	V. Moy										

#### . Influence de l'humidité.

Les résultats du tableau 7 montrent qu'un sécheresse continue pendant toute la phase de maturation inhibait le pouvoir germinatif des oospores, donc semblait bloquer leur développement. C'est la raison pour laquelle nous avons toujours utilisé des conditions d'humidité saturante pour tous nos essais en 1985 et 1986.

En comparant les alternances d'humidité trimestrielles pour une même température (Tableau 8), nous constatons que le nombre de macrosporocystes a varié en sens inverse :

- Avec l'alternance 3 mois secs / 3 mois humides, le nombre de macrosporocystes a été très faible pendant la période sèche puis a augmenté progressivement. Le nombre optimal (33) a été obtenu après 6 mois de maturation.
- Avec l'alternance 3 mois humides / 3 mois secs le nombre optimal a été obtenu après seulement 3 mois de maturation, puis le nombre de macrosporocystes a décru pendant la période sèche.

Par conséquent, un automne pluvieux pourrait favoriser une maturation précoce des oospores et inversement.

#### 2.1.2. Durée de maturation.

La durée de maturation a varié en fonction des itinéraires thermiques et hydriques étudiés.

- L'obtention des premiers macrosporocystes à 20°C, a necessité 2 mois de maturation en 1984 (Tableau 8), 3 mois en 1985 (Tableau 9) et 4 mois en 1986 (Tableau 10). Dans les conditions d'alternances thermiques hebdomadaires (10°C / -5°C ou 15°C / -5°C) ou de température constante (10°C), avec dans tous les cas une humidité saturante, la germination optimale à 20°C, a été obtenue après 5,5 mois à 6 mois de maturation. (Tableaux 8, 9, 10).

Dans les conditions d'alternances thermiques bimensuelles  $(10/-5^{\circ}\text{C ou }15^{\circ}/-5^{\circ}\text{C})$  avec toujours une humidité saturante, il faut 7,5 à 8 mois de maturation. (Tableau 9).

En 1985, le contrôle de la germination après 10 mois de maturation a montré que, en moyenne, 57 p. cent des oospores capables de germer ont conservé leur pouvoir germinatif (Tableau 9).

#### 2.1.3. Vitesses de germination minimale et moyenne

La vitesse minimale de germination correspond au nombre de jours d'incubation nécessaires à l'obtention du premier macrosporocyste à la température de 20°C et à l'obscurité.

Tableau 11: Conditions de Maturation des oospores de Octobre 1983 à Juin 1986 à Bordeaux

ANNEE N		OCT N-1	NOV N-1	DEC N-1	JAN N-1	FEV	MARS N	AVR N	MAI N	JUIN N
	T, Min	0,6	7,5	2,7	4,2	2,4	3,4	1, 7,2	8,3	13,3
1984	T. Max	19,7	15,0	10,6	8,6	6,9	12,2	19,4	16,4	23,4
	T. Moy	14,3	11,2	6,7	7,0	5,8	7,8	13,3	12,4	18,3
	Pluie (mm)	30,4	38,9	121,1	171,3	93,1	78,9	14,7	157,3	79,2
	T. Min	9,2	8,4	3,8	-1,9	4,7	3,4	7,9	9,6	13,4
1985	T. Max	18,4	14,8	6'6	4,8	12,9	12,3	17,8	18,9	23,1
	T. Moy	13,8	11,6	8,9	1,4	8,8	7,8	12,9	14,2	18,3
	Pluie (mm)	123,8	139,6	65,4	51,0	82,1	107,5	68,4	114,3	44,9
	T. Min	8,6	3,1	3,3	4,4	8,0	4,8	4,9	11,2	13,5
1986	T. Max	21,2	10,8	5,6	10,2	7,2	13,4	12,4	21,1	24,1
	T. Moy	15,5	6'9	6,4	7,3	4,0	9,1	9,8	16,1	18,8
	Pluie (mm)	12,5	72,4	89,5	192,4	81,9	49,5	178,0	45,7	11,2

La vitesse moyenne de germination, exprimée elle-aussi en jours, a été calculée d'après la formule suivante :

$$V.moy = \frac{\sum_{i=0}^{15} \text{ (nombre d'oospores germées au jour i x Ji)}}{\text{nombre total d'oospores germées}}$$

ou  $J_i$  = nombre de jours écoulés entre la mise en étuve à 20°C des oospores isolées et le jour i.

La vitesse minimale a varié en moyenne entre 5 et 13 jours, dans tous nos essais. Elle s'est située aux alentours de 11 jours lors de l'obtention des premiers macrosporocystes puis elle a régressé et s'est stabilisée lors de la période de germination optimale (entre 5 et 7 jours). Elle est demeurée constante même après 10 mois de maturation (Tableau 9).

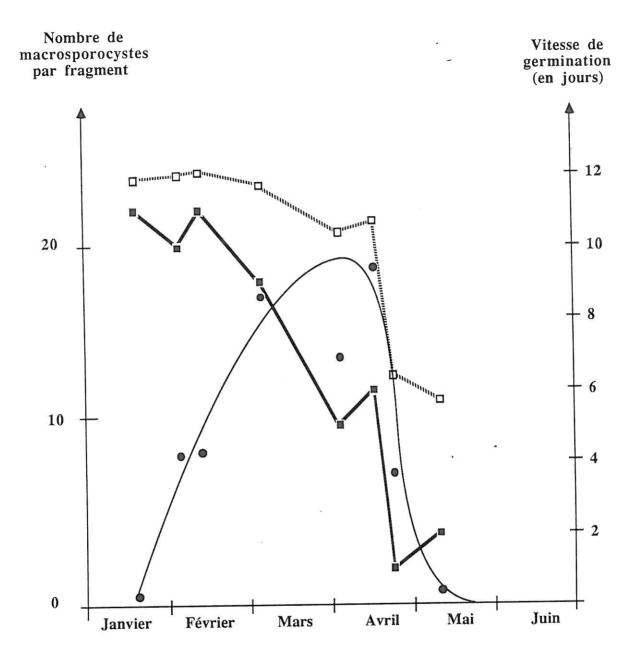
Les variations des vitesses moyennes ont été faibles (6,5 à 12,8 jours).

### 2.2. Maturation en conditions naturelles

Pour étudier la dynamique de maturation des oospores en conditions naturelles, des tubes de plâtre ont été enterrés à l'automne en 1983, 1984 et 1985, à 5cm de profondeur, dans le sol du domaine INRA de Bardanac. Les oospores ont été soumises aux conditions climatiques indiquées dans le Tableau 11.

Parallèlement, nous avons essayé d'étudier l'influence de 3 paramètres sur la maturation des oospores en conditions naturelles :

- la date de récolte : 4 récoltes d'oospores ont été effectuées à 1 semaine d'intervalle (10/10/83, 17/10/83, 24/10/83, 7/11/83) dans le même vignoble du domaine INRA de la Grande Ferrade.
- le lieu de récolte : les oospores ont été récoltées dans 3 régions viticoles françaises (Beaune, Angers et Bordeaux) et ont hiverné dans les conditions bordelaises décrites précédemment.
- le lieu de maturation : les oospores, récoltées dans le vignoble du domaine INRA de Bardanac le 22/10/85 ont hiverné dans 5 régions viticoles différentes (Beaune, Angers, Bordeaux, Colmar et Montpellier). Pour



début de maturation : 17/10/83 - 24/10/83 - 7/11/83

Nombre de macrosporocystes / fragment

Vitesse minimale de germination à 20°C

Vitesse moyenne de germination à 20°C

Figure 21: Dynamique de germination d'oospores dans les conditions de maturation naturelles de Bordeaux en 1984.

chaque site (hormis Bordeaux), 10 tubes contenant chacun 5 disques ont été utilisés et mis en place dans le sol par les services régionaux du S.P.V. A partir du 15 février, ils nous ont été réexpédiés à raison d'1 tube tous les 15 jours pour étudier la dynamique de maturation des oospores.

Pour tous ces essais, les conditions de germination ont été identiques (chap III § II, 1.3).

## 2.2.1. Dynamique de maturation des oospores dans les conditions bordelaises de 1984 - 1985 - 1986.

. Pourcentage de germination.

Nous pouvons distinguer 3 périodes :

- début de maturation
- optimum de maturation
- post-maturation.

La courbe de la figure 21 donne une représentation approximative de la maturation des oospores en 1984, puisqu'il s'agit d'un nombre moyen de macrosporocystes évalué sur 4 échantillons récoltés à des dates différentes, et non d'un pourcentage de germination. Par conséquent, nous analyserons surtout les courbes des années 1985 et 1986 (Fig. 22 et 23).

La phase de début de maturation a été très courte en 1985 (début janvier - début février) et très étalée en 1986 (début janvier - fin mars).

Le pourcentage optimal de germination en 1985 et 1986 a été comparable (25 - 30 p. cent) bien que ces 2 années aient présenté des risques de Mildiou très différents.

En 1985, l'optimum s'est étalé depuis la fin février jusqu'à la mi-avril puis le taux d'oospores germées a décru brutalement (phase de post-maturation).

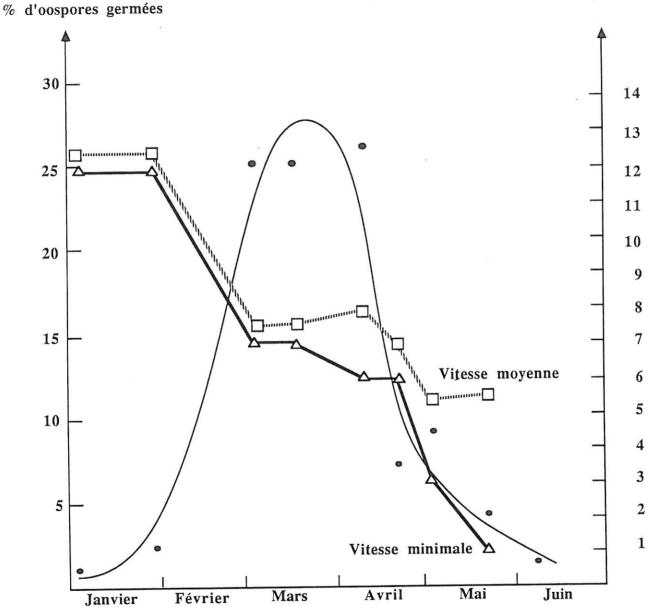
En 1986, l'optimum de maturation a été obtenu beaucoup plus tardivement et s'est étalé sur une période beaucoup plus courte de seulement 15 jours (23/4 - 7/5). Après cette période qui correspondait à une augmentation brutale du nombre d'oospores capables de germer, on observe une chute brutale de ce même taux à la mi-mai (phase de post-maturation).

La phase de post-maturation a été très courte pour les 3 années étudiées. Elle coïncide avec l'arrivée de conditions climatiques favorables à la germination des oospores in natura (T > 11°C).

Il est hautement probable que les oospores aient commencé à germer à l'intérieur des tubes de plâtre, ce qui expliquerait la chute brutale du taux de germination.

Il est intéressant de constater que l'automne 1984 très pluvieux (Tableau 11) a entraîné une maturation précoce des oospores en 1985 et que l'automne 1985 très sec a entraîné une maturation tardive des oospores en 1986.





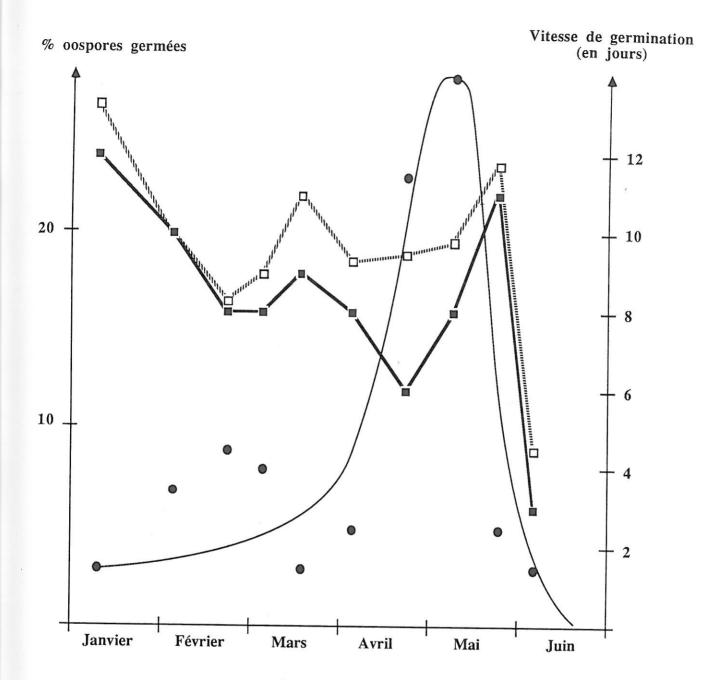
début de maturation 24/10/85

Pourcentage de germination

Vitesse minimale de germination à 20°C

Vitesse moyenne de germination à 20°C

Figure 22: Dynamique de germination d'oospores dans les conditions de maturation naturelles de Bordeaux en 1985.



Début de maturation : 22/10/86

---- Pourcentage de germination

Vitesse minimale de germination à 20°C

Vitesse moyenne de germination à 20°C

Figure 23: Dynamique de germination d'oospores dans les conditions de maturation naturelles de Bordeaux en 1986.

Tableau 12 : Influence de la date de Récolte sur la maturation des oospores - 1984

Q : Nombre de Macrosporocystes/1fragment V. Min : Vitesse minimale de germination à 20°C (en jours)

			,	Dai	Date de Prélèvement des disques en 1984	nent des disq	ues en 1984			
Date de récolte INRA GF		16/2	5/3	3/4	16/4	24/4	10/5	21/5	9/5	19/6
	0	58	32,00	48,00	117,00	30,00	1,00	00'0	00'0	00,00
10/10/83	V. Min	11,00	7,00	3,00	4,00	1,00	1,00			
-	ð	71,00	39,00	48,00	120,00	24,00	3,00	1,00	00'0	00'0
17/10/83	V. Min	11,00	10,00	3,00	4,00	1,00	1,00	7,00		
00107170	0	1,00	61,00	141,00	42,00	23,00	10,00	0,00	1,00	00,0
240,100.83	V. Min	13,00	10,00	7,00	8,00	3,00	1,00		3,00	
11103	0	62,00	194,00	95,00	111,00	73,00	1,00	00,00	1,00	900'9
69/11//	V. Min	11,00	8,00	7,00	8,00	1,00	900'9		13,00	00'9

Ceci rappelle et confirme les résultats obtenus lors des essais de maturation en conditions contrôlées, avec des oospores ayant subi une alternance hydrique trimestrielle (chap III, § II, 2.1).

#### . Durée de maturation

Les premières oospores ont pu germer en étuve à 20°C après seulement 2,5 mois de maturation tant en 1985 qu'en 1986.

L'optimum de maturation a necessité environ 4 mois en 1985 et 6,5 mois en 1986. Etant donné que les oospores ont été récoltées sensiblement à la même date à l'automne 84 et 85, l'écart entre les 2 années n'est sans doute pas dû à une différence d'âges des oospores mais aux conditions climatiques pendant leur maturation.

## . Vitesses de germination minimales et moyennes

Le temps minimal nécessaire à la germination à 20°C a varié, selon les 3 années étudiées, entre 1 et 12 jours.

Lors des premiers prélèvements en janvier, ce temps a toujours été élevé (11 jours). Il a oscillé entre 5 et 7 jours pendant la phase de maturation optimale puis il a regressé pour atteindre 3 jours en 1986 et 1 jour en 1984 et en 1985 (après 6,5 à 7,5 mois de maturation) (Fig. 21, 22, 23).

La plus faible vitesse de germination (1 jour ou 3 jours) n'a pas coïncidé avec l'optimum de maturation; elle ne traduit donc pas l'arrivée à maturité des oospores.

L'amplitude de variation de la vitese moyenne a été plus faible (4,5 jours à 13,3 jours). Pendant la phase de maturation optimale, le temps moyen est resté stable (7,8 à 9,1 jours). Il n'a jamais régressé en dessous de 4,5 jours.

Il semble donc qu'une oospore mûre a besoin d'environ 7 jours à 20°C pour germer.

Les oospores capables de germer en 1 jour ont probablement déjà entamé leur processus de germination à l'intérieur des tubes de plâtre. Ceci expliquerait aussi le faible pourcentage d'oospores capables de germer en 1 jour.

## 2.2.2. Influence de la date de récolte (Tableau 12)

L'optimum de maturation a été obtenu après 4 mois (pour les oospores récoltées le plus tardivement) ou 6,5 mois de maturation (1<sup>ére</sup> et 2<sup>ème</sup> récolte).

L'évolution de la vitesse minimale a été comparable quelles que soient les dates de récolte. Elle a atteint la durée de 24 heures, pratiquement à la même date (24/4), pour les 4 cas.

La durée de maturation semble donc varier en fonction de la date de récolte qui peut être

Tableau 13 : Influence du lieu de Récolte sur la maturation des oospores - 1984

Début de maturation le 24/10/83 Q : Nombre de Macrosporocystes/1fragment V. Min : Vitesse minimale de germination à 20°C (en jours) V. Moy : Vitesse moyenne de germination à 20°C (en jours)

	The second secon									Contract of the last of the la	
Lieu de récolte		19/1	3/2	5/3	3/4	16/4	24/4	10/5	21/5	9/9	19/6
	0	3	42,00	155,00	87,00	111,00	73,00	1,00	00'0	1,00	00'9
BORDEAUX	V. Min	11,00	10,00	8,00	7,00	8,00	1,00	00'9		10,00	00'9
	V. Moy	11,20	12,00	11,70	00'6	9,70	5,00	90,9		10,00	7,20
	8	3,00	14,00	111,00	97,00	150,00	160,00	1,00	00'0	00,00	1,00
BEAUNE	V. Min	11,00	10,00	7,00	00'9	8,00	1,00	8,00	14,00		13,00
7	V. Moy	11,10	11,30	8,50	8,10	10,40	6,00	8,00	14,00		13,00
and the second	0	15,00	12,00	67,00	54,00	80,00	84,00	3,00	1,00	00,00	00'0
ANGERS	V. Min	11,00	10,00	8,00	7,00	8,00	1,00	1,00	7,00		
	V. Moy	12,60	11,00	11,90	8,80	10,60	06'9	24,00	7,00	g	
BEAUNE	V. Min Q V. Min V. Min V. Min	11,00 11,10 15,00 11,00	10,00 11,30 12,00 10,00 11,00		7,00 8,50 57,00 8,00	ν,	6,00 8,10 54,00 7,00 8,80	6,00 8,00 8,10 10,40 54,00 80,00 8 7,00 8,00 8,80 10,60	6,00     8,00     1,00       8,10     10,40     6,00       54,00     80,00     84,00       7,00     8,00     1,00       8,80     10,60     6,90       2	6,00     8,00     1,00     8,00     1       8,10     10,40     6,00     8,00     1       54,00     80,00     84,00     3,00       7,00     8,00     1,00     1,00       8,80     10,60     6,90     24,00	6,00         8,00         1,00         8,00         14,00           8,10         10,40         6,00         8,00         14,00           54,00         80,00         84,00         3,00         1,00           7,00         8,00         1,00         7,00           8,80         10,60         6,90         24,00         7,00

Tableau 14: Influence du lieu de maturation sur la maturation des oospores - 1986

P. Cent: Pourcentage d'oospores germées V. Min: Vitesse minimale de germination à 20°C (en jours) V. Moy: Vitesse moyenne de germination à 20°C (en jours) Date de récolte 22/10/85

		•			Date	Date de retour des échantillons	échantillons	-		
Lieu de maturation		25/2	4/3	20/3	4/4	23/4	7//5	22/5	3/6	17/6
	P. Cent	00'6	8,00	3,00	2,00	23,00	28,00	2,00	3,00	00'0
BORDEAUX	V. Min	8,00	8,00	00'6	8,00	00'9	8,00	11,00	3,00	
	v. Moy	8,30	00'6	11,00	9,30	9,50	6,80	11,75	4,50	
	P. Cent		4,00	5,00	10,00	00'0	00'0	00,00	00'0	
COLMAR	V. Min		8,00	8,00	7,00					
	V. Moy		9,30	10,20	8,70					
	P. Cent	00,00	8,00	-	24,00	3,50	17,00	8,00	00,0	00'0
ANGERS	V. Min		7,00		4,00	14,00	5,00	2,00		
	V. Moy		05'6		00'6	14,00	7,50	6,40		
	P. Cent	00,00	1	14,00	00'6	13,00	0000	16,00	1,00	00'0
BEAUNE	V. Min		2	4,00	00'9	12,00		00'9	11,00	
	V. Moy			8,80	09'6	12,75		9,40	11,00	
	P. Cent	16,00	1	15,00	15,00	2,00	0,00	0,00	00,0	1
MONTPELLIER	V. Min	8,00		7,00	5,00	00'9				
	V. Moy	8,50		8,20	6,40	6,00				

Tableau 15: Conditions climatiques mensuelles, dans 4 localités, de maturation des oospores.

		Oct. 85	Nov. 85	Dec. 85	Jan. 86	Fev. 86	Mar. 86	Ayr. 86	Mai. 86	Juin. 86
	T. Moy	15,50.	06'9	6,40	7,30	4,00	9,10	8,60	16,10	18,80
BORDEAUX	Pluies (mm)	12,50	72,40	89,50	192,40	81,90	49,50	178,00	45,70	11,20
	T. Moy	10	2,50	4,50	2,50	-5,50	4,10	7,50	16,00	17,90
COLMAR	Pluies (mm)	8,70	41,70	43,40	62,40	50,23	44,00	78,50	76,90	38,20
	T. Mov	12,60	5,20	6,10	2,60	0,80	09'9	7,10	13,50	18,20
ANGERS	Pluies (mm)		62,90	40,40	104,10	52,70	75,10	73,30	39,20	46,00
San	T. Moy	12,20	2,80	4,80	2,50	-2,70	4,70			
BEAUNE	Pluies (mm)	22,80	37,80	62,30	110,90	52,10	00'89			

assimilée à une date d'enfouissement des feuilles dans le sol.

Si l'automne est très sec, un enfouissement précoce aura tendance, compte-tenu des résultats précédents, à retarder la maturation des oospores et inversement.

#### 2.2.3. Influence du lieu de récolte (Tableau 13)

L'influence du lieu de récolte traduit en fait l'influence des conditions de formation des oospores.

L'évolution de la quantité d'oospores mûres et de leurs vitesses de germination a été identique à Bordeaux pour les oospores formées dans 3 régions différentes. Le nombre de macrosporocystes obtenus avec les oospores récoltées à Angers a été globalement plus faible mais leur dynamique de maturation a été comparable.

Il semble donc que les conditions de maturation ont un rôle déterminant plus important que celui des conditions de formation sur l'évolution des oospores .

#### 2.2.4. Influence du lieu de maturation (Tableaux 14 et 15)

La durée de maturation des oospores a variée en fonction du lieu de maturation donc des conditions de maturation.

L'optimum de maturation a été obtenu très précocement à Montpellier (25/2) par rapport aux autres localités et notamment Bordeaux (7/5). Il est dommage de ne pas avoir les données climatologiques de cette région.

Les conditions de Colmar n'ont pas semblé très favorables à la maturation des oospores. La pluviométrie en automne a été faible, comme d'ailleurs dans les 3 autres localités ; les températures ont été globalement plus basses jusqu'en mars (Tableau 15).

Il est probable que les conditions de transport des échantillons par voie postale aient perturbé la maturation des oospores. Ces dernières ont pu germer pendant l'envoi et les pourcentages obtenus pourraient être sous-estimés.

## 2.3. Piégeage des premières contaminations primaires *in natura*.

Après avoir montré l'existence d'un optimum de maturation, il nous a paru intéressant d'étudier la correspondance entre cet optimum et la germination des oospores in natura.

Pour déterminer la date de germination des oospores dans la nature, nous avons essayé de "piéger" les premières contaminations sur des plantes très sensibles issues de semis de pépins de Vigne placées au vignoble (chap II, §1, 1.3.).

Chaque essai était composé de 3 lots de 10 plantes en pots réceptives au Mildiou, placés à

Tableau 16: "Piégeages" des contaminations primaires in natura en 1986

T: témoin sain

O: inoculation avec oospores - : pas de sporulation

S: inoculation avec sporocystes +: sporulation

			19/3/86		-	8/4/86		(4)	24/4/86			98/2/6			22/5/86	l
Dates d'inoculation	ulation	<del></del>	0	S	F	0	S	H	0	S	£	0	SO.	E-	0	w.
	Date du 1er prélèvement		27/03			18/04			5/05		00433	20/05			29/05	
1er PRELEVEMENT	observations In natura			1			1	•		•			•		•	
	observations en			1			•			+	ī		+		ı	+
	chambres de cuiture Dates	7/04	7/04	7/04	28/04	28/04 28/04	28/04	15/05	15/05	7/05	31/05	31/05	21/05	9/9	2/6	30/05
	Date du 2eme prélèvement	fel	feuilles gelées	S	fer	feuilles gelées	es		9/05			22/05			9/6	
2nd PRELEVEMENT	observations in natura							1	1	1			1	,		1
	observations en							1	1	+		+	+		¥	inutile
*	chambres de culture Dates	a) :						20/5	20/5	11/5	4/6	28/5	23/5	26/6	26/6	
Test rec	Test receptivité		+			+			+			+			+	

l'abri du vent pour éviter les contaminations par sporée aérienne.

Pour s'assurer de la réceptivité du feuillage, 3 feuilles ont été prélevées sur chaque lot encore sain, puis contaminées au laboratoire (chap II, § II.1.) et placées en chambre de culture pour permettre l'infection.

- Le premier lot a constitué le témoin non contaminé.
- Le deuxième lot a été inoculé avec des oospores selon la technique décrite au chap II, § II.3.2.
- Le troisième lot a été contaminé par pulvérisation d'une suspension de sporocystes et permettait de déterminer, comparativement aux résultats obtenus avec le lot 2, si l'échec éventuel des contaminations par les oospores, était dû à des conditions climatiques défavorables à l'infection ou à une absence de germination des oospores.

Une semaine après les inoculations, 10 feuilles par lot étaient prélevées et placées en conditions optimales de sporulation (T = 22°C-25°C, Humidité saturante).

Un deuxième prélèvement était effectué quelques jours plus tard en fonction des résultats obtenus et des conditions climatiques.

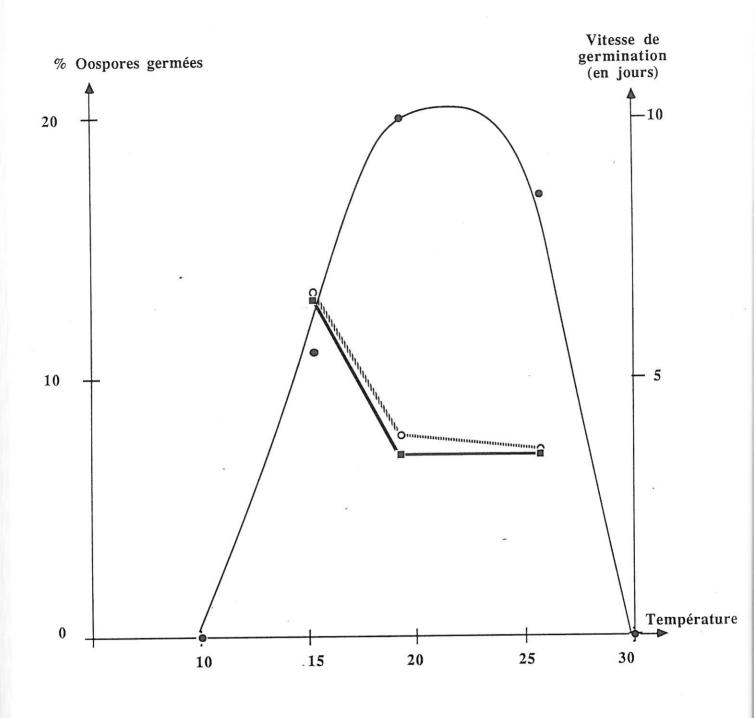
Les résultats des lots inoculés avec des sporocystes montrent que la germination des sporocystes et des zoospores ainsi que l'installation du parasite à l'intérieur des tissus végétaux, étaient possibles dès le 24 avril 1986 (Tableau 16).

Cependant, bien que la température ait été supérieure à 11°C constamment depuis le 28 avril et que des pluies soient survenues en mai (3, 5, 9, 13, 14, 17, 18, 19 mai), le lot contaminé avec des oospores n'a sporulé, en conditions contrôlées, que lors du 2ème prélèvement réalisé le 22 mai. Le 1<sup>er</sup> prélèvement effectué 2 jours auparavant n'ayant pas permis d'observer de sporulations, nous pouvons en déduire que les oospores ont germé précisément le 21 mai, dans notre essai. Ce jour-là, la température moyenne était égale à 16,5°C et il était tombé 7,9mm de pluie.

Le 1<sup>er</sup> foyer primaire pouvait être observé dans le vignoble de Couhins le 26 mai.

D'après l'étude de la dynamique de maturation (fig 23), l'optimum de maturation des oospores étudiées se situait début mai. La germination des oospores nécessitait encore 7 jours en moyenne à 20°C. La date des contaminations primaires, fin mai, en cas de pluie et compte tenu des températures enregistrées, était donc prévisible.

Les oospores inoculées le 22/5 n'ont pas germé. A partir de cette date, les précipitations ont été probablement insuffisantes (seulement 8,5 mm entre le 22/5 et le 9/6/86).



pourcentage de germination
vitesse moyenne de germination
vitesse minimale de germination

Figure 24: Influence de la température sur la germination des oospores mûres (moyenne de 5 répétitions).

## 3. ETUDE DES CONDITIONS FAVORABLES AUX CONTAMINATIONS PRIMAIRES.

Afin de compléter l'étude de la dynamique de maturation des oospores et dans le but d'améliorer la prévision des dates des contaminations primaires, nous avons essayé de déterminer les conditions climatiques favorables à celles-ci.

Nous avons tout d'abord étudié l'influence de la température sur la germination des oospores mûres, des sporocystes et des zoospores, puis, nous avons tenté de définir le stade de sensibilité le plus précoce de la Vigne. Enfin, nous avons essayé d'apprécier la "qualité" de l'inoculum primaire.

## 3.1. Influence de la température

#### 3.1.1. Sur la germination des oospores mûres.

L'influence de la température a été étudiée au laboratoire sur des oospores mûres, ayant atteint leur optimum de maturation.

Les oospores mûres isolées sur eau gélosée en boîte de Pétri, ont été placées dans différentes conditions de température (10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C) dans des enceintes climatiques pendant la phase de germination.

Nous avons également contrôlé l'influence de la lumière en plaçant des boîtes à 20°C à l'obscurité et d'autres à 20°C en enceinte éclairée.

Pour chaque température, nous avons éffectué 5 répétitions (2 en 1985 et 3 en 1986), soit un échantillonnage de 5 x 100 oospores par traitement.

Pour chaque échantillon nous avons noté le pourcentage et les vitesses de germination.

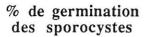
Les résultats présentés sur la figure 24 montrent que les températures 10°C et 30°C inhibaient la germination des oospores.

A 20°C avec ou sans lumière et à 25°C, le pourcentage optimal de germination a été plus élevé (20 - 17 p.cent). La vitesse minimale a été remarquablement constante et égale à 7 jours ainsi que la vitesse moyenne qui a oscillé entre 7,2 et 7,8 jours.

A 15°C, le taux de germination a été plus faible (11p.cent) et les temps minimum et moyens ont été beaucoup plus longs (13 jours et 13,3 jours respectivement).

La germination étant suivie sur un intervalle de 15 jours, il est probable qu'à cette température de 15°C, des oospores puissent germer au-delà de cette limite.

Les températures optimales de germination des oospores ont été 20°C et 25°C. La lumière n'a paru jouer aucun rôle particulier.



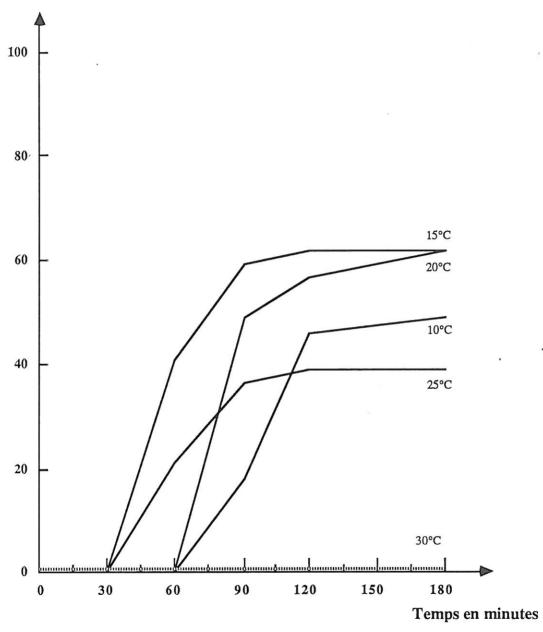


Figure 25 : Pourcentage de germination des sporocystes en fonction de la température (moyenne de 9 souches).

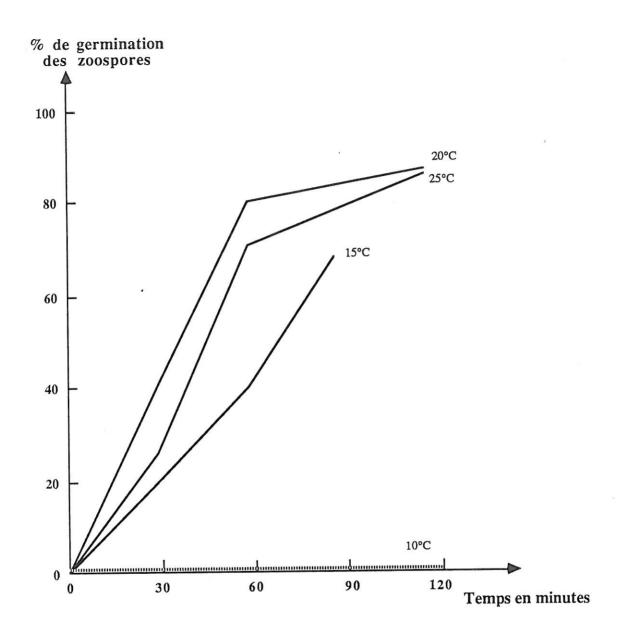


Figure 26 : Pourcentage de germination des zoospores en fonction de la température (moyenne de 4 souches).

#### 3.1.2. Sur la germination des sporocystes

Le nombre de macrosporocystes obtenus étant insuffisant pour étudier l'influence de la température sur leur germination, nous avons utilisé des sporocystes en estimant à priori que leur comportement devait être semblable.

A partir d'une souche bien sporulée, des suspensions de 25.000 sporocystes par ml ont été préparées dans différents tubes à hémolyse remplis d'eau permutée et placés la veille à différentes températures (10°C - 15°C - 20°C - 25°C - 30°C) dans des enceintes climatiques. Les suspensions de sporocystes ont été maintenues à ces températures pendant toute la durée de l'essai.

Toutes les 30 minutes, un comptage du pourcentage de sporocystes germés a été effectué à la cellule Malassez à partir de prises d'essais colorées au bleu coton.

L'essai a été répété avec 9 souches provenant de 6 régions différentes. Pour chaque souche, nous avons effectué 2 comptages portant chacun sur 100 sporocystes.

Les résultats présentés sur la figure 25 représentent une moyenne des comptages effectués sur les 9 souches.

- Aucun sporocyste n'a germé à 30°C.
- La vitesse minimale de germination des sporocystes a varié en fonction de la température mais a été toujours supérieure à 30mn. Elle a été égale à 1 heure à 20°C et 25°C et à 1h 30 à 10°C et 15°C.
- Il n'existe pas de relation entre la vitesse minimale de germination et le pourcentage obtenu. Ainsi, à 25°C, la germination a débuté rapidement mais le pourcentage optimal est resté faible (39p.cent) alors qu'à 15°C il a fallu attendre 1h 30 pour observer les premières zoospores mais le pourcentage final a été beaucoup plus élevé (62p.cent).
- L'optimum a été atteint 2 heures après le début de la germination à toutes les températures.
- La température optimale qui associe à la fois un début de germination rapide et un pourcentage optimal élevé (62 p.cent) a été 20°C.

#### 3.1.3. Sur la germination des zoospores

A partir de suspensions de zoospores encystées par filtration, nous avons contrôlé la vitesse et le pourcentage de germination des zoospores en fonction des mêmes températures (excepté 30°C qui ne permettait pas la germination des sporocystes).

Nous avons effectué, comme précédemment, 2 comptages de 100 zoospores pour chaque température et ceci sur 4 souches différentes.

Les résultats, présentés dans la figure 26, montrent que la germination des zoospores à 15°C, 20°C et 25°C a débuté 30 mn après leur libération.

Tableau 17 : Détermination du premier stade de sensibilité au mildiou pour 8 variétés de Vigne.

	CEPAGES	CLASSE DE SENSIBITE .(LI-1986)	PREMIER STADE DE SENSIBILITE
	Cabernet - Franc	2 (sensible)	F4
	Cabernet - Sauvignon	3 (très sensible)	F8
ROUGES	Malbec	2	95
	Merlot	3	6Đ
	Muscadelle	2	6D
	Sauvignon	2	6D
BLANCS	Semillon	1	indeterminé
	Ugni - Blanc	3	indeterminé

Le pourcentage de zoospores germées après 30 mn est déjà très élevé et proche de l'optimum.

A 10°C, 2 heures après la germination des sporocystes, aucun tube germinatif n'avait encore été émis. Les températures optimales ont été 20 et 25°C.

## 3.2. Détermination du stade de sensibilité précoce de la Vigne aux contaminations primaires.

Le protocole de cet essai a été détaillé au chap II, § II. 5. De jeunes rameaux, indemnes de produits anti-mildiou, ont été prélevés aux stades E, F et G de Baggiolini, dans la collection de cépages de la station de viticulture de l'INRA à Bordeaux.

Pour prendre en compte l'influence du patrimoine génétique sur la réceptivité de la vigne, nous avons testé 8 variétés différentes dont 4 cépages rouges (Cabernet-Franc, Cabernet-Sauvignon, Malbec, Merlot) et 4 cépages blancs (Muscadelle, Sauvignon, Semillon, Ugni-Blanc), à raison de 4 répétitions par cépage et par stade phénologique. Au laboratoire, les rameaux, maintenus en survie, ont été inoculés avec une suspension de 25.000 sp / ml et placés en chambre de culture à 22°C-25°C pour permettre la sporulation.

Cet essai a été effectué avec la collaboration de J.P. BARRET (mémoire ENITA - 1986).

Les stades de Baggiolini couvrant chacun un laps de temps assez long, il nous a paru utile d'adjoindre à cette indication le nombre de feuilles dégagées du bourgeon terminal portées sur le rameau. Ainsi par exemple, G 11 désignera un rameau au stade G portant 11 feuilles. Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau 17.

Nous n'avons obtenu aucune contamination des très jeunes organes qui se sont rapidement nécrosés. Seule une contamination en plein champ pourrait permettre de déterminer si des bourgeons au stade E sont sensibles.

Les réponses très contradictoires et le taux d'échec élevé obtenus pour les cépages Sémillon et Ugni-Blanc n'ont pas permis de déterminer le stade précoce de sensibilité de ces variétés. En ce qui concerne le cépage Ugni-Blanc, il semble que la pilosité des jeunes feuilles gêne considérablement l'infection; les gouttelettes contenant les sporocystes ruissèlent et ne peuvent se maintenir sur la feuille.

Pour les autres cépages testés, le stade précoce se situe entre les stades grappes visibles (F) et grappes séparées (G) que nous pouvons observer en moyenne dans la région bordelaise, fin avril, début mai.

Nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation entre la sensibilité des cépages à *P.viticola* et la précocité du premier stade de réceptivité.

<u>Tableau 18</u>: Détermination du nombre minimum de macrosporocystes nécessaires à une contamination -1984-

		Nomb	Nombre de Macrosporocystes / 20 microlitres	crosporo	cystes /	20 microl	itres
Dates	Dates d'inoculation	+	w	10	20	40	>40
	Nb taches/Nb disques	0/2	1/2	1/2	1	ī	1
7/3/84	Notes/4	0	1	2			
, 0,0	Nb taches/Nb disques	0/3	3/3	3/3	3/3	3/3	1/1
15/3/84	Notes/4		3-4	3-4	3-4	2-3	4
	Nb taches/Nb disques	2/3	4/4	5/5	3/3	1/1	2/2
19/3/84	Notes/4	2-3	1-4	3-4	3-4	33	3-4
	Nb taches/Nb disques	2/4	3/3	5/5	4/4	4/4	3/3
3/5/84	Notes/4	2	2-3	2-4	3-4	3-4	3-4

## 3.3. "Qualité" de l'inoculum primaire.

Après avoir démontré que la quantité d'inoculum fluctuait dans le temps en fonction des conditions du milieu, il est apparu nécessaire d'étudier les variations éventuelles de la qualité de l'inoculum produit, l'intensité des attaques étant fonction de la qualité et de la quantité.

Nous avons étudié la qualité de l'inoculum primaire en appréciant la sporulation obtenue avec des quantités identiques de macrosporocystes produits à des stades différents de maturation et inoculés sur disques de feuilles de Vigne.

Les macrosporocystes de même origine ont été prélevés à l'aide d'une aiguille très fine par le pédicelle et déposés dans une goutte d'eau permutée de  $20\,\mu l$  à la surface de disques de feuilles de Vigne placés en boîte de Pétri sur un papier filtre imbibé d'eau permutée, à raison d'1 goutte / disque.

La manipulation était plus facile lorsque les oospores étaient isolées sur eau gélosée.

Les disques inoculés ont été placés dans les conditions optimales d'incubation en chambre de culture (chap II, II. 3.1).

#### 3.3.1. Essai 1984

Au cours d'un premier essai en 1984, nous avons essayé de déterminer la concentration minimale de macrosporocystes nécessaire à une infection.

D'après nos observations sous microscope, un macrosporocyste libérait en moyenne 50 zoospores.

Les inoculations ont été réalisées avec les concentrations suivantes :

-	1	macrosporocyste / goutte de 20 μ1	soit 2500 zoospores / ml
-	5	macrosporocystes / goutte de $20\mu l$	soit 12.500 zoospores / ml
-	10	macrosporocystes / goutte de $20~\mu l$	soit 25.000 zoospores / ml
-	20	macrosporocystes / goutte de $20~\mu l$	soit 50.000 zoospores / ml
-	40	macrosporocystes / goutte de $20~\mu l$	soit 100.000 zoospores / ml
- >	> 40	macrosporocystes / goutte de $20 \mu l$	

Les résultats sont présentés dans le tableau 18.

La concentration minimale de macrosporocystes par goutte d'inoculum nécessaire à la réussite des infections a été de 5 Msp/goutte pour les premiers prélèvements (7 et 15 mars), puis ultérieurement de 1 Msp/goutte (19/3 et 3/5), laissant supposer une incidence de la précocité de germination des oospores sur la capacité infectieuse des macrosporocystes.

Sur la base de ces résultats, pour apprécier la "qualité" de l'inoculum primaire en 1985 et 1986, nous avons retenu les concentrations 1 et 5 macrosporocystes /20 µl et éventuellement 10 Msp/20µl quand le nombre d'oospores germées était suffisant.

<u>Tableau 19</u>: Résultats des contaminations par macrosporocystes issus d'oospores ayant subi une maturation naturelle -1985-

		Control of the contro				
	Nombre de	Nombre de Macrosporocystes / 20 microlitres 1 5 10	20 microlitres 10	Sporocystes 25000/m1	% germination oospores	-
-	2/2	2/2	ı	8/10	25	
	1	1		3-4	(228 oospores)	•
	1/6	1/5	1	10/10	25	
	2	2	e.	3-4	(194 oospores)	ATMUT.
	8/10	2/5	1/1	8/10	26	
	2-3	3-4	4	2-4	(185 oospores)	
	1/1	1/1	1	9/10	7	
	4	4		3-4	(162 oospores)	204 AIT40

<u>Tableau 20</u>: Résultats des contaminations par macrosporocystes issus d'oospores ayant subi une maturation naturelle -1986-

Trace and transmitted for	Nombre de N	Nombre de Macrosporocystes / 20 microlitres	0 microlitres	Sporocystes 25000/m1	% germination	
Dates d'inocuiation	<del>ज</del> ि	÷ in	9		oospores	
Nb taches/Nb disques	0/5	0/1	-	. 10/10	12,5	MUM E-
4/3/86 Notes/4	-10			3-4	(200 oospores)	aq IT40
Nb taches/Nb disques	L/0	0/3	0/1	8/10	30	
30/4/86 Notes/4				2-4	(160 oospores)	
Nb taches/Nb disques	1/1	1/3	0/1	8/10	28	MIT40 AUTAN
17/5/86 Notes/4	1	-		3-4	(133 oospores)	

Pour apprécier le facteur réceptivité du végétal comme cause de variation des résultats, nous avons inoculé, parallèlement, 10 disques avec une suspension de 25.000 sp/ml.

#### 3.3.2. Essais 1985 et 1986

Les résultats sont présentés dans les tableaux 19 et 20.

Le nombre d'oospores isolées sur eau gélosée ayant varié entre 133 et 228, et compte-tenu des pourcentages modestes de germination, nous avons disposé d'un nombre assez faible de macrosporocystes pour réaliser l'expérience. Aussi, le nombre de répétitions a-t'il été limité.

Nous constatons que les contaminations ont été réalisées avec beaucoup de succès en 1985 même avec 1 Msp/goutte alors qu'elles ont pratiquement toutes échouées en 1986; les contaminations réussies l'ayant été au moment de l'optimum de maturation.

Il semble qu'il y ait une variation de la qualité de l'inoculum en fonction de l'état de maturation des oospores : ainsi, pendant la phase précédant l'optimum de maturation, peu de macrosporocystes sont infectieuses. Leur qualité infectieuse augmente pendant la phase de maturation (tableau 19). Elle demeure élevée par la suite (phase "post-optimum").

Les oospores en atteignant leur optimum de maturation acquièrent aussi leur pouvoir infectieux optimal, ce qui est logique. L'optimum de maturation correspond donc à un stade important de l'évolution des oospores.

La qualité de l'inoculum primaire peut varier d'une année sur l'autre, probablement en fonction des conditions de maturation.

Un pouvoir infectieux optimal ne signifie pas obligatoirement une grande capacité à infecter (ex : 1986).

#### 3.4. Conclusion

Nous avons essayé de résumer dans 2 tableaux (21 et 22) synoptiques les principaux résultats obtenus au cours de cette étude.

Tableau 21: Influence de la température sur la germination des oospores (1), des sporocystes (2), des zoospores (3).

Températures	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
1	0	++	+++	+++	0
2	++	+++	+++	++	
3	0	++	+++	+++	

+++ germination optimale

++ bonne germination

0 pas de germination

Tableau 22 : Variation de la qualité de l'inoculum primaire en fonction de l'état de maturation des oospores.

Phase "pré-optimum de maturation"	-
Phase "optimum de maturation"	+ + +
Phase "post-optimum de maturation"	+ + +

mauvaise qualité

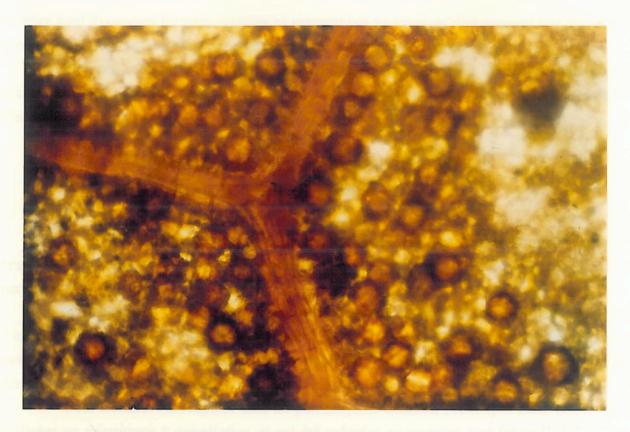
+++ qualité optimale

## 4. ETUDE MORPHOLOGIQUE DES OOSPORES

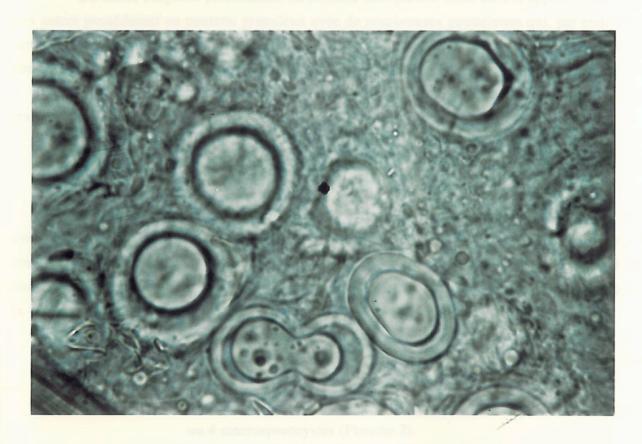
Les travaux de TOMMERUP et al. (1974) sur les oospores de *Bremia lactucae*, parasite obligatoire de la Laitue, indiquent que les oospores viables présentent une structure complexe caractéristique (nombreuses gouttelettes lipidiques, paroi fine), identifiable sous microscope photonique (X 240).

MORGAN (1978, 1983) précise que ces oospores viables ne représentent que 10p.cent du

#### PLANCHE 1



Oospores dans des tissus foliaires non décolorés (x 400)



Oospores dans des tissus foliaires décolorés (x 1000)

nombre total d'oospores formées, qu'elles ne germent pas toutes et qu'elles peuvent être divisées en 2 groupes qu'il nomme "les oospores immobiles" et "les oospores vibrantes".

En nous référant à ces travaux, nous avons essayé d'apprécier la viabilité et le degré de maturation des oospores de *P.viticola* par des observations en microscopie photonique et électronique.

# 4.1. Observations des oospores in situ en microscopie photonique

Sans décoloration des tissus foliaires, les oospores apparaissent comme des sphères brun-clair entourées d'une paroi épaisse plus foncée. Elles sont agglomérées par paquets près des nervures (Planche 1).

Afin de mieux les distinguer, une décoloration des tissus à l'eau de javel 12p.cent pendant 3 heures est nécessaire. L'observation réalisée après une coloration au bleu coton durant toute une nuit permet de distinguer très nettement la paroi très épaisse de l'oospore qui correspond au périplasme, et au centre l'oosphère fécondée.

Pour localiser les oospores dans les parenchymes foliaires, des coupes transversales ont été réalisées au microtome à congélation et ont été colorées au carmino-vert (chap II, §II 4.2). Les oospores sont apparues réparties essentiellement dans le parenchyme palissadique.

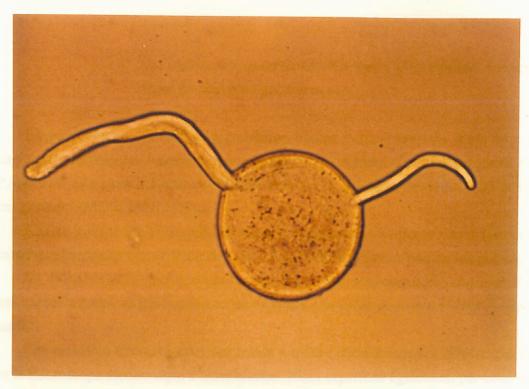
Certaines oospores présentaient un contenu transparent. Elles étaient apparemment vides. Les autres possédaient un contenu granuleux avec de nombreuses gouttelettes qui, par endroits, ne semblait pas adhérer à la paroi. La question se posait de savoir si cette structure correspondait à celle des oospores viables de *B.lactucae* observées par TOMMERUP.

Pour tenter d'y répondre, nous avons essayé d'isoler des oospores des 2 types et de suivre leur germination respective.

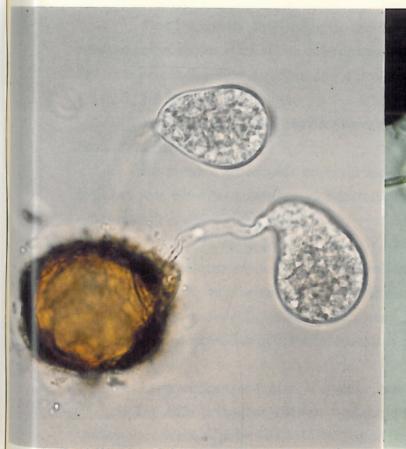
### 4.2. Observations des oospores isolées

A partir d'oospores isolées sur eau gélosée au stade de leur optimum de maturation, nous avons pu effectivement distinguer, sous la loupe binoculaire (x 75), 2 groupes d'oospores de couleurs différentes. Nous les avons prélevés séparemment à l'aide d'une pipette Pasteur très fine et nous avons observé leur germination dans une goutte d'eau permutée sous le microscope photonique (x 400 et x 1000).

- Un premier groupe présentait en fait 2 sortes d'oospores peu distinctes si ce n'est par l'épaisseur de leur paroi. Leur contenu était dense, granuleux et assez clair.
  - . Les unes, à paroi plus fine germaient en émettant 1, 2 ou plus rarement 3 ou 4 macrosporocystes (Planche 2).



Début de germination d'une oospore (x 1000)



Oospore germée (x 1000) (Emission de 2 macrosporocystes)



Germination d'un macrosporocyste (x 1000)

. Les autres, qui possédaient une paroi plus épaisse caractéristique en début de saison ne germaient pas.

Le pourcentage optimal de germination obtenu chez *P.viticola* a été 44 p.cent sans tri préliminaire des différentes oospores. Par conséquent, le nombre d'oospores viables est plus élevé chez *P.viticola* que chez *B.lactucae* (10%). Parmi ces 10p.cent, seulement 23 à 33 p.cent des oospores germent (MORGAN, 1983).

L'autre groupe était composé d'oospores opaques moins nombreuses (environ 5 p.cent), dont l'oosphère fragmentée se séparait de la paroi de l'oogone et qui n'ont jamais germé.

MORGAN (1978) indique que le cytoplasme des oospores non viables de *B.lactucae* se contracte contre la paroi, se désorganise et devient très granuleux provoquant ainsi un épaississement de la paroi.

Ces premiers résultats nous ont incité à mieux caractériser ces différentes structures en utilisant le microscope électronique à transmission. Nous espérions également par cette étude pouvoir apprécier le degré de maturité des oospores en fonction de leur évolution morphologique.

# 4.3. Observations des oospores en microscopie électronique à transmission.

Des fragments de disques de feuilles riches en oospores d'âges différents (oospores néoformées, oospores ayant subi 3 mois de maturation en conditions contrôlées, oospores mûres) ont été fixés puis inclus dans de l'épon afin d'être observés au microscope électronique à transmission (chap II, § 4.3).

Les résultats ont été très décevants en raison probablement d'une mauvaise fixation des tissus qui se déchiraient.

Le nombre d'oospores observables a été trop faible pour distinguer des différences significatives entre les structures visibles succeptibles de traduire des degrés de maturation des oospores.

Les quelques oospores observées présentaient généralement un cytoplasme très riche en gouttelettes lipidiques propres aux organes de réserve. Les travaux de TOMMERUP et al. (1974) démontrent aussi que le cytoplasme des oospores viables de *B.lactucae* à srtucture caractéristique, est essentiellement constitué de gouttelettes lipidiques qui, rapidement, se condensent en une seule grosse gouttelette.

La paroi des oospores de *P.viticola*, très épaisse, semblait constitué de plusieurs couches superposées. Elle présentait souvent une protubérance allongée caractéristique correspondant vraisemblablement au point de fusion de l'oogone et de l'anthéridie.

FORMATION	MATURATION	POST	CONTAMINATIONS PRIMAIRES
	taux optimal de maturation	geri	nination des germination des oospores sporocystes
Eté - Automne	Hiver	Printemps	
Conditions de Milieu favorables	Pluie d'automne	t>11°C (optimum= 20°C) Humidité	$t>10^{\circ}C$ (optimum = 20°C) Pluie

Figure 27: Schématisation des différentes étapes de la phase sexuée de P. viticola

#### 5. DISCUSSION

Les années 1985 et 1986 ont été très distinctes en matière de risques de Mildiou, la première étant caractéristique d'une année à risques élevés avec de nombreux foyers primaires et des dégâts importants observés au vignoble, la seconde étant typique d'une année sans risque véritable. D'un point de vue prévisionnel, il est essentiel de comprendre pourquoi les situations de ces deux années ont été si différentes et de connaître leur déterminisme. Les résultats que nous avons obtenus sur le déroulement de la phase sexuée du parasite permettent d'apporter un certain nombre de réponses à ces questions.

D'un point de vue descriptif on peut dire que la phase sexuée de *P.viticola* qui assure la conservation du parasite durant le repos végétatif de la Vigne se décompose en plusieurs étapes qui sont schématisées sur la figure 27 :

#### - une phase de formation des oospores :

Celle-ci peut débuter très tôt en saison puisque, comme certains auteurs (ZACHOS, 1959), nous avons pu observer des oospores au vignoble dès le mois de mai. En fait, l'oogénèse est surtout intense à l'automne quand le mycélium, alors abondant dans les feuilles, est soumis à des conditions de températures fraîches.

La reproduction du processus est aisée au laboratoire. Il est alors possible d'obtenir des oospores en conditions contrôlées à partir de plantes contaminées artificiellement (chap III, § II. 1.1).

Deux problèmes épidémiologiques se posent à ce stade : le nombre d'oospores formées est-il succeptible de conditionner les risques de Mildiou au printemps suivant et la qualité de ces oospores est-elle variable selon les conditions de formation ?

A l'heure actuelle, il n'y a pas de réponse à la première partie de la question.

En revanche, l'essai présenté au chapitre III ( § II. 2.2) au cours duquel nous avons étudié dans des conditions uniques de maturation l'évolution d'oospores formées dans plusieurs régions, laisse supposer que la dynamique de germination des oospores est davantage soumise aux effets du milieu durant la maturation qu'aux conditions de formation.

### - une phase de maturation des oospores :

Classiquement, il est admis que cette phase s'étale de la formation des oospores à leur germination. De nombreux auteurs ont indiqué les conditions succeptibles de la favoriser (chap I, § I. 1). L'étude dynamique de la germination des oospores en conditions contrôlées que nous avons réalisée montre qu'une telle conception est erronée. Il convient de distinguer en effet une phase de maturation proprement dite, à l'issue de laquelle les oospores sont mûres mais ne germent pas si les conditions de milieu ne sont pas favorables, et une phase de post-maturation qui correspond au temps

nécessaire aux oospores mûres pour germer dans les conditions du milieu où elles sont placées. Chez les oospores mûres, la vitesse de germination en conditions optimales (20°C, humidité saturante) est de 7 jours.

Le taux d'oospores mûres peut être évalué en appréciant le taux d'oospores capables de germer en conditions optimales. Nos résultats montrent que le temps nécessaire à la maturation est extrêmement variable (3 mois à 6 mois) mais que, pour une population d'oospores donnée, il existe un temps à partir duquel le taux d'oospores mûres est optimal. Ainsi, en 1985, l'optimum était atteint dès le 4 mars et en 1986 vers le 2 mai.

Le taux d'oospores mûres demeure souvent faible : rarement supérieur à 25 p.cent en conditions naturelles, il peut atteindre 44 p.cent en conditions contrôlées (chap III, § II.2).

Certaines oospores demeurent non viables.

Morphologiquement, 2 types d'oospores peuvent se distinguer au microscope, comme chez d'autres péronosporales, en particulier *B.lactucae* (TOMMERUP et al., 1974) : les oospores dites viables (10p.cent) présentent une structure caractéristique ; seulement 23 à 33p.cent d'entre elles germent (MORGAN, 1983).

Entre les 2 années 1985 et 1986, nous n'avons pas constaté de différences notables entre les taux d'oospores mûres (donc viables) sur les échantillons étudiée. Ce facteur n'est donc probablement pas capital dans le déterminisme des risques de Mildiou au printemps.

Comme cela a déjà été souligné par de nombreux auteurs, les conditions climatiques affectent de manière décisive la maturation des oospores. Grâce à la méthode d'isolement de celles-ci, que nous avons mise au point et qui permet de connaître le stade de l'optimum de maturation, nous avons pu montrer que :

- les conditions de maturation modifient la durée de maturation donc le stade de l'optimum de maturation
- mais elles ne semblent pas influencer le taux d'oospores viables. Ce dernier est probablement déterminé plus précocement, lors de la formation des oospores.

L'étude de la dynamique de la maturation sur des oospores placées dans diverses conditions contrôlées de température et d'humidité et dans diverses conditions naturelles a montré que la durée de maturation est principalement conditionnée par l'humidité ou la pluviométrie. On peut de ce fait expliquer la maturation précoce des oospores en 1985 par les pluies abondantes de l'automne 1984. A l'opposé, la sécheresse de l'automne 1985 a induit une maturation très tardive des oospores en 1986. Compte tenu de l'évolution différente du Mildiou en 1985 et 1986, on peut se demander s'il n'existe pas une relation entre l'énergie du parasite ou potentiel de maladie et la précocité de maturation. Une telle relation supposerait que les oospores disponibles les années où elles mûrissent précocement (comme en 1985) sont plus infectieuses, ou bien ont plus de chances de germer ultérieurement.

#### - une phase de post-maturation des oospores

Cette phase dont la durée correspond à la vitesse de germination des oospores mûres semble principalement conditionnée par la température lorsque l'humidité est saturante. Elle se déroule entre les valeurs de températures comprises entre 11°C et 30°C. A 20°C, elle dure 7 jours et à 15°C, 13 jours. Compte tenu de la relation directe qui existe entre la vitesse de germination et la température, on peut théoriquement prévoir, à partir de la date de maturation des oospores et des conditions thermiques ultérieures, la date de germination des oospores.

Puisque la température influence la durée de post-maturation, on peut expliquer qu'elle soit d'autant plus courte que l'optimum de maturation est tardif (comme en 1986) car les températures sont plus élevées. Il est normal de ce fait que l'optimum de maturation soit bref dans ces conditions, à l'inverse des années (comme en 1985) où il est précoce. Dans ce dernier cas, les oospores sont mûres dans des conditions de températures inférieures à 11°C qui ne permettent pas la post-maturation. Les oospores mûres ne pouvant évoluer, l'optimum de maturation s'étale dans le temps.

Compte tenu des phénomènes décrits, on peut comprendre pourquoi le critère de germination des oospores en moins de 24 heures à 20°C qui est souvent retenu par les Stations d'Avertissements Agricoles pour prévoir les risques de contaminations primaires, est insatisfaisant :

- La vitesse minimale de germination d'une oospore étant de 7 jours, il peut arriver, certaines années, qu'aucun macrosporocyste ne soit obtenu après seulement 24h à 20°C (ex : 1981, 1986).
- . Une vitesse minimale de 24h ne traduit pas l'arrivée à maturité des oospores.
- Elle est postérieure à l'optimum de germination et peut être atteinte après l'apparition des premiers foyers au vignoble (ex : 1982, 1983).

#### - contaminations primaires:

Les contaminations primaires nécessitent 3 facteurs qui sont :

- . Des oospores germées
- . Des organes végétaux sensibles
- Des conditions climatiques favorables (en particulier la pluie et une température supérieure à 11°C).

Il est vraisemblable qu'elles résultent principalement de l'infection par des zoospores issues d'oospores mûres au stade appelé optimum de maturation. En effet, les résultats obtenus montrent que les oospores mûres avant ce stade possèdent de médiocres qualités infectieuses.

La gravité des contaminations primaires pourraient dépendre de 2 facteurs :

- Le nombre d'oospores formées à l'automne qui engendrerait un nombre variable d'oospores mûres
- La qualité de l'inoculum.

Or, le modèle EPI Mildiou qui ne prend pas en compte le nombre d'oospores présents à l'automne (les risques potentiels au 1er octobre sont toujours identiques :  $EPI = \emptyset$ ) permet cependant des simulations extrêmements satisfaisantes. De plus, le niveau de l'EPI fin mars est un bon indicateur des risques.

La gravité des contaminations primaires semble donc dépendre essentiellement de la qualité de l'inoculum. Celle-ci varie en fonction des conditions climatiques de maturation qui déterminent la date d'arrivée à maturité des oospores : un automne pluvieux favoriserait une maturation précoce qui pourrait indiquer des risques élevés de contamination au printemps et inversement.

Prévoir la date des contaminations primaires constitue un objectif essentiel pour organiser la lutte. Compte tenu des difficultés matérielles et expérimentales pour apprécier au laboratoire le stade optimum de maturation des oospores à partir duquel on pourrait prévoir la germination puis la contamination, nous avons essayé d'élaborer un modèle de Prévision de l'Optimum de Maturation (P.O.M.).

III. MODELISATION DE L'OPTIMUM DE MATURATION DES OOSPORES;
PREVISION DES CONTAMINATIONS PRIMAIRES.

## 1. BASES D'ELABORATION DU MODELE "PREVISION DE L'OPTIMUM DE MATURATION" (P.O.M.)

Ce modèle a été élaboré sur la base des résultats biologiques acquis que nous rappelons ci-après :

- L'optimum de germination à 20°C correspond à l'optimum de maturation des oospores
- Ce critère est plus fiable que la vitesse minimale de germination pour prévoir les risques de contaminations primaires
- La date d'obtention de l'optimum de maturation semble être un paramètre de quantification des risques.

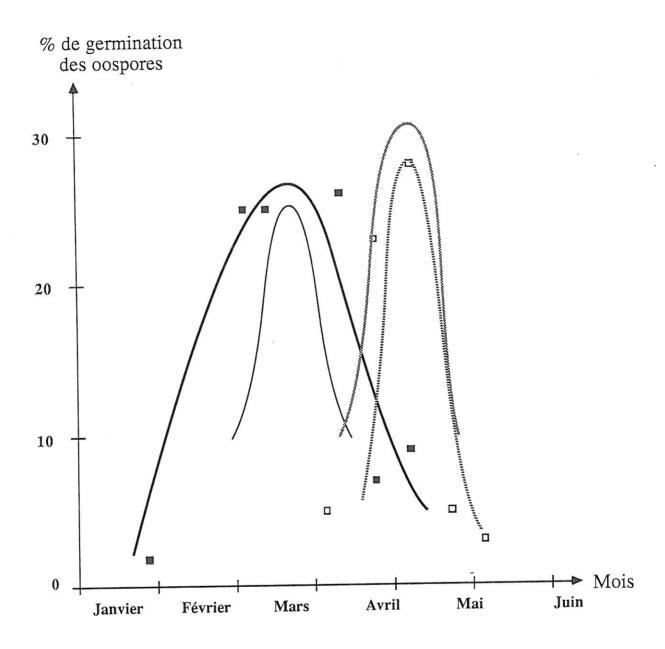
Il est donc primordial de prédire cet optimum, qui correspond graphiquement à la partie en forme de cloche des courbes de dynamique de maturation des oospores.

Notre objectif a été d'estimer cet optimum grâce à la connaissance théorique des échanges entre le parasite et le climat sur une période s'étalant de la fin de la phase végétative précédente à "la fin supposée de la première période d'échange", c'est à dire fin janvier.

Pour atteindre cet objectif, nous avons représenté l'optimum de maturation par la loi normale; nous nous servons de cette loi comme une courbe représentant au mieux les données que nous avons recueillies. Par la suite, nous évaluerons les échanges parasite-climat. Nous ne décrirons pas les propriétés mathématiques de stabilité du modèle, ni la représentation du système des échanges parasite-climat. Ces notions issues de l'analyse des systèmes et des propriétés des équations différentielles ne correspondent pas aux travaux engagés dans cette thèse.

## 1.1. Approximation de l'optimum de maturation

Etant donnée la forme graphique de l'optimum de maturation (cloche), nous avons essayé de le représenter par la loi normale N définie comme suit:



Courbe simulée en 1985
Courbe simulée en 1986
Courbe observée en 1986
Courbe observée en 1986

Figure 28: Comparaison entre les optimums de maturation simulé et observé à Bordeaux en 1985 et 1986.

$$P(T) = \frac{1}{v\sqrt{2\pi}} \times e^{-1/2} \left(\frac{T - \overline{T}}{v}\right)^2$$

où P(T) = Probabilité d'obtenir des oospores mûres au temps T

T = Temps écoulé entre l'arrivée à maturité et la date origine, 1<sup>er</sup> janvier (en jours).

 $\overline{T}$  = Temps écoulé entre l'obtention de l'optimum de maturation et la date origine (  $1^{er}$  janvier).

v = coefficient de pondération.

## 1.2. Estimation du coefficient de pondération

au temps 
$$T = \overline{T}$$
:
$$P(\overline{T}) = \frac{1}{v\sqrt{2\pi^{1}}} \quad d'où \quad v = \frac{1}{P(\overline{T})\sqrt{2\pi^{1}}}$$

On peut estimer graphiquement  $P(\overline{T})$  et  $\overline{T}$  qui représentent les coordonnées de l'optimum de maturation et qui sont présentés dans le tableau ci dessous :

Années	$P(\overline{T})$	Ŧ	v
1985	0,26	81	1,54
1986	0,30	120	1,33

Tableau 23 : coefficients utilisés pour simuler l'optimum de maturation des années 1985 et 1986.

Les simulations obtenues avec ces coefficients sont présentées sur la figure 28. Cette figure montre qu'il y a une bonne correspondance entre la germination simulée et la germination observée.

Tableau 24 : Hauteurs de pluies (mm) enregistrées à Bordeaux (Station MERIGNAC)

Année (n)	1986	1985	moyenne
du 1/10 (n-1) au 31/12 (n-1)	188,2	397,6	282,2
du 1/1 (n) au 31/3 (n)	330,2	269,5	259,8
Total	518,5	667,1	542

On peut donc admettre que la forme de la loi normale permet une bonne représentation du phénomène. Il convient alors de déterminer une méthode d'appréciation de T et v pour calculer P(T). Ces données devraient permettre de substituer aux manipulations contraignantes, une dynamique de maturation simulée, sans oublier toutefois la nécessité de mener parallèlement des études complémentaires indispensables de biologie expérimentale qui devront à terme mettre en avant les propriétés de "qualité" des zoospores, si tant est que cette notion a le sens que nous lui attribuons dans le modèle E.P.I.

## 1.3. Calcul des indices de compensation

La différence fondamentale entre les dynamiques de maturation des oospores en 1985 et 1986 a été la date d'obtention de la germination optimale à 20°C, qui constitue un critère probable d'appréciation de la "qualité" des oospores mûres.

Or, nous avons montré que cette "qualité" dépendait des conditions climatologiques pendant la maturation. Les phases hivernales de 1985 et 1986 s'étant distinguées surtout par la pluviométrie (Tableau 24), nous avons essayé d'établir une relation entre les hauteurs de pluie influant sur le système pendant la maturation (septembre à mars) et les risques observés.

Pour cela, nous nous sommes appuyés sur le concept d'Energie physiologique du modèle "EPI". Ce concept concerne l'exposé de la déperdition minimale d'énergie du parasite en un lieu donné. Conformément à ce concept, nous avons postulé que le parasite possédait un système de régulation qui lui permettait de s'adapter aux conditions climatologiques de sa région. Il est supposé de ce fait avoir besoin d'une certaine quantité de pluie "variable" par jour pour être dans son meilleur état d'organisation.

Nous avons, en accord avec ces idées, défini des seuils d'espérance minimum  $(ESP_m)$  et maximum  $(ESP_m)$  mensuels. En-deça et au-delà de ces seuils, la quantité de pluie exerce une action défavorable sur la maturation des oospores (effets négatifs), définis comme suit, pour la région bordelaise :

$$ESP_{m} = \frac{\text{Pluie moyenne mensuelle calculée sur 20 ans au minimum *}}{\text{Nombre de jours de pluie}}$$

$$ESP_{M} = \text{(calculé d'après le modèle EPI)} = \frac{18}{\text{NJM}} = 9$$

<sup>\*</sup> de 1951 à 1985 pour nos calculs

Tableau 25: Indices mensuels de compensation calculés pour 10 années

mois de	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986
calcul Septembre n-1	4-	-25	-13	-10	-25	29	34	-26	30	-26
I 9 Octobre n-1	62	-34	98-	-13	44	86	47	-71	89	-91
I 10 Novembre n-1	108	-52	-173	9	6-	22	71	-125	161	-95
I 11 Décembre n-1	133	-50	-102	79	-26	41	162	-73	151	-85
I 12 Janvier	157	41	-13	132	-18	54	93	42	125	∞ <sub>p</sub>
I 1 Février	238	49	51	81	-45	37	125	75	147	26
I 2 Mars	247	123	119	122	-17	79	139	103	215	23

A partir de ces hypothèses, nous avons calculé journellement (du 21 septembre de l'année n-1 (début supposé de l'action de la climatologie sur le parasite) au 31 mars de l'année n) sur 10 ans (de 1977 à 1986), les effets "positifs" (BENéfice) et les effets "négatifs" (EXCès et MANque) de la pluie sur la maturation des oospores, de la façon suivante :

#### - Pour un jour :

soit PL (J) la quantité de pluie au jour J.

si 
$$\operatorname{ESP}_m \leq \operatorname{PL}(J) \leq \operatorname{ESP}_M$$
 alors  $\operatorname{BEN}(J) = \operatorname{PL}(J)$   
si  $\operatorname{PL}(J) < \operatorname{ESP}_m$  alors  $\operatorname{MAN}(J) = \operatorname{ESP}_m - \operatorname{PL}(J)$   
si  $\operatorname{PL}(J) > \operatorname{ESP}_M$  alors  $\operatorname{EXC}(J) = \operatorname{PL}(J) - \operatorname{ESP}_M$   
et  $\operatorname{BEN}(J) = \operatorname{ESP}_M$ 

- Pour un mois :

$$BEN = \sum_{i=1}^{n} BEN(J_i)$$

$$MAN = \sum_{i=1}^{n} MAN(J_i)$$

$$EXC = \sum_{i=1}^{n} EXC(J_i)$$

On postule que les effets "négatifs" se compensent entre eux. On calcule alors l'indice de compensation pour un mois donné :

$$I_{m} = [BEN - |(EXC - MAN)|] + I_{m-1}$$

(Au 31 septembre 
$$I_{m-1} = 0$$
)

Par conséquent d'après le concept, un indice mensuel négatif signifie que les conditions climatologiques ont été défavorables à la maturation des oospores; inversement, un indice très élevé indique une bonne maturation.

<u>Tableau 26</u>: Prévisions des dates de l'optimum de maturation des oospores en fonction des indices de compensation

	Т			
1986		2/5		
1985		24/3		
1984	11/4	17/4	18/4	17/4
1983	28/5	3/4	3/4	8/4
1982	9/9	15/4	27/4	23/4
1981	22/5	5/9	22/5	10/5
1980	1/5	21/3	15/4	13/4
1979	5/6	4/5	25/4	13/4
1978	28/5	18/4	25/4	12/4
1977	11/4	15/3	28/2	18/3
Optimum calculé avec	I 12	11	12	13

Les valeurs des différents indices mensuels de 1977 à 1986 sont présentées dans le tableau 25.

Nous constatons que les années à plus forts indices correspondent à 1977 et 1985, 2 années à risques précoces exceptionnels avec des foyers primaires très nombreux et très agressifs. Inversement, les années à risques nuls ou faibles comme 1984 et 1986 présentent des indices fortement négatifs.

Les résultats semblaient donc montrer une certaine correspondance entre les risques réellement observés et les indices calculés.

Nous avons donc estimé les valeurs de T et v par les relations :

$$\overline{T}/10 = A (Im) + B$$
  
 $v = C (Im) + D$ 

Les coefficients A, B, C et D ont été déterminés à partir des valeurs réelles de T et v obtenues en 1986 et 1985 et des valeurs des indices de compensation calculés pour ces mêmes années.

A ce stade de construction du modèle, il a fallu choisir parmi tous les indices calculés pour chaque année ( $I_9$  à  $I_3$ ) celui à retenir pour les simulations.

Nous avons éliminé les indices  $I_9$ ,  $I_{10}$  et  $I_{11}$  puisque les oospores se forment principalement en septembre et octobre et qu'aucun macrosporocyste n'a été obtenu après seulement 1 mois de maturation.

Nous avons donc utilisé pour les calculs, les indices  $I_{12}$ ,  $I_1$ ,  $I_2$ ,  $I_3$  et comparé les résultats des simulations.

## 1.4. Résultats des simulations

Les différentes dates d'arrivée à maturité des oospores, calculées en fonction des indices, ont été résumées dans le tableau 26.

Les simulations effectuées d'après I<sub>12</sub> ne laissent pas apparaître de différences entre les années malgré leurs particularités (ex : 1977 et 1984). Par conséquent, nous n'avons pas retenu cet indice.

Les dates calculées d'après I<sub>1</sub> et I<sub>3</sub> ont été très proches exceptées pour les années 1979 et 1980. Il apparait que l'indice I<sub>1</sub> est plus représentatif des risques constatés sur le terrain durant le

<u>Tableau 27</u>: Comparaison entre l'indice de Gravité défini à partir de I 1 et la classe de Gravité de 1977 à 1986

	TOTAL STATE OF THE PARTY OF THE	The second secon
1986	1	-
1984 1985	4	4
1984	2	1
1983	3	3
1982	3	3
1981	1	2
1980	4	3
1979	1	2
1978	2	2
1977	4	4
Années	Indice de Gravité (calculé)	Classe de Gravité (observée)

début de la phase végétative.

En 1981, la date prévue avec l'indice I<sub>2</sub> a devancé de seulement 4 jours la date d'apparition des foyers primaires au vignoble. Ceci est aberrant, compte tenu des délais nécessaires à la germination des oospores et à l'infection par les zoospores.

Ainsi, il semble que l'indice I<sub>1</sub>, calculé fin janvier, soit le plus fiable. Ce résultat n'est pas surprenant en soi car les différences entre les quantités de pluie influant sur le système enregistrées en 1985 et 1986 ont porté essentiellement sur les mois d'octobre, de novembre et de décembre (Tableau 24). De plus, nous avons montré que l'humidité nécessaire à la maturation des oospores, accélère cette maturation lorsqu'elle intervient pendant les premiers mois de la maturation.

Par conséquent, dès la fin janvier, il paraît possible de prédire l'optimum de maturation des oospores. La simulation réalisée pour l'année 1984 (opt. calculé : 17/4) correspond à la germination observée (opt. observé : 16/4) sur la base d'une numération des macrosporocystes formés et non du pourcentage de germination des oospores.

Il semble qu'une arrivée à maturité précoce des oospores (prévue selon le modèle P.O.M.) soit corrélée avec des risques importants de foyers primaires (1977, 1980, 1983, 1985) et inversement (1984, 1986). La date d'optimum de maturation (DOM) paraissant un bon critère de quantification des risques de foyers primaires, nous avons établi des indices de gravité prévisibles des contaminations primaires (IG), allant de 1 à 4, en fonction de DOM.

- si DOM < 31 mars alors IG = 4: Foyers très agressifs et nombreux
- si 1er avril  $\leq$  DOM  $\leq$  15 avril alors IG = 3: Foyers importants, agressifs
- si 16 avril  $\leq$  DOM  $\leq$  30 avril alors IG = 2 : Foyers épars, peu agressifs
- si DOM > 1er mai alors IG = 1 : Foyers très localisés ou inexistants non agressifs

Cet indice ne peut donner une indication des risques que pour la période printannière (mai juin). Nous avons comparé cet indice aux classes de gravité définies dans le tableau 4 du chapitre III, § I (Tableau 27).

La bonne correspondance entre les indices calculés et les risques réellement observés semble confirmer une bonne fiabilité du modèle donc des concepts qui ont permis sa construction.

Les quelques écarts observés (1979, 1980, 1981, 1984) n'ont jamais été supérieurs à 1 classe. Ils s'expliquent par le fait que la classe de gravité exprime les risques globaux sur toute une année, alors que l'indice de gravité exprime les risques de foyers primaires au printemps.

Ce modèle, que nous avons appelé POM (Prévision de l'Optimum de Maturation), devra toutefois être éprouvé sur plusieurs années et confronté à des observations biologiques comme celles que nous avons effectuées en 1985 et 1986.

Si ce modèle POM est confirmé, il est remarquable de constater que très précocement (1er

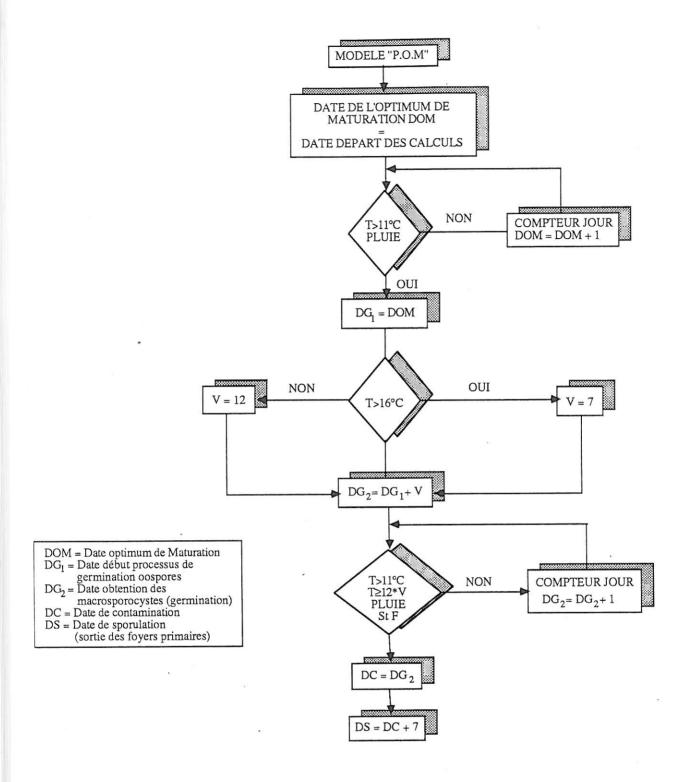


Figure 29 : Organigramme du système "Prévision des Contaminations Primaires au Printemps"

février), le devenir de la maladie soit déjà déterminé pour une certaine période de la phase végétative. Les conditions de printemps jouent peu sur la maturation. Il semblerait qu'elles ne peuvent agir que sur la post-maturation (germination des oospores mûres), ce que les auteurs, faute de moyens de prospection, ont toujours confondu jusqu'à présent avec la maturation.

# 2. PREVISION DES CONTAMINATIONS PRIMAIRES (PCOP)

Une contamination primaire ne peut être réalisée que si :

- Le parasite est présent et infectieux
- La vigne est réceptive
- Les conditions climatiques sont favorables

## 2.1. Bases biologiques du raisonnement

L'organigramme du système "POM" est présenté sur la figure 29. Nous l'expliciterons ci-après en détaillant chacune des étapes permettant une contamination primaire, et pour chaque étape, les conditions apparaissant déterminantes..

#### 2.1.1. Germination des oospores

Deux conditions doivent être remplies :

- les oospores doivent être mûres : l'optimum de maturation doit donc être atteint.
- les conditions climatiques doivent être favorables : ( T° > 11°C, Humidité relative élevée ou pluie)

Nous avons défini une date  $(DG_1)$  à partir de laquelle les oospores débutent leur processus de germination. Celui-ci nécessite au minimum 7 jours à 20°C et 25°C et 12 jours à 15°C. (V = 7 ou V = 12 en fonction de la température).

A partir de DG<sub>1</sub>, nous déterminons la date probable de germination (DG<sub>2</sub>)

par :  $DG_2 = DG_1 + V$ 

#### A cette date DG<sub>2</sub>, il faut que:

$$T^{\circ} > 11^{\circ}C$$
 et Humidité relative élevée  
 $DG2$   
 $\sum_{i=0}^{DG2} T^{\circ} \ge V * 12$  pour s'assurer que la température n'a pas été inférieure à 11°C pendant l'intervalle V jours.

#### 2.1.2 Contamination de la plante

Deux conditions sont nécessaires :

- Le climat doit être favorable à :
  - . la germination des macrosporocystes et des zoospores (qui nécessite environ 2 heures et une température supérieure à 10°C)
  - . la projection des éléments infectieux sur la feuille : une pluie est indispensable.
- La vigne doit être réceptive : le stade F doit être atteint.

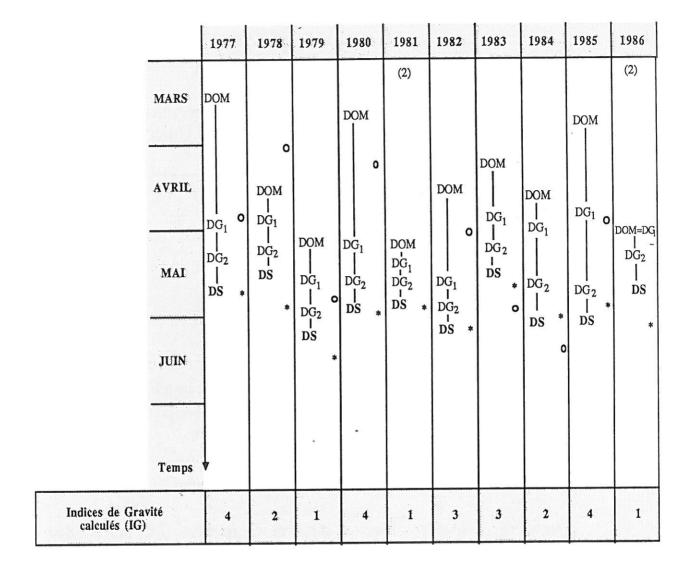
Lorsque ces conditions sont remplies, la date de contamination (DC) peut être déterminée. Elle correspond souvent à la date de germination des oospores (surtout en périodes pluvieuses).

Dans les conditions de laboratoire ( $T = 20^{\circ}C$  ou  $T = 25^{\circ}C$ , Humidité suffisante), les sporulations apparaissent après 5 à 7 jours d'incubation. Par conséquent, nous pouvons prévoir la date probable de sortie des foyers primaires ou date de sporulation (DS), dès que l'on connait DC, sous réserve que l'humidité relative soit suffisante à DS pour permettre l'extériorisation des sporocystophores, par :

$$DS = DC + 7$$

Lorsque la température entre DC et DS est plus basse (T < 20°C), le temps d'incubation est probablement plus long. N'ayant aucune donnée précise à ce sujet, nous conservons le temps minimal de 7 jours, ce qui nous permet aussi de prévoir la date DS avec une plus grande marge de sécurité. Nous avons appelé ce modèle PCOP (Prévision des Contaminations Primaires).

L'agressivité des contaminations prévisibles peut être estimée par l'indice de gravité (1 à 4) défini précedemment en fonction des dates d'obtention de l'optimum de maturation (D.O.M.)



Dates simulées

(Dates observées) (1)

DOM Date Optimum Maturation

- o germination des oopsores en moins de 24 h à 20°C
- DG<sub>1</sub> Date début Germination
- \* Premiers foyers au vignoble

DG<sub>2</sub> Date obtention Macroporocystes

- DS Date Sporulation (foyers primaires)
- (1) observations faites par la station d'Avertissements Agricoles du SPV de Bordeaux Cenon
- (2) Aucune germination en moins de 24 h n'a été observée

Figure 30 : Comparaison entre les dates prévues de contaminations primaires et les observations au vignoble de 1977 à 1986.

## 2.2. Résultats expérimentaux.

Une comparaison entre les dates simulées et les observations au vignoble (d'après les bulletins et les rapports de la station d'Avertissements Agricoles de Bordeaux-Cenon) est présentée sur la figure 30.

L'analyse de cette figure montre une correspondance très satisfaisante entre les dates prévues pour les contaminations primaires et les sorties effectives des foyers au vignoble dans la région bordelaise, l'écart moyen entre ces 2 dates étant de 4,7 jours.

Dans 8 cas sur 10, les prévisions ont été antérieures aux sorties, dans 1 cas sur 10, elles ont été postérieures et dans 1 cas sur 10, elles ont eu lieu le même jour.

Nous constatons d'autre part que l'écart entre les dates d'optimum de Maturation (DOM) a été très important (7 semaines : du 15/3 au 4/5), alors que les dates prévues de sporulation (DS) ainsi que les dates effectives d'apparition des premiers foyers s'échelonnent sur seulement 3 semaines (respectivement du 13/5 au 6/6 et du 19/5 au 12/6).

Les dates de germination en moins de 24 heures se sont étalées sur 8 semaines (4/4 au 4/6). Deux données sont manquantes (1981 et 1986) et deux données sont aberrantes (1983 et 1984), les foyers ayant été observés antérieurement.

Enfin, la figure 30, montre qu'il n'existe pas de relation entre la date prévue des contaminations primaires (DS) et l'indice de gravité (IG). Ceci n'est pas surprenant puisque les foyers primaires apparaissent apparemment chaque année sur une période très limitée (de mi-mai à début juin). La détermination de l'optimum de maturation (DOM) est donc essentielle pour caractériser la gravité de l'année

## 3. CONCLUSION

Le modèle POM permet de prévoir l'optimum de maturation dès la fin janvier et de quantifier l'agressivité potentielle de ces oospores mûres grâce à la date d'arrivée à maturité qui constitue un critère de qualité de l'inoculum primaire.

La bonne correspondance entre les dates observées et simulées d'apparition des foyers primaires, conforte indirectement la fiabilité du modèle.

Nous avons conclu de nos observations précédentes (Chap. III, § II) que cette qualité dépendait directement des conditions climatiques pendant la maturation. Il semble, d'après le modèle, qu'elle soit déterminée très tôt, de septembre à janvier.

Les pluies d'"automne" qui accélèrent la maturation des oospores jouent probablement un rôle favorable à une bonne organisation du parasite en lui conférant des potentialités infectieuses

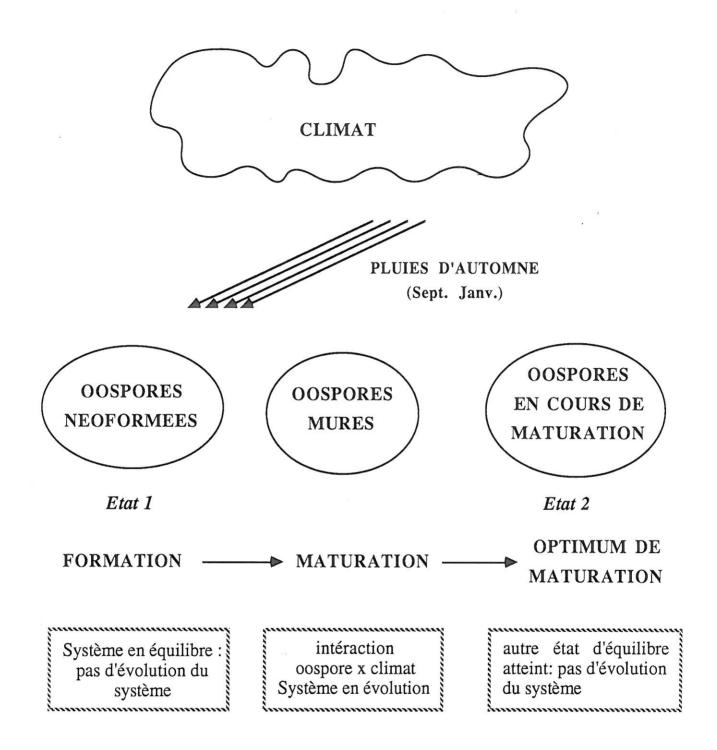


Figure 31: Schématisation de la maturation des oospores

excellentes. Dans ces conditions, si le climat pendant la phase végétative de la Vigne est favorable (pluies abondantes) les risques de Mildiou seront très élevés. Ce fut le cas des années 1977 et 1985.

A l'inverse, les automnes secs entraînent un retard de maturation. Celui-ci indique une mauvaise organisation du parasite et des potentialités infectieuses très faibles. Les risques seront alors très faibles, voire nuls (ex : 1984 ; 1986), sauf en cas de conditions climatiques exceptionnelles (ce qui ne s'est jamais produit sur les 10 années observées).

Ce rôle fondamental des pluies sur l'évolution des oospores a été mis en évidence dès 1915 par CAPUS et plus tard par ROUSSEL (1954) et ZACHOS (1959). Cependant, selon les auteurs, l'influence des pluies de printemps par rapport aux pluies d'hiver est plus ou moins grande. Pour CAPUS et ROUSSEL, les pluies d'hiver assurent la faculté germinative des oospores, les pluies de début de printemps leur maturation, et les pluies de mai les contaminations. Pour ZACHOS, les pluies hivernales (décembre à mars) exercent "une action décisive sur l'interruption du sommeil des oospores. Aucun des auteurs n'a pris en compte les pluies d'automne dans la mesure où ils estimaient que les oospores néoformées passaient d'abord par une phase de dormance avant de commencer leur évolution et germer. Les pluies de mars-avril considérées jusqu'à présent comme responsables de la gravité des foyers primaires semblent jouer un rôle fondamental : elles permettent la germination des oospores mûres et déclenchent ainsi le processus de contamination sans toutefois influencer l'importance des attaques.

Pour expliquer la relation qui semble exister entre la date de l'optimum de maturation et l'énergie du parasite (ou potentiel de maladie), nous ne disposons d'aucune base expérimentale. A titre d'hypothèse nous pourrions postuler que les oospores ont besoin d'une certaine quantité de "nourriture climatique" (par ex. de la pluie), propre à la région considérée, pour atteindre leur stade physiologique de maturité. Celui-ci constitue le but à atteindre par le parasite pour assurer sa survie et sa multiplication. Lorsque cette quantité est insuffisante, le parasite utilise ses propres réserves pour survivre. Il dépense ainsi de l'énergie, ce qui ralentit son évolution interne (DOM tardif) et réduit ses potentialités infectieuses (énergie faible). Inversement, lorsque cette quantité est suffisante ou idéale, le parasite l'utilise pour parfaire son organisation. Il évolue vite (DOM précoce) et acquiert des potentialités infectieuses optimales (énergie élevée).

D'après les simulations du modèle POM, les pluies d'automne semblent être essentielles à une bonne organisation des aptitudes pathogéniques du *P. viticola*. Cette relation pourrait être traduite en termes de thermodynamique, le système considéré étant composé de l'oospore et du climat (Fig. 31). Les stades "formation" et "Maturité" constituent deux états stables du système. Le parasite devant évoluer d'un état vers un autre, doit passer par un stade instable (maturation) au cours duquel il réalise des échanges (travail) avec le climat (interaction climat x oospore). Selon le premier principe de thermodynamique, le travail reçu par le système dans une transformation entre 2 états donnés ne dépend pas seulement des états mais aussi du chemin suivi de l'un à l'autre. Dans le cas du *P. viticola*, ce chemin varie probablement en fonction des conditions climatiques automnales et influe ainsi sur l'organisation interne du parasite donc sur la qualité infectieuse des oospores mûres.

Tableau 28 : Influence de fongicides anti-mildiou systèmiques ou pénétrants sur l'oogénèse

(notation le 23/6/85)

(\*) ++: présence de zones riches en oospores agglomérées
 +: présence d'oospores rares et dispersées

Intensité de l'oogénèse (*)	++	+++	+	, <del>†</del>
Nombre de feuilles contenant des oospores	13	8	∞	9
Nombre de feuilles observables	22	20	20	19
Nombre de feuilles inoculées	24	24	24	24
FONGICIDES	Témoin	Cymoxanil	Phoséthyl Al	Métalaxyl

## IV. ETUDE DE L'INFLUENCE DE QUELQUES FONGICIDES SUR LA FORMATION ET L'EVOLUTION DES OOSPORES.

Les risques de Mildiou, pour une année donnée, étant en liaison avec la gravité des contaminations primaires (qui peut être quantifiée grâce au modèle P.O.M. dès la fin janvier) il serait intéressant de pouvoir intervenir, les années à risques élevés, directement sur les oospores, précocement, avant la sortie des premiers foyers.

Dans cette perspective, nous avons essayé d'évaluer l'influence de quelques fongicides pénétrants et systémiques utilisés actuellement en viticulture, sur la formation et sur la maturation des oospores. Un retard de maturation serait également intéressant à obtenir.

#### 1. INFLUENCE SUR L'OOGENESE.

De jeunes feuilles de Vigne (Var Muscadelle) prélevées sur des plants âgés de 3 - 4 mois ont été contaminées avec une suspension de 25.000 sporocystes/ml de *P.viticola* et placées à la température de 20°C pour permettre l'installation du mycélium.

Sept jours aprés l'inoculation, les feuilles ont été traitées avec 3 fongicides anti-mildiou (Cymoxanil, Phoséthyl- Al, Métalaxyl). La température a été abaissée à 10°C pour déclencher l'oogénèse.

La présence éventuelle d'oospores dans les tissus foliaires a été appréciée sous la loupe binoculaire 19 jours après l'inoculation, soit 13 jours après le traitement (chap II, § II. 6.1).

Les résultats sont présentés dans le tableau 28. Les pertes de feuilles, dues à une mauvaise survie, enregistrées entre l'inoculation et l'observation ont été réduites dans l'ensemble. La présence d'oospores a été déterminée dans le cas des 3 fongicides testés avec cependant des différences. La quantité d'oospores formées a été plus faible pour les feuilles traitées avec les produits systémiques plus curatifs (CLERJEAU et al, 1981), peut être grâce à leur action directe sur le mycélium interne.

Tableau 29: Influence des fongicides sur la maturation des oospores

P. Cent: Pourcentage d'oospores germées V. Min: Vitesse minimale de germination à 20°C V. Moy: Vitesse moyenne de germination à 20°C

					NOMBRE D	NOMBRE DE MOIS DE MATURATION	1ATURATIO	Z		
FONGICIDES	Processing of the Control of the Con	2 1/2	3	3 1/2	4	4 1/2	Ŋ	5 1/2	9	6 1/2
	P. Cent	0,6	25,0	22,0	7,5	12,0	8,0	0'9	14,0	-
Phoséthyl	V. Min	15,0	9,4	12,0	15,0	10,8	13,0	8,8	9,2	
· P	V. Moy	15,0	8,0	7,0	15,0	7,0	13,0	0,9	6,0	
	P. Cent	0,0	16,0	0,0	29,0	33,0	8,0	22,0	1	
Cymoxanil	V. Min		14,0		11,4	8,7	10,3	6,7		
•	V. Moy		14,0		7,0	6,0	8,0	4,0		
	P. Cent	0,0	0,0	7,0	0,0	7,0	0,0	19,0	-	
Métalaxvl	V. Min			7,0		8,2		8,3		
	V. Moy			7,0		7,0		7,0		ĸ
	P. Cent	0,0	0,0	1,0	18,5	13,0	3,0	0,9	2,0	21,0
Témoin	V. Min			7,0	11,0	7,3	10,5	6,5	10,0	7,1
	V. Moy			7,0	7,0	0,9	8,0	6,0	. 10,0	6,0

# 2. INFLUENCE SUR LA MATURATION DES OOSPORES.

## 2.1. Oospores obtenues en conditions contrôlées

Des feuilles riches en oospores obtenues en conditions contrôlées au laboratoire ont été traitées 3 semaines après l'inoculation, avec des fongicides anti-mildiou systémiques (Phoséthyl-Al, Métalaxyl) ou pénétrants (Cymoxanil) puis placées en enceinte climatique pendant la phase de maturation des oospores (humidité saturante ; alternance thermique hebdomadaire + 10°C / - 5°C).

L'influence des fongicides a été appréciée par les différentes dynamiques de maturation des échantillons comparées à un témoin non traité (chap II, § II. 6.2).

Les résultats sont présentés dans le tableau 29.

- Chez les feuilles témoin, les oospores ont atteint leur optimum de maturation après 4 mois. Dans ce cas, environ 20 p.cent des oospores présentaient une aptitude à germer.
- Métalaxyl : ce fongicide systémique et curatif n'a semble-t'il pas affecté le taux d'oospores mûres aptes à germer (19 p.cent) mais il a pu allonger leur délai de maturation (5,5 mois).
- Cymoxanil: ce fongicide pénétrant n'a pas modifié la durée de maturation des oospores (optimum observé après un délai de 4 à 5,5 mois) mais il a, en revanche, semblé stimuler le taux d'oospores mûres aptes à germer (jusqu'à 33 p.cent). Pour la plupart des prélèvements effectués, les taux de germination les plus élevés ont été observés avec ce traitement.
- Phoséthyl-Al : ce fongicide systémique n'a pas modifié le taux de germination des oospores mais semble avoir réduit la période de maturation (optimum observé au bout de 3 mois).

Ces résultats sont résumés dans le tableau 30.

Dans tous les cas, la vitesse de germination a été comparable (6 jours à 8 jours).

<u>Tableau 30</u>: Influence de quelques fongicides sur le taux de germination et sur la maturation des oospores.

	Taux de germination des oospores	Maturation des oospores
Cymoxanil	augmenté	inchangée
Métalaxyl	inchangé	retardée
Phoséthyl Al	inchangé	avancée

<u>Tableau 31</u>: Influence de divers fongicides appliqués en végétation sur la maturation d'oospores formées au vignoble

P. Cent: Pourcentage d'oospores germées V. Min: Vitesse minimale de germination à 20°C V. Moy: Vitesse moyer ne de germination à 20°C

$\infty$
3
$\equiv$
-
22/10/8
ée
2
=
7
5
ration con
3
-=
퓬
Н
$\supset$
Ħ
2
d)
Ď
-
$\exists$
9

FONGICIDES		17/2	3/3	18/3	3/4	21/4	5/5	21/5	2/6	9/91
	P. Cent	1,5	0'0	0'0	0'0	12,0	1,0	0,0	0,0	0'0
Mancozèbe	v. Min	15,0					2,0			
(40 ug/m)	v. Moy	15,0					2,0			
Mancozèbe (140e/ki)	P. Cent	1,0	3,5	3,3	13,5	35,0	30,0	20,0	20,0	11,0
(140g/m) + Cymoxanil	V, Min	15,0	11,8	6,9	10,1	8,1	10,9	8'6	0'6	7,8
(12g/hl)	V. Moy	15,0	0'6	6,0	8,0	7,0	0,7	7,0	7,0	7,0
Folpel	P. Cent	0,0	0,0	0'0	0'0	0'0	4,0	1,0	0,0	0'0
- 1,2,5,m) + Aétalayul	V. Min						12,3	7,0		
(22,5g/hl)	v. Moy						0'6	7,0		
Folpel (1288/hl)	P. Cent	0,0	0,0	00	0'0	0'0	0'0	2,0	1,0	2,0
Saptafol	V. Min							8,0	8,0	0,6
(32g/h1)	V. Moy							8,0	8,0	0'6
Phoséthyl Al (150g/hl)	P. Cent	13,0	13,5	0'0	3,4	16,0	4,0	15,0	17,0	0,9
Folpel (75g/hl)	V. Min	10,5	10,0		5,6	7,9	8,0	8,1	8,6	9,4
Fenarimol (1g/hl)	V. Moy	7,0	7,0		8,0	7,0	7,0	5,0	7,0	7,0
	P. Cent	0,9	7,0	14,0	19,0	15,0	17,0	13,0	11,0	18,0
Témoin	V. Min	10,01	9,3	9,8	9,8	8,6	12,8	7,4	7,5	7,3
	V. Moy	10,0	7,0	7,0	0'9	0'9	8,0	0,9	7,0	7,0

## 2.2. Oospores naturelles.

Des feuilles riches en oospores ont été récoltées sur des ceps traités tous les 14 jours pendant la phase végétative de la Vigne, selon le protocole CEB n° 7 destiné à tester l'efficacité de diverses associations de fongicides.

Les feuilles prélevées en automne le 22 septembre 1985 (soit 1 mois après le dernier traitement) ont été placées en conditions contrôlées pendant toute la phase de maturation des oospores (humidité saturante ; alternance thermique hebdomadaire + 10°C / - 5°C).

L'influence des fongicides sur l'évolution des oospores a été appréciée comme dans l'essai précédent, par des prélèvements bimensuels à partir du 17/2/86 (chap II, § II. 6.2).

Les résultats sont présentés dans le tableau 31. Ceux-ci font apparaître une influence des programmes de traitements appliqués à la Vigne durant l'été sur la maturation des oospores.

Plusieurs types d'action sont à distinguer :

- Une réduction du taux d'oospores mûres (donc aptes à germer) associée à un retard de l'optimum de maturation par rapport au témoin non traité : ce cas est observé avec les traitements Mancozèbe (280g/hl), Captafol + Folpel (128g/hl + 32g/hl) et Métalaxyl + Folpel (22,5g/hl + 127,5g/hl)
- Une augmentation du taux des oospores mûres sans modification du temps de maturation : celle-ci a été constatée avec le traitement Cymoxanil + Mancozèbe (12g/hl + 140g/hl).

On retrouve dans ce cas, le même type d'action du Cymoxanil que celui observé en conditions artificielles, mais pas le comportement du Mancozèbe. La dose de Mancozèbe appliqué seul était cependant 2 fois plus élevée.

- Une réduction du temps de maturation sans modification du taux d'oospores mûres : cette situation a été observée à la suite du traitement Phoséthyl-Al + Folpel +Fénarimol (150g/hl + 75g/hl + 1g/hl) où les 2 premiers produits seulement ont une action anti-mildiou. Ce cas confirme l'action du Phoséthyl-Al appliqué seul en conditions artificielles.

#### 3. CONCLUSION

Les résultats présentés ici ne constituent qu'une approche de l'effet des traitements fongicides sur la phase sexuée du *P.viticola*. Ils ne permettent pas de tirer des conclusions définitives sur le rôle des diverses matières actives étudiées, d'autant que l'utilisation d'associations se prêtait mal à une analyse des effets individuels. Ils révèlent cependant des tendances d'action, dans la mesure où les 3 produits systèmiques ou pénétrants ont confirmé au champ l'effet induit au laboratoire (Tableau 30). On ne peut toutefois admettre cette confirmation que si l'on suppose comme négligeable le rôle des fongicides de contact (ou de surface) associés à faibles doses à ces fongicides.

Si la réalité d'une influence sur les oospores, de fongicides à action interne, doués de pouvoir curatif, n'est pas surprenante en soi, il est intéressant de noter que cette influence peut être très variée : modification du taux de maturation (Cymoxanil) ou du délai de maturation qui peut être plus long (Metalaxyl) ou plus court (Phoséthyl-Al).

L'action des fongicides de contact appliqués seuls à pleine dose (Mancozèbe) peut par ailleurs se révéler non négligeable sur la maturation (taux et délai). Il semble difficile d'en définir le processus. D'éventuels effets trophiques ne sont peut être pas à négliger.

Si à l'heure actuelle il est impossible de déterminer l'incidence réelle des traitements fongicides (ou autres pesticides) sur le développement ultérieur du Mildiou, à travers la phase sexuée, il paraît nécessaire, compte tenu de nos résultats, de s'y intéresser. Les méthodes disponibles le permettent. L'effet des traitements d'arrière saison, qui sont les plus succeptibles d'agir sur les oospores, mériterait tout particulièrement d'être étudié.

## CONCLUSION GENERALE

## CONCLUSION GENERALE

Le modèle EPI Mildiou, élaboré par S. STRIZYK, qui a servi de base à notre travail intègre seulement la phase sexuée de *P. viticola*:

- la phase potentielle (ou hivernale) correspond à la phase de formation et de maturation des oospores,
- la phase cinétique à celle de la germination et de la libération des zoospores.

Il se propose néanmoins de traduire l'état du risque potentiel de maladie durant tout le cycle du Mildiou, y compris la phase asexuée. Le rôle des oospores dans les épidémies est donc considéré comme essentiel par le concepteur.

L'EPI renseigne sur le niveau d'organisation du parasite ou énergie du parasite, c'est à dire sur la qualité et sur la qualité infectieuse de l'inoculum primaire.

Le concept fondamental du modèle est celui de "la déperdition minimale d'Energie" selon lequel le parasite doit s'adapter aux conditions climatiques moyennes locales pour acquérir une énergie optimale. En deçà et au-delà de certains seuils climatologiques, le parasite perd de l'Energie et diminue ses chances de survie.

Les simulations que nous avons obtenues avec ce modèle grâce aux améliorations apportées à la version initiale se sont avérées représentatives du comportement épidémique de *P.viticola* et l'EPI calculé fin mars est apparu un indicateur précoce et fiable des risques probables de maladie pour la période végétative (Fig. 13 à 19). Ces résultats confirmaient donc le rôle, apparemment essentiel, de la phase sexuée dans l'épidémiologie du Mildiou de la Vigne. C'est ce rôle que nous avons tenté de préciser.

Pour cela, nous avons mis au point des techniques de production, de maturation et de germination des oospores en conditions contrôlées, et des techniques de mesure de leur état de maturation (Chap. III, § II.1), tant en conditions naturelles qu'artificielles. Il a été nécessaire de disposer d'une technique d'individualisation des oospores que nous avons adaptée à partir des résultats obtenus sur *B. lactucae* (MORGAN, 1983).

La dynamique de maturation des oospores soumises à divers itinéraires thermiques et hydriques contrôlés ou naturels, a été appréciée par l'analyse de 3 paramètres : le taux de germination en conditions optimales, la durée et la vitesse de germination dans ces mêmes conditions.

- Le taux de germination obtenu en étuve à 20°C traduit l'état de maturation des oospores.
  - \* Une température constante trop basse (-5°C) ou trop élevée (+25°C) ainsi qu'une sécheresse continue pendant toute la phase de maturation inhibent le pouvoir germinatif des oospores (Tabl. 7 et 10).
  - \* Les chocs thermiques constitués par l'alternance d'une température positive (+10°C ou +15°C) et d'une température négative (-5°C) en conditions d'humidité saturante semblent, en revanche, favorables à la maturation (Tabl. 8 9 10). Une telle alternance pratiquée selon un rythme hebdomadaire s'est avérée une bonne condition d'obtention d'oospores mûres en conditions artificielles.
  - \* Dans des conditions de maturation naturelles pourtant très différentes, le pourcentage optimal d'oospores germées s'est avéré comparable (par exemple 28 p.cent en 1985 et 30 p.cent en 1986. Fig. 22 et 23). A l'inverse, dans des conditions de maturation contrôlées identiques, le taux optimal obtenu ces 2 mêmes années avec des oospores prélevées dans la nature, a été très différent (44 p.cent en 1985 et 18 p.cent en 1986. Fig. 9 et 10). Par conséquent, il ne semble pas que le pourcentage optimal d'oospores viables soit influencé par les conditions de maturation. Il paraît plutôt être prédéterminé dès la formation des oospores. Par ailleurs, il ne renseigne pas sur l'agressivité des zoospores libérées.
- La durée de maturation représente le temps nécessaire à l'obtention d'oospores aptes à germer en conditions optimales (20°C humidité saturante). Celui-ci varie en fonction des conditions climatiques lors de la maturation, notamment l'humidité ou la pluviométrie. Ainsi, une sécheresse automnale peut retarder significativement l'arrivée à maturité des oospores et inversement. Par exemple, l'écart observé entre les dates de maturation en 1985 (automne 1984 pluvieux) et 1986 (automne 1985 particulièrement sec) a été de 2 mois (Fig. 22 et 23)
- La vitesse de germination représente le temps nécessaire à la germination des oospores mûres dans les conditions optimales. Celui-ci varie en fonction de l'état de maturation des oospores mais surtout de la température (Fig. 24). Ainsi, les oospores mûres germent en moyenne en 7 jours à 20°C et en 13 jours à 15°C. Il est plus long chez les premières oospores mûres c'est à dire celles capables de germer dès Jánvier ou Février (10 à 13 jours à 20°C) (Tabl. 8 à 10, Fig. 21 à 23).

L'analyse de la dynamique de maturation des oospores au cours des années 1985 et 1986 a montré que pour chaque population d'oospores soumises aux mêmes conditions, la phase de maturation pouvait être décomposée en 3 étapes :

- Une "Pré-Maturation" pendant laquelle peu d'oospores sont capables de germer et leur qualité infectieuse est faible. Leur vitesse de germination en conditions favorables est relativement longue (10 à 13 jours). Cette phase débute au plus tôt, début Janvier, dans la région bordelaise.
- Un "optimum de Maturation" qui correspond au stade où la grande majorité des oospores formées à l'automne est apte à germer en conditions favorables. A ce stade, la vitesse de germination à 20°C est de 6 à 8 jours. Cette date d'arrivée à maturité des oospores varie dans le temps en fonction des conditions de maturation (pluie, température). L'étalement de cette phase dans le temps apparaît d'autant plus longue que l'optimum est atteint précocement. En effet, les oospores mûres ne pouvant germer qu'en conditions favorables, ces conditions sont rarement atteintes avant mi-avril dans le bordelais. Ainsi, en 1985 bien que l'optimum de maturation ait été atteint début mars, les oospores mûres n'ont pas pu germer avant mi-avril. La phase "Optimum de Maturation" s'est donc étalée sur une période de 1, 5 mois. Par contre, en 1985, les oospores mûres tardivement (fin avril) ont immédiatement germé, les conditions extérieures étant favorables. Aussi, la phase "Optimum de Maturation" a t'elle été extrêmement réduite (15 jours).
- Une "Post-Maturation" qui peut être assimilée à la phase de germination des oospores. Sa durée dépend des conditions climatiques : elle est en moyenne de 7 jours dans les conditions optimales (20°C, Humidité saturante).

Cette conception est originale dans la mesure où, jusqu'à présent, la phase de maturation était assimilée à une phase de dormance pendant laquelle aucun échange avec l'extérieur n'était possible (HAWKER, 1950). Or, d'après nos résultats, il semble qu'elle corresponde à une phase d'évolution rendue possible grâce aux échanges permanents réalisés entre le parasite (sous forme d'oospores) et le climat.

Pour préciser le moment à partir duquel les risques de contamination de la Vigne deviennent réels (compte-tenu des conditions du milieu), il est donc nécessaire de connaître la date de l'optimum de maturation puis la durée de la phase de "Post-Maturation".

Les observations microscopiques des oospores n'ayant pas permis de distinguer des états de maturité différents, et l'étude au laboratoire de leur maturation étant contraignante (établissement du pourcentage de germination d'oospores individualisées à dates échelonnées, en conditions contrôlées), nous avons tenté de modéliser cette maturation à partir de données climatiques.

Nous avons mis au point un modèle (POM : Prévision de l'Optimum de Maturation) permettant de déterminer la Date de l'Optimum de Maturation (DOM) en prenant en compte essentiellement les pluies "d'automne" (de septembre à janvier) (précipitations journalières, bornage). Il est en effet apparu que la prise en compte des données climatiques ultérieures ne permettaient pas d'améliorer la précision des prévisions. Ainsi, il semble que les conditions nécessaires à la maturation des oospores (pluies d'automne) soient différentes de celles nécessaires à leur germination (pluies de printemps, T > 11°C) qui jusqu'alors étaient souvent confondues et assimilées essentiellement aux pluies de printemps. Le rôle déterminant des conditions "automnales" (septembre à janvier) tend à démontrer que les oospores néoformées évoluent immédiatement et continuellement jusqu'à leur optimum de maturation.

Les résultats issus des observations des années 1985 et 1986 et des simulations réalisées sur les années allant de 1977 à 1984, ont montrer une corrélation étroite entre la date d'obtention de l'optimum de maturation (DOM) et la gravité des attaques primaires, les attaques graves étant déterminées par un optimum de maturation précoce (Tabl. 27). Dans ces conditions, on peut considérer que le modèle POM est un modèle de simulation des risques de Mildiou au printemps. Il peut en outre apporter une indication des risques ultérieurs compte-tenu de l'incidence du potentiel précoce de maladie sur le développement des épidémies.

La possibilité de prévoir dès la fin janvier l'importance des risques de Mildiou au printemps et éventuellement pendant la phase végétative de la Vigne est plus importante que la détermination des dates des foyers primaires dans la mesure où ceux-ci apparaissent approximativement à la même période quelles que soient les années (écart maximal de 3 semaines entre la date la plus précoce et la plus tardive sur 10 ans d'observation dans le bordelais). Connaître le risque potentiel de maladie peut permettre d'adopter en temps utile une stratégie de traitement efficace et rationnelle. Nous pourrions imaginer par exemple, dans le cas des années à risques élevés, d'intervenir préventivement avant les contaminations primaires afin de réduire la qualité et la quantité de l'inoculum initial et ainsi de limiter les risques ultérieurs. Ceci implique de prévoir la date des contaminations primaires, ce que permet le modèle PCOP mis au point. Ce modèle de "Prévision des Contaminations Primaires" a été élaboré d'après les résultats de l'étude des conditions favorables aux contaminations primaires (influence de la température sur la germination des oospores, des macrosporocystes et des zoospores,

détermination du stade de sensibilité précoce de la Vigne) (Fig. 24, 25, 26, Tabl. 17).

Ainsi, à partir de la date de l'optimum de maturation calculée grâce au modèle POM, nous avons déterminé les dates probables de sorties de foyers primaires en analysant quotidiennement les données météorologiques. La bonne correspondance obtenue entre les dates simulées et les dates observées au vignoble sur 10 années (Fig. 30), a indirectement conforté la fiabilité du modèle POM et par conséquent les concepts émis.

L'étude sur les fongicides que nous avons réalisée dans la prolongement de ce travail a montré que le taux de germination des oospores et l'optimum de maturation pouvaient être modifiés en fonction des matières actives utilisées (Tabl. 30). Une action directe sur la phase sexuée pourrait peut-être être envisageable. Il serait intéressant notamment de vérifier dans l'avenir qu'un retard de maturation induit par voie chimique, peut réduire la gravité des attaques primaires.

Le modèle POM qui semble bien simuler la maturation des oospores dans la région bordelaise, ayant été élaboré avec des données biologiques et climatiques de cette région, il convient à présent de l'éprouver, de l'améliorer et de l'adapter à d'autres régions viticoles. Pour cela, le "poids" respectif des pluies des différents mois jusqu'à DOM et le rôle de l'humidité relative sur la vitesse de germination des oospores devront être précisés.

L'indication des risques apportée par le modèle EPI, fin mars, s'avère moins précise que celle apportée dès la fin janvier par le modèle POM spécifique de la maturation. Il serait intéressant de relier les indices de gravité calculés selon DOM à des niveaux d'EPI afin de définir une valeur d'EPI plus précise au début de la phase végétative de la Vigne pour calculer les risques pendant cette phase.

Pendant la phase végétative, il est très difficile de définir à l'intérieur de la zone critique (-10,0), les valeurs d'EPI à partir desquelles les traitements sont utiles. Or, il est nécessaire de pouvoir traduire le modèle EPI Mildiou en terme de stratégie pour le rendre vulgarisable. Pour cela, des expérimentations en plein champ sont indispensables.

A la lumière des résultats acquis qui ont permis d'obtenir des résultats satisfaisants sur une variété peu sensible (2 traitements économisés sur 3 en 1986) (Fig. 19), il serait intéressant et nécessaire de réaliser dans l'avenir des expérimentations sur un cépage sensible à *P. viticola* et représentatif de la région.

La parcelle pourrait être divisée en 4 ou 5 blocs homogènes dans lesquelles différentes stratégies seraient testées :

- 1 stratégie classique basée sur les Avertissements Agricoles
- 2 ou 3 stratégies d'EPI différentes afin de préciser les décisions de traitement dans la zone critique.

Le dernier bloc non traité constituerait un témoin indispensable à toute expérimentation.

Des notations régulières sur feuilles et sur grappes devraient être effectuées 1 semaine après chacun des traitements pour apprécier l'opportunité du traitement et l'efficacité de chaque stratégie.

Les nouvelles connaissances épidémiologiques acquises sur la phase sexuée nous permettent de proposer plusieurs modifications au modèle EPI Mildiou.

Les améliorations principales devraient concerner le calendrier et l'évaluation des risques au début de la phase végétative de la Vigne :

- La phase potentielle pourrait commencer au début de l'automne de l'année n-1 (chute des feuilles) et se terminer à la date d'apparition des premiers foyers. Deux étapes devraient être distinguées :
  - \* De la chute des feuilles à la date de l'optimum de maturation (DOM) ; étape correspondant biologiquement à la maturation des oospores.
  - \* De DOM à la date de sporulation des foyers primaires (DS) ; étape correspondant à la phase de germination et de contamination.

Les contaminations primaires détermineraient un nouveau potentiel initial de maladie qui, relié aux indices de gravité calculés avec le modèle POM, permettrait de définir un niveau de risques au début de la phase végétative de la Vigne plus précis et éventuellement modulé en fonction de la sensibilité du cépage. Cette valeur serait celle de l'EPI au début de la saison végétative.

- La phase cinétique pourrait s'étaler depuis la date des contaminations primaires jusqu'à la récolte.

Le cycle asexué du Mildiou devrait être pris en compte dans le calcul de l'EPI. Le fait que les conditions favorables aux contaminations secondaires soient comparables (T > 10°C, pluie nécessaire à la contamination, humidité relative élevée pour l'incubation et pluie nécessaire à la sporulation) peut expliquer pourquoi le modèle EPI, bien qu'étant essentiellement basé sur la phase

sexuée, permet des simulations tout à fait satisfaisantes pendant la végétation de la Vigne. Il est peu probable en effet que les oospores constituent l'unique ou même la principale source d'inoculum pendant l'été. L'étude de la dynamique de germination des oospores a montré qu'au-delà d'un certain stade, variable selon les années, les oospores mûres avaient épuisé leur potentialités germinatives. Les travaux de ZACHOS (1959) montrent toutefois que des oospores mûres conservées dans des conditions de basses températures (6 - 7°C) et d'humidité suffisante gardaient leur faculté germinative pendant au moins un an. Nos expériences en conditions de maturation contrôlées ont aboutit aux mêmes conclusions (Tabl. 9). D'après JOLY et al (1982), des oospores enfouies profondément dans un sol (-20, -30 cm) sont encore capables de germer après 3 hivers consécutifs.

Ainsi, lorsque les conditions climatiques estivales sont très défavorables au Mildiou, il existe deux sources potentielles d'inoculum : le mycélium interne latent à l'intérieur des feuilles et les oospores contenues dans des débris foliaires remontés à la surface lors des pratiques culturales.

Lorsque les conditions climatiques estivales sont favorables à P. viticola, la source essentielle d'inoculum est assurée par les repiquages successifs des sporocystes et accessoirement par quelques oospores exhumées par les techniques culturales.

Au terme de ce travail, il apparaît à présent nécessaire de démontrer expérimentalement l'existence d'une relation d'une part entre les itinéraires climatiques et la précocité de l'optimum de maturation, et d'autre part entre la précocité et l'agressivité de l'inoculum primaire.

Il faut aussi confirmer le modèle POM en tant que modèle de prévision de l'optimum de maturation et de gravité des épidémies, et confronter les simulations obtenues avec le modèle PCOP aux observations dans les vignobles. Ces 2 modèles sont complémentaires du modèle EPI Mildiou qui seul permet de simuler les risques pendant la phase végétative.

Les modèles EPI, outre leur intérêt agronomique évident, permettent par leur approche originale du sujet d'étude de soulever de nouvelles questions et d'acquérir de nouvelles connaissances. Ce type d'études mériterait d'être étendu à d'autres parasites viticoles (*Uncinula necator*, *Guignardia bidwellii*) qui à l'heure actuelle préoccupent de nombreux viticulteurs soucieux de limiter leur coût de production. L'idéal serait un modèle regroupant les principales maladies graves du vignoble et permettant de simuler les risques sanitaires globaux. Le viticulteur pourrait ainsi choisir le fongicide le mieux approprié à la situation présente.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

#### **BIBLIOGRAPHIE**

- ARENS K., 1929. Untersuchungen uber Keimung und Zytologie der Oosporen von *Plasmopara viticola*. Jahrb. Wissensch. Bot., 70, 55-92.
- ARNAUD G. M., 1931. Traité de Pathologie Végétale (Tome 1). Ed. Lechevallier et fils, Paris 5, 993 p.
- ASHBY S. F., 1922. Oospores in cultures of Phytophora faberi.. Kew. Bull., 9:257-262
- BACHELARD S.,1978. Quelques aspects historiques des notions de modèle et de justification de modèles. Colloque Elaboration et Justification des modèles en Biologie. Ecole normale supérieure Paris (9 au 14 octobre 1978)
- BALDACCI E. 1944. Alcune osservazioni sulla biologia della *Plasmopara viticola* nella infezioni artificiala in serra. Atti. Ist. Bot. Lab. Crittogamico. Pavia. 5-V(1): 154-164.
- BARRET J. Ph., 1986. Etude préliminaire à la modélisation des cycles de contamination secondaire de *Plasmopara viticola* dans le Sud-Ouest de la France. Mémoire ENITA, Bordeaux, 98 p.
- BILLING E., 1976. Weather and Fireblight in England. Ann. Appl. Biol. 82, 259-266.
- BILLING E., 1978. Developments in Fireblight prediction in south-east England. In Plant Disease Epidemiology Ed. Pr. Scott & A. Bainbridge, London, 159-166.
- BILLING E., 1980. Fireblight in Kent, England in relation to weather (1955-1976). Ann. Appl.Biol.95, 341-364.
- BLAESER M., WELTZIEN H. C. 1978. The importance of sporulation dispersal and germination of sporangia in epidemiology of *Plasmopara viticola*.. Zeitschrift fur Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, 85(314), 102-107.
- BOCCAS B., 1979. La reproduction sexuelle chez les *Phytophthora*. ORSTOM n°100; Paris; Thèse d'Etat, 188p.
- BONNIN A., 1981. Etude d'un modèle de développement du Mildiou de la Vigne (*Plasmopara viticola* (B.et C.) Berl. et De Toni). Mémoire ENITA, Bordeaux 1982.
- BOSC M., 1946. Sur la structure des noyaux et la méiose de *Plasmopara viticola*. C.R. Acad. Sci. Paris, 223: 584-586.
- BOSC M., 1947. Sur les enclaves de l'oospore de *Plasmopara viticola*. C.R. Acad. Sci. Paris, 224: 667-668.
- BOUBALS D., 1958. Contribution à l'étude des causes de la résistance des vitacées au Mildiou de la Vigne (*Plasmopara viticola*) et de leur mode de transmission héréditaire. Thèse Doct. Sci. Nat., Univ. Montpellier. Ann. Améliorat. Pl, 1959, 1:236 p.
- BOUE M., 1978. Fonctionnement d'un réseau d'informations sur les tavelures dans la vallée de la Garonne. C.R. Réunion OILB Bologne, (Univ.deglistudi Bologna).26-27 janvier 1978: 6-7

- **BOUHOT D., 1975.** Recherches sur l'écologie des champignons parasitaires dans le sol.V- Une technique sélective d'estimation du potentiel infectieux des sols, terreaux et substrats infestés par *Pythium spp*. Etudes qualitatives. Ann. Phytopath. 7(1), 9-18.
- BOUHOT D., 1975. Recherches sur l'écologie des champignons parasitaires dans le sol. VII-Quantification de la technique d'estimation du potentiel infectieux des sols, terreaux et substrats infestés par *Pythium spp*. Ann. Phytopath. 7(1), 147-154.
- BOUHOT D., JOANNES H. 1983. Potentiels infectieux des sols. Concepts et modèles. Bull. OEPP/EPPO Bull. 13(2), 291-295.
- BRAILLON J. C., 1979. Le Mildiou de la Vigne (*Plasmopara viticola*). Connaissance de la maladie et étude expérimentale de nouveaux moyens de lutte chimique. Mémoire ENITA, Bordeaux 1979.
- BRANAS J., BERNON G., BELLET H., 1942. Toxicité des électrolytes à l'égard du Mildiou de la Vigne. Prog. Agri. et Vit., 117, 101.
- BRANAS J., 1974. Viticulture. Ed. Dehan, Montpellier, 715-743.
- BULIT J., MOLOT B., RIFFIOD G., STRIZYK S., 1985. Raisonnement des traitements de la Vigne. C. R. Colloque commémoratif du centenaire de la bouillie bordelaise, t.1: 199-208.
- BUREAU F., 1982. Contribution à la mise au point d'un modèle de comportement épidémique du Mildiou de la Vigne (*Plasmopara viticola* (B.et C.) Berl. et De Toni à l'échelon d'une petite région. Mémoire ENITA, Bordeaux 1982.
- CAPUS J., 1919. Y-a-t'il des périodes critiques pour la contamination du Mildiou. Revue de Vit. 50, 330-332.
- CAPUS J., 1919. Recherches sur les invasions du Mildiou de la Vigne en 1915. Ann. Epiphyties, t.4, 162-217.
- CAPUS J., 1942. La réceptivité de la Vigne à l'égard du Mildiou. Bull. O.I.V. 151, 39.
- CHADEFAUD M., 1944. Biologie des champignons. Ed. Gallimard.
- CHESTER K.S., 1943. The decisive influence of late winter weather on wheat leaf rust epiphytotics. Plant Dis. Reptr., Suppl. 143, 133-144.
- CLERJEAU M., LAFON R., BUGARET Y., 1981. Etudes sur les propriétés et le mode d'action des nouveaux fongicides anti-Mildiou de la Vigne. Phytiatrie-Phytopharmacie, 30, 215-234.
- CORBAZ R., 1972. Studies of fungal spores trapped in the air. II. In a vineyard. Phytopathol.Z. 74(4), 318-328.
- DANNEBEBERGER T. K., VARGAS J. M, JONES A.L., 1984. A Model for Weather-Based Forecasting of Anthracnose on Annual Bluegrass. Phytopathology 74, 4, 448-451.
- DARPOUX H., 1943. Les bases scientifiques des Avertissements Agricoles. Ann. Epiphyties, 9(2), 177-205.
- DE BRUYN H. L. G., 1937. Heterothallism in Peronospora parasitica. Genetica 19, 553-558.

- DICK M. W., WIN TIN, 1973. The development of cytological theory in the oomycètes. Biol. Rev. 48, 133-158.
- FABRE F., 1980. Essai de simulation : la protection chimique de la Vigne contre le Mildiou de 1958 à 1979 dans la vallée du Rhône avec les fongicides pénétrants et systémiques. SUAD Chambre d'Agriculture du Vaucluse (France).
- FOEX G., VIALA P., 1884. Le Mildiou ou *Peronospora* de la Vigne. Ann. Ec. Nat. Agri. Montpellier t.1, 19-40.
- GALET P., 1977. Les maladies et les parasites de la Vigne T.1. Paysans du Midi Imp., Montpellier, 89-222.
- GÄUMANN E., 1950. Principles of plant infection. Crosby Lockwood and son LTd, London, 543p.
- GÄUMANN E., 1951. Pflanzliche Infektionslehre. Aufl. basel: Birkhäuser, 681pp.
- GREGORY C. T., 1912. Spore germination and infection with *Plasmopara viticola*. Phytopath., 2-6, 235-249.
- HAWKER L.E., 1950. Physiology of fungi. University of London Press, 209-233
- INGRAM D. S., TOMMERUP I. C., DIXON G. R., 1975. The occurence of oospores in lettuce cultivars infected with *Bremia lactucae Regel*. Trans. Br. Mycol. Soc. 64, 149-153.
- ISTVANFFI G., PALINKAS G., 1913. Etudes sur le Mildiou de la Vigne. Rev. Viticulture, 40, 482-522 et Ann. Epiphyties 1915, 2, 39.
- JAMES J. R., SUTTON T. B., 1982. A model for predicting Ascospore Maturation of *Venturia inaequalis*. Phytopathology, 72, 1081-1085.
- JEGER M. J., BUTT D. J., 1983. The effects of Weather during Perennation on Epidemics of Apple Mildew and Scab. EPPO Bull / OEPP Bull 13(2), 79-85.
- JOANNES H., BOUHOT D., 1979. Modélisation de la mesure du potentiel infectieux des sols infestés par *Pythium spp*. 15è Colloque de la société française de Phytopathologie, décembre 1978. Ann. Phytopath. 11, 122.
- JOLY E., BESSON J., VILA Y., 1982. Contribution à l'étude de la conservation de la faculté germinative des œufs d'hiver du Mildiou de la Vigne *Plasmopara viticola*. Rapport interne du S.P.V. Toulouse, 19p.
- KARNOVSKY M. J., 1965. A formaldehyde-glutaradehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. J. Cell-Biol., 27, 137 A.
- LAFON R., BULIT J., 1981. Le Mildiou de la Vigne (Downy Mildew of the Vine). In the Downy Mildews, D.M. Spencer Ed., Academic Press, 601-614.
- LANGCAKE P., LOVELL P., 1980. Light and electron microscopical studies of the infection of *Vitis spp.* by *Plasmopara viticola*, the Downy Mildew pathogen. Vitis; 19, 321-337.
- LARGE E. C., 1945. Field Trials of copper fungicides for the control of Potato blight. I. Foliage protection and yield. Ann. Appl. Biol. 32: 319-329.

- LI H., 1985. Etude de la relation entre le Mildiou de la Vigne (*Plasmopara viticola*) et l'espèce *Vitis vinifera*. Variabilité de l'Agent Pathogène et de la Sensibilité de l'hôte. Thèse doct. Ing.; Univ. Bordeaux II, France, 131p., 1976.
- MAIA N., VENARD P., LAVRUT F., 1976. Etude des divisions mitotiques et méiotiques du cycle de *Phytophthora capsici*. Ann. Phytopath., 8(2), 141-146.
- MAIER W., 1941. Uber die Temperaturabhangigkeit der Zoosporenbildung bei *Plasmopara* viticola. Wein und Rebe 23, 25.
- MASSIE L. B., SZKOLNIK M., 1974. Prediction of ascospore maturity of *Venturia* inaequalis utilizing cumulative degree days. Proc. Am. Phytopath. Soc. 1, 140 (abst).
- Mc HARDY W. E., JEGER M. J., 1982. Integrating control measure for use in the management of primary apple scab. Prot. Ecol. 4.
- Mc KAY R., 1957. Cereal diseases in Ireland. Dublin, Arthur Guinness Imp., 161p.
- MEYER J., SAPIN B., 1979. Amélioration de la lutte contre le Mildiou de la Vigne (*Plasmopara viticola*). Mémoire I.S.A.R.A. Lyon, France, 80p.
- MICHELMORE R. W., INGRAM D. S., 1980. Heterothallism in *Bremia lactucae*. Trans. Br. Mycol. Soc., 71, 337-340.
- MILLS W. D., LAPLANTE A. A., 1951. Diseases and insects in the orchard. N.Y. Agric. Exp. Stn Ext. Bull. 53, 423-435.
- MILLS W. D., 1955. Fireblight development on apple in western New York. Pl. Dis. Reptr. 39, 206-207.
- MOLOT B., AGULHON R., BONIFACE J. C., 1983. Application d'un modèle à la lutte contre *Botrytis cinerea* sur Vigne. Bull OEPP/EPPO Bull., 13(2), 271-276.
- MOLOT B., 1986. La modélisation du Mildiou de la Vigne. Vers une approche d'une lutte raisonnée? Prog. Agri. Vit., 103., (15-16), 375-377.
- MORGAN W. M., 1978. Germination of *Bremia lactucae* oospores. Trans. Br. Mycol. Soc., 71, 337-340.
- MORGAN W. M., 1983. Viability of *Bremia lactucae* oospores and simulation of their germination by lettuce seedlings. Trans. Br. Mycol. Soc., 80(3), 403-408.
- MÜLLER K., SLEUMER H., 1934. Biologische Untersuchungen über die Peronosporakrankheit des Weinstockes, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Bekämpfung nach der Inkubationskalendermethode. Landwirtsch. Jahrbuch, 79(4), 510-576.
- NYSTERAKIS F., 1943. Recherches sur les causes de la résistance des Vignes américaines et de leurs hybrides au *Plasmopara viticola*. Thèse de Dot., Univ. Toulouse, 140p.
- OLIVIER J. M., LAMBERT C., LEFEUVRE M., 1983. Application du thermohumectographe KIT-INRA. Etude des risques de tavelure du pommier à l'échelle du Maine-et-Loire (France). Bull OEPP/EPPO Bull., 13(2), 47-56.
- PANTANELLI E., 1921. Contribution à la biologie du Mildiou de la Vigne. Prog. Agri. et Vit. 76, 87-89, 111-115, 161-165.

- PAULIN J. P., LECOMTE P., BOUE H., CALLU D., LARUE P., 1983. Climat et Feu Bactérien: essai d'application du "Système 1" de Billing dans les conditions françaises. Bull OEPP/EPPO Bull., 13(2), 283-289.
- PENCHE CH., 1980. Amélioration de la lutte contre le Mildiou de la Vigne. Mémoire ENITA, Bordeaux.
- POPULER C., 1981. Epidemiology of Downy Mildews. In "the Downy Mildews", D.M. Spencer Ed., Academic Press, New York and London., chap. 5, 57-105.
- PRILLIEUX Ed., 1881. Sur les spores d'hiver du *Peronospora viticola*. C.R. Acad. Sci. Paris, 93(7 nov), 752-753.
- RABBINGE R., RIJSDIJK F. H., 1983. EPIPRE: A disease and Pest Management System for Winter Wheat, taking account of Micrometeorological factors. Bull. OEPP/EPPO Bull., 13(2), 297-305.
- RAPILLY F., 1976. Essai de Modélisation d'une épidémie de Septoriose (Septorio nodorum Berk.) sur blé. Recherches de critères de résistance horizontale. Thèse Univ. Paris Sud., 196p.
- RAVAZ L., VERGE G., 1913. La germination des spores d'hiver de *Peronospora viticola*. C.R. Acad. Sci. Paris, 156, 800-802
- RAVAZ L., 1914. Le Mildiou. Coulet Ed., Montpellier, 198p.
- RIVES M., LAFON R., 1972. Observation sur le déterminisme de la production chez la Vigne à l'occasion de la mise au point d'une méthode d'infection artificielle par le Mildiou (*Plasmoparà viticola*) pour l'évaluation des fongicides au champ. Vitis, 11, 34-52.
- RONZON C., IRHIR H., CLERJEAU M., 1984. Démonstration de la transmission de la résistance aux anilides par les œufs d'hiver chez le *Plasmopara viticola*. Prog. Agric. Vitic., 101, 570-572.
- ROUSSEL C., 1954. Contribution à l'étude de l'évolution du Mildiou de la Vigne dans le Sud-Ouest de 1940 à 1952. Bull. O.I.V., 277, 152.
- ROUSSEL C., BOUARD, 1971. In Ribereau-gayon et Peynaud, Sciences et Techniques de la Vigne. Tome 2. Ed. Dunod., Paris, 215-220
- ROUSSEL C., 1971. Etude du Mildiou. Phytoma, mai, 19
- ROYLE D. J., THOMAS G. G., 1971. The influence of stomatal opening on the infection of Hop leaves by *Pseudoperonospora humuli*. Physiol. Pl. Pathol., 1, 329-343.
- ROYLE D. J., THOMAS G. G., 1973. Factors affecting zoospores responses towards stomats in Hop Downy Mildew (*Pseudoperonospora humuli*) including some comparison with grapevine Downy Mildew (*Plasmopara viticola*). Physiol. Pl. Path., 3, 405-417.
- SANSOME E. R., 1961. Meiosis in the oogonium and antheridium of *Pythium debaryanum* Hesse. Nature, London, 911, 827-828.
- SANSOME E. R., 1965. Meiosis in diploïd and polyploid sex organs of *Phytophtora* and *Achlya*. Cytologia 30, 103-107.

- SANSOME E. R., BRASIER C. M., 1973. Diploidy and chromosomal structural hybridity in *P.infestans*. Nature, London, 241, 344-345.
- SAREJANNI J. A., 1953. Rapport national grec sur le Mildiou. 7<sup>ème</sup> Congr. O.I.V., Rome, Bull. O.I.V. 1954, 280, 99-104.
- SCAPIN I., GIANETTI G., MANCINI G., 1986. Indagini sul funzionamento di apparecchiature ellettroniche per la lotta contro la peronospora della vite. La difesa delle piante, 9(1), 3-12.
- SCHAD C., 1936. Les stations d'Avertissements Agricoles et la lutte contre le Mildiou de la Vigne. Ann. Epiphyties 2, 285-331.
- SELIN B., ROSSIGNOL J. L., 1973. Influence des facteurs climatiques sur le developpement des maladies végétales dans le Sud-Ouest de la France. Mémoire d'Etudes de l'Ecole Nationale de la Météorologie.
- STELLWAAG F., 1953. Le Mildiou, rapport national allemand. 7<sup>ème</sup> Congr. O.I.V. Rome Bull. O.I.V. 1954, 279, 107-119.
- STRIZYK S., 1983. Mildiou de la Vigne : les données du Modèle E.P.I. Phytoma, 350, 14-15.
- STRIZYK S., 1983. La gestion des Modèles E.P.I. Phytoma, 353, 13-19.
- STRIZYK S., 1986. Modélisation en viticulture. Viti, 100, 67-71.
- THOMSON S. V., SCHROTH M. N., MOLLER W. J., REIL W. O., 1975. Occurence of fire-blight of pears in relation to weather and epiphytic populations of *Erwinia amylovora*. Phytopathology 65, 353-358.
- TOMMERUP I. C., INGRAM D. S., SARGENT J. A., 1974. Oospores of Bremia lactucae .Trans. Br. Mycol. Soc., 62, 145-150.
- TROW A. H., 1895. The karyology of Saprolegnia. Ann. Bot., 9, 609-652.
- TSVETANOV D., 1976. Gradin. Loz. Nauka., 13(3), 137-143.
- VAN DER PLANK J. E., 1963. Plants diseases: Epidemics and Control. New York, Academic Press., 349p.
- VAN DER PLANK J. E., 1965. Dynamics of Epidemics of Plant Disease. Science, 147, 120-124.
- VAN DER PLANK J. E., 1968. Disease Resistance in Plants. New York, Academic Press., 206p.
- VIALA P., 1889. Une mission viticole en Amérique. La Vigne française, 261-269.
- WALTER H., LIETH H., 1966. Klimadiagramm Weltatlas. S. Fischer, Jena.
- WEBER M., 1978. Etude particulière sur les œufs d'hiver en Poitou-Charentes. Rapport interne du Service de la Protection des Végétaux.
- WELTZIEN H. C., 1981. Geographical Distribution of Downy Mildews. In "The Downy Mildews", Spencer D.M. Ed., Academic Press., New York and London, chap. 3, 31-43.
- WESTON W. H., 1923. J. Agric. Res., 23, 239-277.

- WESTON W. H., 1924. J. Agric. Res., 27, 771-784.
- YARDWOOD C. E., 1937. J. Agric. Res., 54, 365-373.
- ZACHOS D. G., 1959. Recherches sur la biologie et l'épidémiologie du Mildiou de la Vigne en Grèce. Bases de Prévisions et d'Avertissements. Ann. Inst. Phytopath. Benaki, Vol. 2(4), 197-355.
- ZADOKS J. C., 1971. Systems Analysis and the Dynamics of Epidemics. Phytopath., 61, 600-610.
- ZADOKS J. C., 1972. Methodology of epidemiological research. Ann. Rev. Phytopath., 10, 253-276.

#### RESUME

Les simulations réalisées à l'aide du modèle EPI Mildiou amélioré de STRIZYK ont permis de montrer l'intérêt de ce modèle pour quantifier les risques de maladie lors du déroulement de la phase végétative de la Vigne. Ces risques dépendent étroitement du potentiel de maladie (calculé par l'EPI) de l'inoculum primaire au Printemps. Le travail présenté a surtout eu pour but de montrer l'influence des conditions de développement de la phase sexuée du Plasmopara viticola sur les risques prévisibles de maladie en début de saison. Les résultats obtenus permettent de distinguer plusieurs phases dans l'évolution des oospores depuis leur formation jusqu'à leur germination. La maturation, qui correspond à l'aptitude à germer en conditions favorables, représente une étape capitale dont on peut prévoir la date grâce à un modèle utilisant les données pluviométriques du 21 septembre au 31 janvier. Les simulations réalisées grâce à ce modèle (modèle "POM") montrent une étroite relation entre la précocité de la maturation et la gravité des attaques primaires. La bonne correspondance existant entre les dates de contaminations primaires observées in natura au cours des 10 dernières années et les dates simulées grâce au modèle "POM" confirme la fiabilité du modèle. Il parait donc possible d'établir précocement dès le 1er février une prévision des risques de Mildiou au Printemps. Celle-ci doit conduire certaines années à une réduction significative des traitements fongicides.