

MALADIES DU BOIS DE LA VIGNE : LE CYCLE DE VIE DES CHAMPIGNONS DE LA FAMILLE DES BOTRYOSPHAERIACÉES

→ INTRODUCTION

Appartenant à l'ordre des Botryosphaeriales, la famille des Botryosphaeriaceae est composée de 187 espèces réparties en 23 genres (Dissanayake *et al.* 2016). Ces champignons vivent dans des zones climatiques très diverses : tempérées, tropicales ou désertiques. Certaines espèces sont devenues cosmopolites, car elles se sont propagées sur tous les continents lors d'échanges commerciaux au moyen de matériel végétal comme les plants ou les semences (Slippers *et al.* 2007, Wingfield 2007, Sakalidis *et al.* 2013).

Certains genres de cette famille sont des agents pathogènes affectant de nombreux arbres et arbustes fruitiers (abricotiers, amandiers, avocatiers, manguiers, myrtilliers, noyers, oliviers, papayers, pêchers, pistachiers, poiriers, pommiers, pruniers, etc.) (Milholland 1995, Damn *et al.* 2007, Mc Donald et Eskalen 2011, Netto *et al.* 2014, Sutton *et al.* 2014, Trakunyingcharoen *et al.* 2014, Moral *et al.* 2019) et beaucoup d'autres plantes ligneuses (chênes, cotoneasters, cystes, eucalyptus, eugénies, hévéas, lierres grimpants, micocouliers, pins, rhododendrons, séquoias, etc.) (Sanchez-Hernandez *et al.* 2002, Sánchez *et al.* 2003, Slippers *et al.* 2004, Ploetz *et al.* 2008, Nyaka Ngobisa *et al.* 2013, Linderman et Benson 2016, Zlatkovic *et al.* 2018, Hansen *et al.* 2018, Wang *et al.* 2020, 2021). Ils provoquent divers symptômes tels que les taches et les flétrissures des feuilles, les dessèchements de l'extrémité des rameaux avec ou sans défoliation, les gommoses se traduisant sous forme d'exsudats brunâtres sur les troncs et les branches, la pourriture des fruits, les balais de sorcière, la pourriture du collet et les chancre des branches, du tronc ou des racines pouvant entraîner la mortalité des arbres. Ils touchent aussi les plantes annuelles. Ils causent par exemple des lésions sur les tiges et la pourriture des fruits chez les Cucurbitacées (Keinath *et al.* 2016), la pourriture charbonneuse chez le soja (Vibha 2016) ou encore le dessèchement de la végétation chez le chanvre (Mc Partland *et al.* 2000).

Connus comme des pathogènes monocycliques ou oligocycliques provoquant des épidémies polyétiques (Moral *et al.* 2019), ces champignons vivent sous la forme de saprophyte ou d'endophyte au cours de leur cycle de vie (Slippers *et al.* 2007, Wingfield 2007, Sakalidis *et al.* 2011). Lors de leur phase saprophytique, ils survivent sur des débris ligneux ou des zones mortes de plante sur lesquels ils produisent des formes de conservation qui libèrent des spores se disséminant par des éclaboussures de pluie et le vent dans les cultures. Ces propagules peuvent aussi être transportées par de nombreuses espèces d'insectes hémiptères et initier des infections au niveau des fruits (Michailides et Morgan 2016, Moral *et al.* 2016).

Sous leur état d'endophyte (Slippers *et al.* 2007, Marsberg *et al.* 2017), ils restent dans les tissus ligneux sains sans provoquer de symptômes. Ils deviennent pathogènes à la suite de stress biotiques ou abiotiques qui sensibilisent la plante à leur attaque (Crist et Schoeneweiss 1975, Wene et Schoeneweiss 1980, Pusey 1989, Desprez-Loustau *et al.* 2006, Slippers *et al.* 2007, Marsberg *et al.* 2017) : stress thermiques, stress hydriques, sécheresse, gel, défoliation, surproduction, carence en éléments nutritifs, autres maladies, dommages causés par les herbicides ou les insectes ravageurs, plantations de variétés ou d'espèces sur des sites inappropriées, etc. Les plantes mettent en place des défenses pour empêcher les infections de provoquer des symptômes graves. Chez les hôtes ligneux, ils pénètrent dans la plante par des ouvertures naturelles (lenticelles, stomates) ou des plaies (Slippers *et al.* 2007).

Chez la vigne, ils sont responsables de la Botryosphaeriose, désignée aussi sous le nom de chancre à Botryosphaeria et appelée communément BDA (Black dead arm) (Larignon 2016). Elle est connue depuis le XIX^{ème} siècle en France et en Italie sous les termes de rougeau, folletage ou Mal Rosso (Marès 1865, Pierce 1892, Ravaz 1898, 1901). Affectant les jeunes plantes ou adultes, elle se manifeste par différentes symptomatologies sur la partie herbacée. Elle se caractérise par des formes plus ou moins sévères allant jusqu'à l'apoplexie ou conduisant à l'affaiblissement progressif de la plante (perte de vigueur), pour aboutir à la mort d'une de ses parties (coursions, bras), puis de sa totalité. Les symptômes sont très divers : taches sur feuilles pouvant évoluer en un faciès de tigrure de feuilles (forme lente), défoliation et dessèchement des extrémités de rameaux et des fruits (forme sévère), bande noire le long des rameaux, mortalité des bourgeons, développement amoindri des rameaux, feuillage chlorotique, tigrure des feuilles sur des rameaux plus courts et moins vigoureux, apoplexie, blanchissement des sarments et des coursions, retard dans la maturation des fruits, momification des fruits, échec de la soudure au niveau du point de greffe (**fig. 1 à 12**).



Figure 1 : Tigrures de feuilles sur cépage blanc (Chardonnay)



Figure 2 : Tigrures de feuilles sur cépage noir (Cabernet-Sauvignon)



Figure 3 : Symptôme sur feuille avant sa chute (Cabernet-Sauvignon)



Figure 4 : Dessèchement de l'extrémité des rameaux avec défoliation et dessèchement des inflorescences (Cabernet Sauvignon)



Figure 5 : Rameau défolié avec dessèchement des grappes (Sauvignon blanc)



Figure 6 : Redémarrage de la végétation à partir de la base du rameau desséché (Sauvignon blanc)

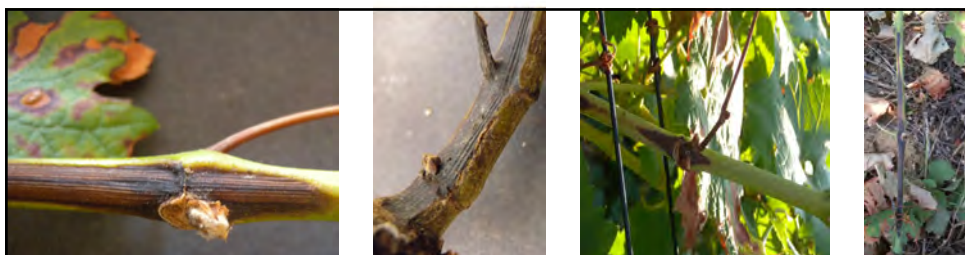


Figure 7 : Nécroses se formant au niveau d'un nœud en lien avec les symptômes sur la partie herbacée. Elles évoluent pour former une bande noire qui 'étend sur toute la longueur du rameau



Figure 8 : Rameaux courts et moins vigoureux (Cabernet franc)
A- Tigrures de feuilles, B – Sous forme de mosaïque



Figure 9 : Développement amoindri des rameaux (Mourvèdre)



Figure 10 : Apoplexie



Figure 11 : Mortalité de coursons



Figure 12 : Rosissement et flétrissement de baies. (Photo : Dr Andrew Taylor, Department of Agriculture and Food Western Australia, South Perth, Australie)

Dans le tronc, les bras et les rameaux de telles plantes, elle se traduit par la présence de chancres ou de bandes brunes, situées sous l'écorce, toujours associées aux symptômes de la forme lente ou défoliatrice (**fig. 13 à 18**). La non-manifestation de ces deux formes dans certains vignobles serait liée à la trop faible quantité de pluies durant la période végétative ou à l'absence de températures nécessaires à déclencher leur expression (Larignon 2020, 2021).



Figure 13 : Bande brune située sous l'écorce dans un rameau



Figure 14 : Bande brune située au niveau du xylème et de l'écorce



Figure 15 : Bande brune située sous l'écorce



Figure 16 : Formation d'un chancre au niveau d'un rameau

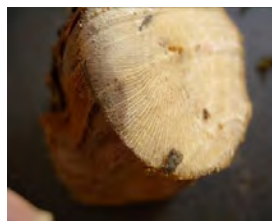


Figure 17 : Formation d'un chancre au niveau du tronc



Figure 18 : Nécroses provoquées dans le tronc par les champignons de la famille des Botryosphaeriaceés

Aujourd'hui, parmi les 43 espèces identifiées chez la vigne (**tableau I**), celles appartenant aux genres *Botryosphaeria*, *Diplodia*, *Dothiorella*, *Lasiodiplodia*, *Macrophomina*, *Neofusicoccum* et *Neoscytalidium* ont été rapportées comme pathogènes chez cette plante (Larignon 2016, Abed-Ashtiani et al. 2018). En France, huit espèces ont été identifiées dont la plus commune est *Diplodia seriata* et à un degré moindre *Neofusicoccum parvum*, *Diplodia mutila*, *Botryosphaeria dothidea*, *Diplodia sapinea*, *Neofusicoccum luteum*, *Spencermartinsia viticola* et *Lasiodiplodia viticola* (Larignon et al. 2001, Molot et al. 2006, Bellée et al. 2016, Comont et al. 2016) (**fig. 19**). Actuellement, cette maladie est difficile à contrôler. Le seul produit efficace, l'arsénite de sodium, est devenu interdit en raison de son caractère cancérigène (WHO 2011, IARC 1980, 2012). Pour apporter des solutions pour la contrôler ou entreprendre toute approche épidémiologique, il est nécessaire de bien connaître leur cycle biologique, qui reste encore mal connu chez la vigne, contrairement à ceux décrits pour d'autres cultures comme le pistachier ou le noyer (Michailides 1991, Moral et al. 2019). Les observations réalisées ne sont que fragmentaires et ne concernent pas toujours la même espèce. L'article fait le point des connaissances sur leur cycle biologique, souligne les lacunes à combler et identifie les raisons pour lesquelles la lutte est aujourd'hui difficile.

<i>Botryosphaeria dothidea</i>	<i>Lasiodiplodia crassispora</i>	<i>Neofusicoccum kwambonambiense</i>
<i>Cophinforma mamane</i>	<i>Lasiodiplodia egyptiaca</i>	<i>Neofusicoccum luteum</i>
<i>Diplodia africana</i>	<i>Lasiodiplodia euphorbicola</i>	<i>Neofusicoccum macroclavatum</i>
<i>Diplodia corticola</i>	<i>Lasiodiplodia gilanensis (missouriana)</i>	<i>Neofusicoccum mangiferae</i>
<i>Diplodia sapinea (intermedia)</i>	<i>Lasiodiplodia hormozganensis</i>	<i>Neofusicoccum mediterraneum</i>
<i>Diplodia mutila</i>	<i>Lasiodiplodia iranensis (jatrophicola)</i>	<i>Neofusicoccum parvum (algeriense)</i>
<i>Diplodia olivarum</i>	<i>Lasiodiplodia mediterranea</i>	<i>Neofusicoccum ribis (batangarum)</i>
<i>Diplodia seriata</i>	<i>Lasiodiplodia parva</i>	<i>Neofusicoccum stellenboschiana</i>
<i>Dothiorella striata (neclivora)</i>	<i>Lasiodiplodia plurivora</i>	<i>Neofusicoccum viticlavatum</i>
<i>Dothiorella sarmentorum (americana, iberica, omnivora, vidmadera)</i>	<i>Lasiodiplodia pseudotheobromae</i>	<i>Neofusicoccum vitifusiforme</i>
<i>Dothiorella vinea-gemmae</i>	<i>Lasiodiplodia theobromae</i>	<i>Neoscytalidium dimidiatum</i>
<i>Dothiorella viticola (Spenc. westrale)</i>	<i>Lasiodiplodia viticola</i>	<i>Sphaeropsis porosa</i>
<i>Lasiodiplodia brasiliense</i>	<i>Lasiodiplodia vitis</i>	<i>Spencermartinsia plurivora</i>
<i>Lasiodiplodia citricola</i>	<i>Macrophomina phaseolina</i>	<i>Spencermartinsia viticola</i>
	<i>Neofusicoccum australe</i>	

Tableau I : Liste des champignons de la famille des Botryosphaeriaceae identifiés chez la vigne (Correia et al. 2013, Linaldeddu et al. 2015, Dissanayake et al. 2016, Abed-Ashtiani et al. 2018, Mojeremane et al. 2020, Zhang et al. 2021). Les noms écrits en rouge correspondent aux espèces rencontrées en France (Larignon et al. 2001, Molot et al. 2006, Bellée et al. 2016, Comont et al. 2016)

Figure 19 - Colonies mycéliennes de différentes espèces de Botryosphaeriaceés sur le milieu malt-agar



Diplodia seriata

Diplodia mutila

Neofusicoccum parvum

Neofusicoccum luteum

Botryosphaeria dothidea

➔ 1. LE CYCLE DE VIE DES BOTRYOSPHAERIACÉES (FIG20)

Le déclin d'une plante provoqué par les champignons de la famille des Botryosphaeriacées est le résultat d'une suite d'événements qui commencent dès la pépinière et se poursuivent dans le vignoble. Ces micro-organismes sont introduits sur la nouvelle plantation par les plants eux-mêmes ou par un apport exogène provenant de parcelles avoisinantes ou d'autres plantes-hôtes.

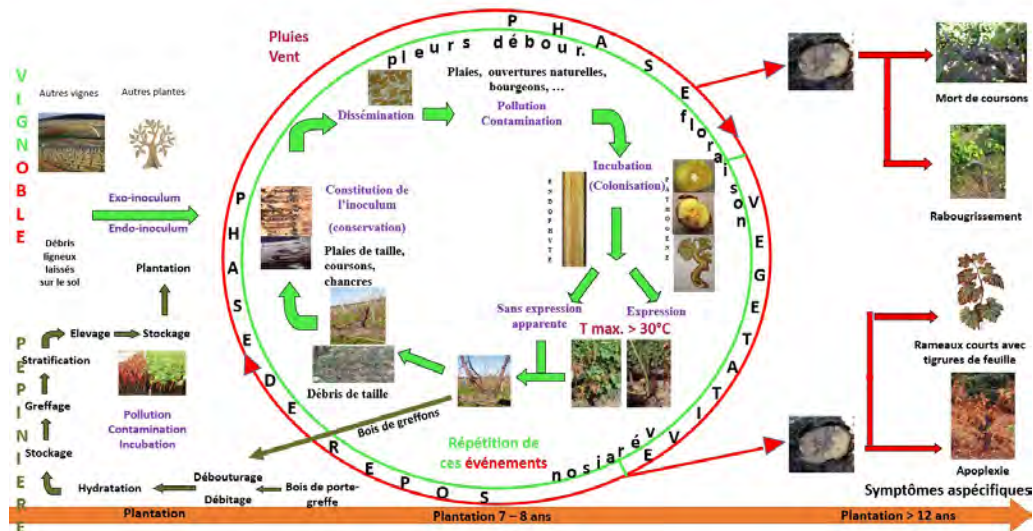


Figure 20 : Cycle de vie des Botryosphaeriacées chez la vigne

La conservation

D'une manière générale, ils se conservent sous forme de pycnides surtout au niveau d'anciennes plaies de taille, de chancres ou encore d'écorces blanchies de coursons ou de rameaux aoûtés (Webster *et al.* 1969, El-Goorani et El Meleigi 1972, Hewitt 1974, Lehoczky 1974a, Phillips 2002, Larignon et Dubos 2001, Epstein *et al.* 2008) (fig. 21 à 23). Ces formes de conservation sont également trouvées sur des débris de taille laissés au sol (Hewitt 1974, Epstein *et al.* 2008, van Niekerk *et al.* 2010, Elena Jimenez *et al.* 2015). La conservation sous forme de périthèces peut se rencontrer (Taylor *et al.* 2005), mais elle est plutôt rare (Lehoczky 1974a, van Niekerk *et al.* 2006). Les conditions de formation et de maturation de telles structures ainsi que celles de la sporulation n'ont pas été étudiées chez la vigne. Ces champignons se conservent aussi sous forme de mycélium dans les bourgeons (Bugaret 1984, Epstein *et al.* 2008).



Figure 21 : Pycnides de *Diplodia seriata* sur un chancre



Figure 22 : Pycnides de *Diplodia seriata* sur d'anciennes plaies de taille



Figure 23 : Pycnides de *Diplodia seriata* sur des débris de taille blanchis

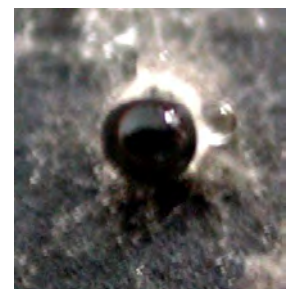


Figure 24 : Expulsion des conidies sous la forme d'un cirrhe obtenu sur milieu de culture

La dissémination

Sur les tissus ligneux où elles sont présentes, les pycnides expulsent les conidies sous la forme d'un cirrhe pendant ou après une pluie. Ces gelées sporifères ne sont pas toujours aisées à observer dans le vignoble en raison de leur disparition à la suite de pluies. Leur formation nécessite au minimum des conditions de température maximale de 8°C et d'humidité relative au minimum de 77% (Shafi *et al.* 2017) (fig. 24).

La dissémination des spores se réalise lors de périodes pluvieuses (Kuntzmann *et al.* 2009, Amponsah *et al.* 2009, Urbez-Torres *et al.* 2010, van Niekerk *et al.* 2010, Valencia *et al.* 2015, Silva *et al.* 2018) lorsque les températures moyennes sont supérieures à 9 – 10°C (Kuntzmann *et al.* 2009, Valencia *et al.* 2015, Shafi 2016). Elle peut aussi avoir lieu à des températures plus basses entre 3° et 7°C selon certaines études (Urbez-Torres *et al.* 2010, van Niekerk *et al.* 2010).

La quantité de pluie nécessaire pour produire une sporée peut être très faible, de l'ordre de 0,2 mm (Valencia *et al.* 2015, van Niekerk *et al.* 2010, Shafi 2016). Des quantités de pluie plus élevées entraînent des sporées plus abondantes (van Niekerk *et al.* 2010, Urbez-Torres *et al.* 2010). En France, comme en Nouvelle-Zélande, la dissémination des spores a lieu toute l'année. Elle est cependant plus importante pendant la période végétative (Kuntzmann *et al.* 2009, Amponsah *et al.* 2009). Dans d'autres pays comme le Chili (Valencia *et al.* 2015) ou la Californie (Epstein *et al.* 2008, Urbez-Torres *et al.* 2010), elle se déroule surtout pendant la période hivernale. Elle est plus faible en automne et au printemps et quasi inexistante en été. Ces différences sont expliquées par la quasi- ou totale absence de pluies pendant la période végétative dans ces pays. En Australie, selon les régions, elle est plus intense tantôt pendant la période de repos, tantôt pendant la période végétative (Billones-Baajens *et al.* 2017). Elle dépend du nombre d'épisodes pluvieux pendant ces périodes. Elle peut aussi se produire après irrigation, notamment par aspersion (Urbez-Torres *et al.* 2010) ou à des taux d'hygrométrie relative très élevés (Silva *et al.* 2018).

Le déclenchement de la sporée a lieu dans l'heure qui suit le début de la pluie (Urbez-Torres *et al.* 2010) et s'arrête deux heures après sa fin (Urbez-Torres *et al.* 2010, Shafi 2016). Les spores sont disséminées par le vent (van Niekerk *et al.* 2010). Peu d'informations sont cependant données sur l'effet que pourrait avoir la vitesse du vent sur la distance à laquelle elles peuvent être dispersées (Baskarathavan *et al.* 2013). Une de ces études réalisées indique que des vents de 5-10 km/h permettent leur propagation jusqu'à au moins 20 mètres de la source d'émission (Shafi 2016). Les conidies peuvent aussi se disperser dans le vignoble par la poussière causée par le vent ou les pratiques culturales (Hewitt 1974). Elles proviennent de leur extrusion dans le sol à partir de pycnides localisées sur les morceaux de bois de taille et leur mélange avec lui.

Même si les *Botryosphaeria* ont été décelés sur les lames des outils de taille au moyen de méthodes moléculaires type PCR (Agusti-Brisach *et al.* 2015), il ne semble pas qu'elles permettent leur propagation selon une étude réalisée pendant quatre années consécutives sur une parcelle de Sauvignon blanc fortement atteinte par cette maladie (Larignon 2011). Ils n'ont pas été retrouvés dans les tissus sous-jacents à la plaie de taille dans les conditions pour lesquelles il n'y a pas eu de dissémination par la pluie. Soit l'échantillonnage était trop faible pour percevoir ces pollutions en raison de leur rareté, soit les conditions climatiques n'ont pas permis leur développement sur les plaies. En périodes plus propices, notamment lors de pluies, les propagules seraient en mesure de les contaminer. Ces contaminations seraient néanmoins noyées par celles provoquées par les spores qui se seraient déposées sur ces mêmes plaies. Le rôle possible, que pourrait avoir les insectes sur leur dissémination, n'est pas connu chez la vigne.

La pollution et la germination

Après leur dissémination par les éclaboussures que provoque la pluie, les spores se posent sur des organes herbacés ou ligneux. Elles adhèrent immédiatement à leur contact ; le mécanisme d'adhésion n'est pas spécifique et met en œuvre des protéines (Sammonds *et al.* 2016). Au moment de leur germination, un autre mécanisme se met en place renforçant ainsi leur adhésion au support par la formation d'un mucilage constitué de mucopolysaccharides et de protéines (Sammonds *et al.* 2016).

La nature de la surface, sur laquelle les conidies se sont déposées, n'a aucune influence sur leur germination et la croissance du tube germinatif (Sammonds *et al.* 2019). Leur germination ne semble pas être déclenchée par des signaux spécifiques de la plante-hôte pour qu'elle se produise (Sammonds *et al.* 2019). La durée entre leur dépôt sur l'organe herbacé ou ligneux et leur germination est très variable selon les conditions climatiques. Le rayonnement solaire a un effet négatif sur leur germination (Amponsah *et al.* 2010). Une humidité relative élevée (> 97%) associée à des températures douces (25°C) peut conduire à leur germination entre trois et six heures après leur dépôt (Amponsah *et al.* 2010).

Lors de conditions favorables, les conidies germent à l'endroit où elles se trouvent. Si elles ne sont pas directement sur une plaie, l'élongation de leur tube germinatif se ferait sur la surface jusqu'à ce qu'une blessure ou un autre point d'entrée soit rencontré. Aucune information n'est donnée à quelle profondeur les spores peuvent migrer dans les vaisseaux situés dans les tissus sous-jacents à la plaie de taille lorsqu'elles se déposent à ces niveaux. Elle doit dépendre du degré hygrométrique des bois et elle est sûrement variable selon les espèces, car leur forme et leur taille sont différentes. Aucune information n'est non plus donnée sur l'effet qu'auraient les pleurs sur la germination des spores lorsque la taille est réalisée lors de cette période. Elles pourraient la favoriser, car les plaies restent humectées.

La pénétration dans l'hôte

Les voies de pénétration sont très diverses :

- Les plaies de taille. La période de contamination des plaies est variable selon les pays ; elle dépend des périodes de dissémination. En France, elle a lieu en périodes pluvieuses et à des températures moyennes supérieures à 10°C avec une température maximale d'au moins 16°C (Larignon 2011). Ces conditions climatiques correspondent aux périodes de la fin de l'hiver et au début du printemps. Les contaminations peuvent également se dérouler après la période des pleurs (Larignon 2011). En Californie, elle a lieu surtout pendant la période de repos de la vigne (de novembre à mars) lorsque la dissémination se produit (Urbez-Torres et Gubler 2011).

La sensibilité des plaies semble être variable selon la période à laquelle la taille est réalisée. Elle a surtout été évaluée dans des conditions artificielles, qui consistent à appliquer une suspension de conidies sur les plaies réalisées à différentes

périodes et à différents âges de la plaie. Ces travaux indiquent, par exemple, que les plaies réalisées en février sont plus sensibles que celles effectuées en novembre pour l'espèce *Diplodia seriata* (Elena et Luque 2016). Quant à leur durée de sensibilité, elle peut être longue comme cela a été observé en France (Larignon 2011), en Italie (Serra et al. 2008) ou encore en Espagne pour cette même espèce (Elena et Luque 2016). Les plaies sont encore sensibles au moins 12 semaines après la taille pour celle réalisée en période tardive. En Californie, la durée de leur sensibilité à l'égard de deux autres champignons (*Lasiodiplodia theobromae*, *Neofusicoccum parvum*) est plus longue lorsque la taille est effectuée tôt en saison (décembre, janvier) (Urbez-Torres et Gubler 2011).

- Les plaies en vert effectuées lors des opérations réalisées pendant la période végétative (par ex., épamprage, échardage, ébourgeonnage, ...) (Epstein et al. 2008, Molot et al. 2006, Makatini et al. 2014) ou les blessures liées à des accidents climatiques (cassure de rameaux par le vent, grêle) ou mécaniques (**fig. 25 et 26**). La durée de sensibilité de telles plaies n'est pas connue.



Figure 25 : Nécrose provoquée par *Neofusicoccum luteum*, ayant pénétré par une plaie issue de l'enlèvement des entrecoeurs



Figure 25 : Nécrose provoquée par *Diplodia seriata*, ayant pénétré par une plaie issue de la cassure d'un rameau

- Les bourgeons végétatifs ou floraux (Phillips 1998, Epstein et al. 2008) (**fig. 27**). A partir de ces organes, ils peuvent coloniser par la suite les rameaux (Phillips 1998, Amponsah et al. 2012a). La période, à laquelle ces contaminations se produisent, n'est pas définie. Selon van Niekerk et al. (2006), elles se feraient au début de la saison végétative. Il a été observé que Botryosphaeria dothidea était capable d'infecter les bourgeons dès leur émergence chez le pistachier (Michailides et Morgan 2004). Elles pourraient aussi s'effectuer pendant l'été.



Figure 27 : Nécrose provoquée par *Diplodia mutila* ayant pénétré par un bourgeon

- Les extrémités des tiges herbacées lorsque celles-ci touchent le sol ou à sa proximité (Hewitt 1974).
- Les lenticelles présentes sur les rameaux (Shafi et al. 2019).

- Les fleurs et les baies. Les conidies déposées sur le stigmate de la fleur germent, se développent ensuite dans le style et infectent l'ovaire (Strobel et Hewitt 1964, Hewitt 1974). Seules les infections, qui ont progressé au-delà de la zone d'abscission du style, subsistent. Le champignon reste latent dans ces tissus et ne reprend sa croissance lorsque les sucres du raisin atteignent au moins dix pourcents. Les infections partielles, qui n'ont pas été au-delà de la cicatrice due à la chute du style, tombent en même temps que celui-ci. La période à laquelle a lieu la progression du champignon du style dans l'ovaire n'est pas définie. Les fruits blessés sont sensibles à tous les stades de leur développement (Amponsah et al. 2012a) et ceux non blessés uniquement à un stade proche des vendanges (Wunderlich et al. 2011). A partir de ces points d'entrée, les champignons ont la capacité de coloniser les rachis et les rameaux qui les portent (Amponsah et al. 2012a).

A la surface de plaies, de rameaux aoûtés (Phillips 1998) ou de baies (Millholland 1991, Wunderlich et al. 2011), les champignons peuvent produire des pycnides, constituant ainsi de l'inoculum pour de futures contaminations. Ils peuvent aussi être présents dans les rameaux aoûtés, notamment dans les premiers entre-nœuds, et ainsi se retrouver présents dans le futur courson (Larignon 2011). A la suite de la taille, les champignons pourraient produire des pycnides à la surface de la plaie et ainsi fournir du nouvel inoculum. Tout cet inoculum généré au cours de la saison va probablement contribuer à l'inoculum primaire pour la saison suivante.

Les mécanismes de pénétration des champignons dans chacun de ces organes n'ont pas été étudiés chez la vigne. Aucune information n'est donnée si des blessures occasionnées par des insectes pourraient constituer des portes d'entrée de ces champignons dans la plante.

Le passage de l'état d'endophyte à l'état de pathogène

Leur présence dans les tissus ligneux à l'état d'endophyte a été constaté dans plusieurs études (Epstein et al. 2008, Larignon 2011) (**fig. 28**). Cependant, aucune information n'a été donnée concernant leur état. Sont-ils latents ou se développent-ils dans ces tissus ?

Dans le cas où ces champignons se développent, plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer l'absence de symptômes apparents dans les tissus ligneux : la non-reconnaissance de l'agent pathogène par la plante ou l'inhibition de ses mécanismes de défense (Marsberg et al. 2017). Leur présence dans les tissus ligneux apparemment sains peut être aussi expliquée par le fait que les modifications physiologiques que provoquent ces champignons ne se traduiraient pas obligatoirement par des symptômes perçus par l'œil humain (**fig. 29**).

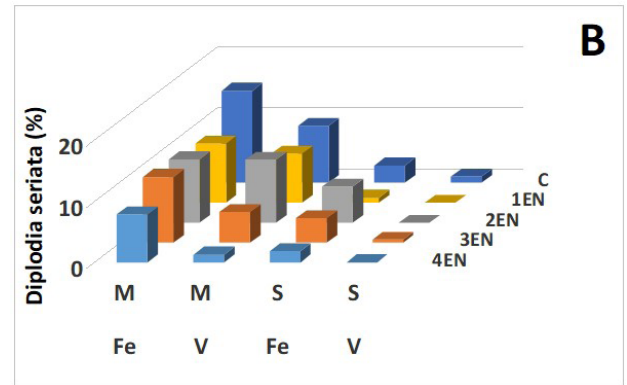


Figure 28 : Localisation de *D. seriata* au sein des tissus ligneux chez des rameaux sains (S) et malades (M) prélevés lors de la fermeture de la grappe (Fe) et la véraison (V). C, 1EN, 2EN, 3EN, 4EN correspondent respectivement aux coursors, premiers, deuxièmes, troisièmes et quatrièmes entre-nœuds.

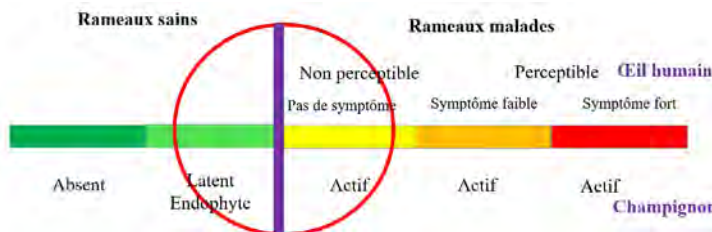


Figure 29 : Relation entre l'état du champignon et celui du rameau

Le passage du statut d'endophyte à l'état de pathogène serait lié à un stress. Il a été montré que, par exemple, des champignons de la famille des *Botryosphaeriaceae* deviennent des agents très agressifs dans certaines situations de stress hydrique ou thermique (van Niekerk et al. 2011, Qiu et al. 2016, Galarneau et al. 2019). Ils provoquent dans ces conditions des nécroses internes beaucoup plus développées. La croissance des champignons dans les tissus ligneux dépend aussi du stade phénologique de la plante (Spagnolo et al. 2014).

Leur développement dans les tissus ligneux

Pendant la période de repos, la plante ne semble pas être sensible à ces champignons. Des blessures provoquées artificiellement pendant cette période (décembre, janvier, mars) au niveau du troisième entre-noeud de sarments et inoculées avec des implants mycéliens (*Diplodia seriata*, *Neofusicoccum parvum*) ne conduisent qu'à la formation de nécroses noires de très petite taille (Larignon et al. 2017). Elles restent localisées uniquement au niveau de la blessure et leur taille n'évolue pas, même une année après leur inoculation. Concernant la plaie de taille effectuée pendant la période hivernale, aucune étude ne montre qu'ils sont capables de provoquer une infection par cette voie d'entrée durant cette période. Ils pourront cependant y produire de l'inoculum qui contribuera peu ou prou aux futures contaminations d'organes herbacés pendant la période végétative à la suite de pluies. Des études complémentaires sont nécessaires pour montrer leur capacité à infecter la plante par cette voie ou à ne produire que de l'inoculum à leur surface. Elles doivent aussi permettre de déterminer la période à laquelle ils pourraient provoquer une infection, si celle-ci se réalise.

Lors de la période végétative, la plante est sensible à l'agression des Botryosphaeriacées à partir du stade floraison (Spagnolo et al. 2014, 2017) (**fig. 30 à 32**). Deux scénarii peuvent se produire.

- Le premier se caractérise aussi par la formation de nécroses noires mais s'en distinguent des précédentes par leur évolution. Elles sont de plus grande taille. L'assise génératrice reste très souvent intacte ; elle continue à fonctionner et produire du bois et du liber, sains, si bien qu'au bout de quelques temps les tissus malades sont entièrement recouverts et ne se traduisent qu'ensuite par des lignes noires en coupe longitudinale dans lesquelles les champignons sont confinés (**fig. 31**).

- Le second se traduit par la mort de l'assise génératrice et de toute l'écorce. Les champignons se développent et provoquent une nécrose de couleur grise (chancre) (**fig. 32**). Les événements conduisant à sa formation n'ont pas été décrits chez la vigne. Le type de pourriture qu'ils provoquent aux tissus ligneux est aussi inconnu. Aucune information n'est aussi donnée sur le développement du chancre les années suivantes. Nécessite-t-il pour qu'il puisse s'accroître de nouvelles contaminations ? Ou est-ce-que les champignons déjà présents suffisent pour que la nécrose puisse se développer ? Y-a-t-il une période plus favorable pendant laquelle ils progressent dans les tissus ligneux ?

Les mécanismes mis en œuvre pour conduire à tel ou tel scénario ne sont aujourd'hui pas définis. Le statut hydrique de la plante pourrait avoir une importance sur le choix du scénario. Une plante dont le potentiel en eau de la tige est élevé empêcherait la formation du chancre alors que celle montrant un potentiel en eau faible la faciliterait (observation faite chez le couple bouleau/*Botryosphaeria dothidea*) (Crist et Schoeneweiss 1975).



Figure 30 : Coupe longitudinale dans un rameau infecté par *Diplodia seriata* montrant une toute petite nécrose (inoculation réalisée avant le stade floraison : stade G/H). Avant le floraison, la plante n'est pas sensible à son attaque.



Figure 31 : Coupe longitudinale dans un rameau infecté par *Diplodia seriata* montrant une ligne noire traduisant son confinement par la plante (inoculation réalisée au stade fermeture de la grappe)



Figure 32 : Coupe longitudinale dans un rameau infecté par *Diplodia seriata* montrant un chancre à la suite de la mort du cambium (inoculation réalisée après le stade floraison : fermeture de la grappe)

Leur relation avec le microbiote

Très peu d'informations sont données sur les réseaux de communautés microbiennes en lien avec ces champignons. Les interactions qu'auraient les acteurs de ces réseaux sur les *Botryosphaeriaceae* sont par conséquent inconnues.

Quelques travaux ont décrit la présence d'un ou plusieurs mycovirus au sein d'un même individu (Marais et al. 2017, 2018, 2021). Leur rôle n'est pas encore défini. Ils pourraient atténuer ou augmenter leur agressivité. Aucune donnée n'est aussi disponible au sujet de l'impact, qu'auraient les interactions entre deux ou plusieurs populations d'une même espèce de *Botryosphaeriaceae*, ou entre plusieurs espèces sur la maladie.

Se développant dans les nécroses, qui lui sont caractéristiques (chancre), les *Botryosphaeriaceae* sont aussi trouvés dans les nécroses caractéristiques de l'eutypiose en association avec *Eutypa lata* (Larignon et Dubos 1997) et dans les tissus noirs au sein de la pourriture blanche où sévit *Fomitiporia mediterranea* (Larignon et Dubos 1997). Ils sont aussi souvent associés aux *Diaporthe* au niveau des rameaux (Phillips 1998). Aucune information n'est aujourd'hui disponible sur les interactions qu'auraient ces micro-organismes entre eux.

L'expression des symptômes sur la partie herbacée

La manifestation des symptômes sur la partie herbacée (défoliation des rameaux, dessèchement des rameaux à partir de l'extrémité, dessèchement des grappes, forme lente) a lieu à partir du stade floraison jusqu'à la véraison lorsque les températures maximales dépassent les 30°C (Larignon 2009) (**fig. 33**). Les mécanismes mis en jeu pour l'expliquer ne sont pas encore élucidés. Il a été émis l'hypothèse qu'ils seraient, notamment dus à des toxines, qui seraient sécrétées par les champignons se trouvant dans les tissus ligneux. Des métabolites toxiques ont été identifiés (Djoukeng et al. 2009, Andolfi et al. 2011, Abou-Mansour et al. 2015, Cimmino et al. 2016, Reveglia et al. 2018, Masi et al. 2020), mais aucun travail n'a montré jusqu'à maintenant leur rôle dans l'apparition des symptômes.

Leur expression pourrait être aussi provoquée par la plante elle-même à la suite de la reconnaissance de l'agent pathogène. Elle mettrait ainsi en place des mécanismes de défenses qui auraient pour rôle de le compartimenter. Notamment, l'un d'entre eux est la mise en place d'une bande brune localisée dans le dernier cerne (Larignon et al. 2001). Caractérisée par la présence de thylles (excroissances cellulaires produites par les cellules vivantes bordant les tissus conducteurs) et de gommes dans les vaisseaux, elle empêcherait le développement de l'agent pathogène et en conséquence, elle entraverait la circulation de la sève et ainsi conduirait à l'expression des symptômes sur la partie herbacée. Aucune étude montre aujourd'hui son possible rôle sur l'expression des symptômes foliaires. Le(s) signal(ux) perçu(s) par la plante, qui déclenche(nt) cette(s) rapide(s) réponse(s), n'est (sont) pas aujourd'hui identifié(s).

Les deux symptomatologies observées, la bande brune sous l'écorce et les formes d'expression sur la partie herbacée (forme lente/défoliatrice) sont toujours associées. Elles sont la traduction du résultat de l'interaction hôte-pathogène dont les mécanismes restent à définir.

La mortalité des bourgeons, les symptômes sur fruits et le rabougrissement de la végétation

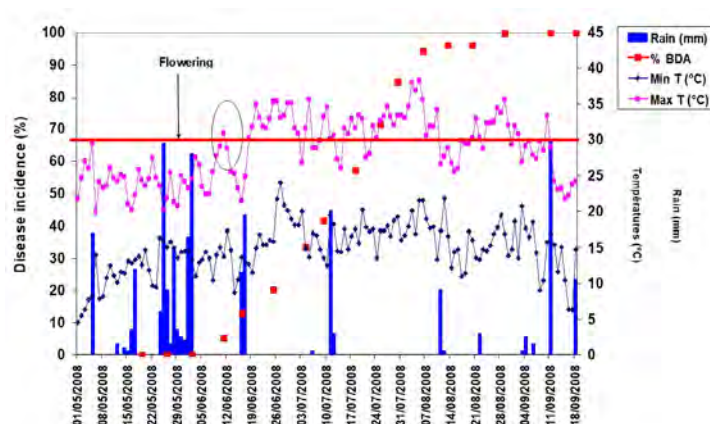


Figure 33 : Evolution des symptômes de la botryosphaérose au cours de la période végétative.

Le déroulement de l'infection conduisant à la mortalité des bourgeons, au blanchissement des sarments, à la momification des fruits ou encore à l'affaiblissement des ceps caractérisé par des rameaux peu développés n'est pas défini. Nous pouvons dire seulement que certains bourgeons de la base des sarments hébergeant les champignons sous forme de mycélium meurent au cours de l'hiver ou tôt au printemps dès que l'activité de la plante reprend. Les autres moins atteints poussent au printemps ; le type de symptômes que donneraient les rameaux naissant de ces bourgeons altérés n'est pas connu. Quant au blanchissement des écorces, il se produit après les vendanges. Sur les parties blanchies, apparaissent de petites ponctuations noires correspondant aux pycnides immergées dans les tissus de l'hôte. Concernant les fruits, les champignons reprennent leur croissance à la suite de leur phase de latence et provoquent la pourriture des baies infectées (Strobel et Hewitt 1964, Hewitt 1974). Les fruits malades et en décomposition deviennent d'abord rosés. Les champignons se développent à travers les fissures de la peau et se propagent aux autres baies. Il n'est pas toujours facile de les trouver à la suite d'analyses microbiologiques classiques, car les baies peuvent être attaquées par la suite par différentes levures, bactéries et espèces fongiques (Hewitt 1974), pouvant masquer ainsi leur présence. Sur celles, qui se sont momifiées, se forment les pycnides.

Des contaminations annuelles responsables des symptômes sur la partie herbacée ?

L'hypothèse sur les contaminations annuelles responsables des symptômes sur la partie herbacée (forme lente, forme défoliatrice) a été formulée à la suite d'un travail portant sur l'effet de composés arsenicaux sur le cycle biologique des champignons associés aux maladies du bois. Cette préparation phytopharmaceutique appliquée uniquement sur la partie haute de la souche (bras, coursions) a d'une part empêché toute expression foliaire et d'autre part fortement limité le développement des *Botryosphaeriaceae* dans les rameaux en raison d'un appauvrissement de leurs sources d'inoculum (Larignon 2017, Larignon et Fontaine 2018) (fig. 34 à 36), qui sont surtout localisées sur d'anciennes plaies de taille, sur les écorces de coursions à proximité des tiges herbacées (Phillips 1998, Larignon et Dubos 2001) ou encore dans les bourgeons (Epstein et al. 2008).

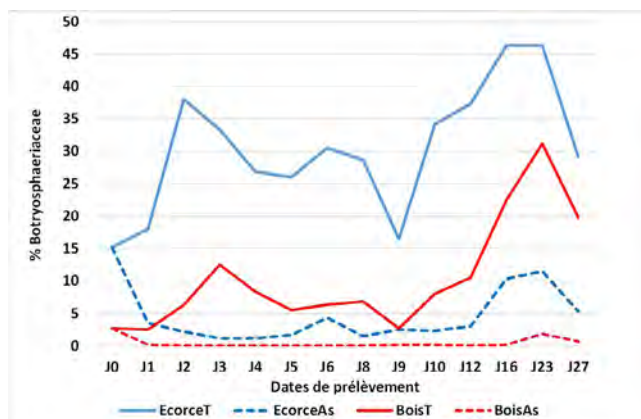


Figure 34 : Evolution des *Botryosphaeriaceae* au niveau des écorces (en bleu) et des tissus ligneux (en rouge) de coursions à la suite du traitement à l'arsénite de sodium. Jo (27 janvier) : analyses réalisées avant le traitement, J1 (11 février) : date du traitement, J8 (4 avril) : débourrement, J12 (2 mai) : inflorescences visibles, J16 (30 mai) : floraison, J23 (18 juillet) : véraison, J27 (28 août) : avant vendange.

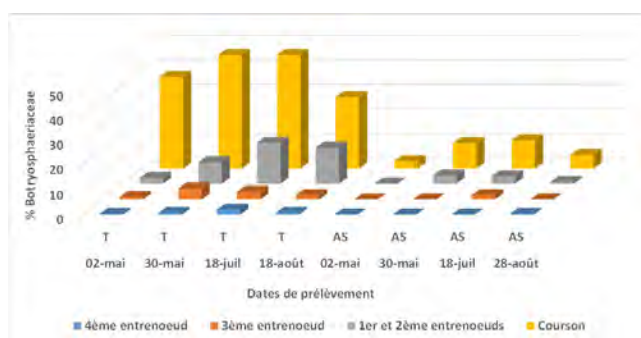


Figure 35 : Evolution des *Botryosphaeriaceae* au niveau des écorces de coursions et des quatre premiers entre-nœuds de rameaux à la suite du traitement à l'arsénite de sodium. T : témoin, As : traitement. 2 mai : inflorescences visibles, 30 mai : floraison, 18 juillet : véraison, 28 août : avant vendange.

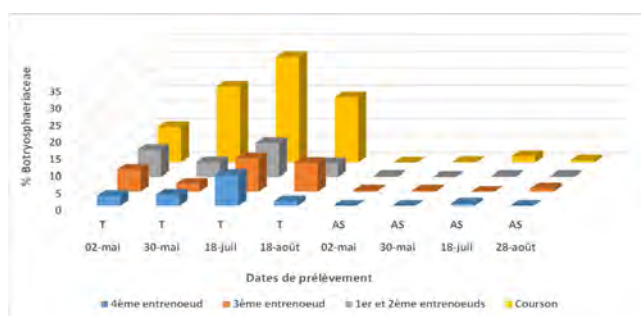


Figure 36 : Evolution des *Botryosphaeriaceae* au niveau des tissus ligneux de coursions et des quatre premiers entre-nœuds de rameaux à la suite du traitement à l'arsénite de sodium. T : témoin, As : traitement. 2 mai : inflorescences visibles, 30 mai : floraison, 18 juillet : véraison, 28 août : avant vendange.

Leur quasi-absence a ainsi eu pour conséquence d'empêcher leur dissémination et tous les événements qui en découlent : pollution, contamination, incubation et manifestation des symptômes. Son effet éradiquant les sources d'inoculum avait déjà été constaté. Boubals *et al.* (1956) montrait que ce produit détruisait les pycnides de *Macrophoma flaccida* (synonyme d'une espèce appartenant au complexe *Botryosphaeria dothidea* impliqué dans le dépérissement à *Botryosphaeria* de la vigne) (Phillips et Lucas 1997, Phillips 2002). D'autres travaux effectués sur la compréhension du mode d'action de l'arsénite de sodium vont dans le même sens de cette hypothèse. Des applications d'arsénite de soude effectuées par badigeonnage des plaies de taille nouvellement formées conduisent à une moindre efficacité du produit, de l'ordre de 50% (Larignon *et al.* 2008a). Cette efficacité partielle serait expliquée par la non-destruction de l'inoculum situé sur les coursons, les anciennes plaies de taille ou dans les bourgeons. Il aurait permis de nouvelles contaminations des organes herbacés durant la période végétative conduisant, de ce fait, à l'extériorisation de symptômes sur la partie herbacée. Le renouvellement des traitements à l'arsénite de sodium permettait sûrement de maintenir l'inoculum à un niveau de non-nuisibilité ; leur arrêt durant deux années de suite conduirait à sa reconstitution qui engendrerait une reprise de l'apparition de symptômes une fois la dissémination des spores et l'infection faite. L'absence de symptômes foliaires après des traitements effectués avec l'arséniate de plomb pendant la période végétative au moment de la première génération des vers de la grappe (Bulletin de la société vigneronne de l'arrondissement de Beaune 1935) renforce l'idée que les contaminations annuelles sont responsables des symptômes observés au cours de la saison. D'autres observations confortent cette hypothèse. L'infection de l'extrémité de rameaux au cours de la période végétative mène à la formation de symptômes caractéristiques de la maladie (dessèchement de l'extrémité des rameaux et progression des nécroses vers leur base) (Hewitt 1974). La formation de la bande brune située dans le dernier cerne pourrait être une conséquence d'une agression de l'année. Enfin, cette hypothèse pourrait expliquer aisément la fluctuation annuelle des symptômes, qui est dépendante des conditions climatiques. Les années à forte expression sont souvent caractérisées par des périodes végétatives pluvieuses et chaudes (Larignon 2009).

L'hypothèse sur les contaminations annuelles reste à être démontrée. D'ailleurs, aucune étude ne montre non plus que des contaminations ayant eu lieu depuis plusieurs années ont conduit à des expressions sur la partie herbacée.

La répétition des événements infections-expression

La répétition des événements infections-expression, année après année, conduirait au déclin progressif de la plante se traduisant par la mort de bras ou de coursons, ou par la présence d'une végétation affaiblie en lien avec des nécroses sectorielles bien développées (chancre) (Larignon 2016). Il est aussi possible d'observer lors de périodes sèches ou de forts vents des formes apoplectiques (Larignon 2016). Elles sont dues à une forte évapotranspiration, qui n'est plus compensée par un afflux en eau suffisant à cause d'une faible quantité de bois fonctionnel. Egalement, des symptômes caractérisés par des bandes décolorées sur les feuilles (tigrures de feuilles) ou sous forme de mosaïque sont parfois présents sur des rameaux plus courts et moins vigoureux. Ils seraient les conséquences d'une déficience hydrique et nutritive de la plante. Tous ces symptômes ne sont pas caractéristiques d'une maladie. Chez de très jeunes plantes, il est parfois possible de noter la présence de symptômes de tigrures de feuilles en absence de la bande brune (Larignon 2016). Ils semblent être liés au fort développement du chancre dans les tissus ligneux, notamment au niveau du rameau. Ces deux symptômes ont été reproduits en serre huit mois après l'inoculation de tiges herbacées par deux espèces de *Botryosphaeriaceae* (*Neofusicoccum parvum* et *Diplodia seriata*) (Reis *et al.* 2016). Quant au rabougrissement de la végétation, il peut être observé sans passer obligatoirement par les symptômes de la forme lente ou défoliatrice. Leur absence serait liée à des conditions défavorables à leur expression. En effet, l'absence de températures maximales supérieures à 30°C ou des quantités de pluie trop faibles pendant la période végétative empêcherait ces manifestations (Larignon 2020, 2021). Plusieurs de ces formes d'expression peuvent parfois être observées simultanément chez la même plante. La multiplication de ces événements va progressivement aboutir, plante après plante, au dépérissement de la parcelle.

Leur propagation par le matériel végétal (fig. 37)

Les *Botryosphaeriaceae* se propagent par le matériel végétal. Ils sont présents sur les écorces et dans les tissus ligneux de bois issus des vignes-mères de porte-greffe ou de greffons (Bugaret 1984, Fourié et Halleen 2002, Epstein *et al.* 2008, Larignon *et al.* 2006, 2009, 2011, Aroca *et al.* 2006, Giménez-Jaime *et al.* 2006, Billones-Baajens *et al.* 2013a, 2015). Ils sont aussi trouvés dans les bourgeons (Bugaret 1984, Epstein *et al.* 2008). Dans les bois de greffons et de porte-greffe, ils sont rencontrés sur toute la longueur du bois (Bugaret 1984, Larignon *et al.* 2007). Leurs populations sont plus importantes sur les bois de greffons lorsque la récolte est effectuée avec la machine à vendanger (Bugaret 1987). On les trouve aussi bien dans les sarments venant de ceps malades que de ceps asymptomatiques (Larignon *et al.* 2017).

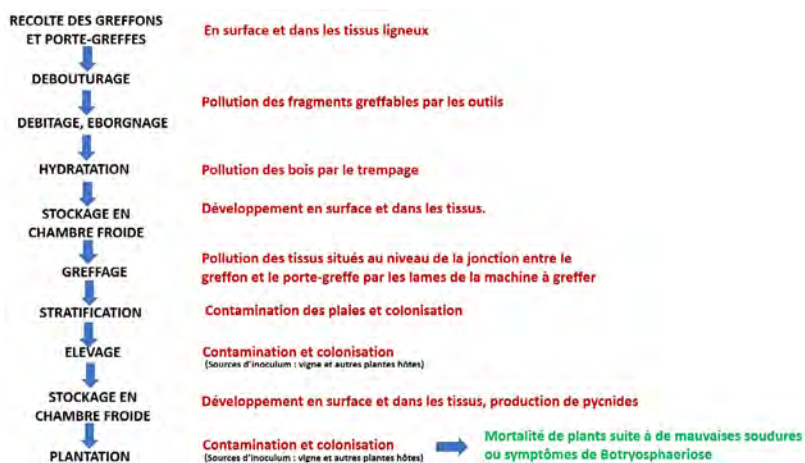


Figure 37 : Cycle de vie des *Botryosphaeriaceae* en pépinières

Pendant le processus de fabrication des plants, des contaminations peuvent avoir lieu au cours de la stratification ou de l'élevage au champ (Larignon et al. 2011). Des études en PCR ont montré que de l'ADN a été décelé dans les bains d'hydratation signifiant que des pollutions du matériel végétal par ces champignons sont possibles lors de cette étape (Viguès et al. 2008). Ils ont aussi été détectés sur les lames de la machine à greffer (Billones-Baaijens et al. 2013b). On peut aussi penser, qu'au moment de la préparation du matériel végétal (débouturage, débitage, éborgnage), ils peuvent parfois polluer les outils de découpe utilisés pour ces différentes opérations. Des propagules présentes sur les bois se déposent sur les lames des outils de découpage qui, elles-mêmes, polluent les plaies au fur et à mesure des coupes. Ils sont aussi aptes à se développer au moment du stockage du matériel végétal ou des plants avant leur commercialisation. Certaines espèces des *Botryosphaeriaceae* sont capables de croître à des températures de 4°C et, même parfois, former des pycnides sur les surfaces nécrosées (Lehoczky 1974b). Quant à leur présence dans les bourgeons, aucune étude n'a porté sur l'incidence de leur présence dans la fabrication des plants. Ces champignons sont retrouvés dans les plants en sortie de pépinière au niveau du point de greffe, du porte-greffe ou du greffon (Aroca et al. 2006, Giménez-Jaime et al. 2006, Larignon et al. 2008b, Billones et al. 2013a). Dans certaines conditions, qui restent à définir, ils peuvent provoquer des nécroses dans les jeunes plants (Lehoczky 1974b) et conduire aussi à des échecs de soudures (Phillips 2002).

➔ 2. INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA MALADIE

L'évolution de la maladie est accélérée ou ralentie selon la conduite de la vigne choisie par le viticulteur (choix du porte-greffe et du cépage, préparation et entretien du sol, densité, hauteur du tronc, systèmes de taille, entretien de la végétation, maîtrise des maladies, mécanisation) et le climat, qui agit sur le fonctionnement de la plante et la vie des agents pathogènes ainsi que sur le microbiote environnant (fig. 38). Elle dépendra également de l'environnement de la parcelle.

Plusieurs de ces facteurs sont actuellement connus pour influencer cette évolution.

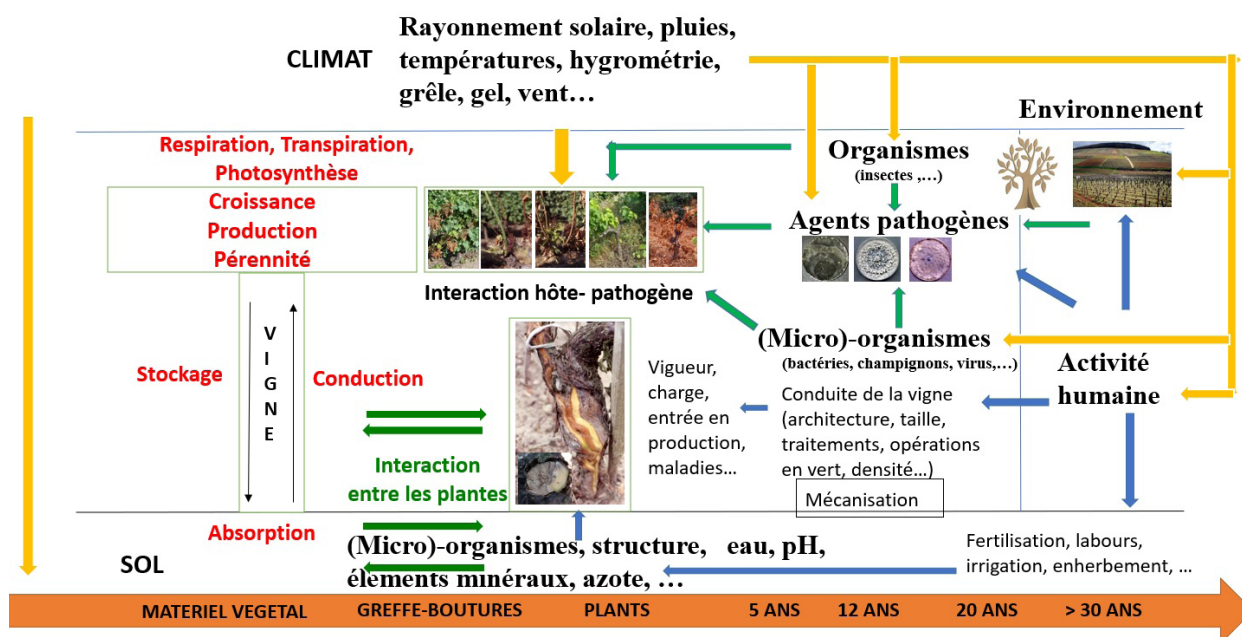


Figure 38 : Influence des facteurs environnementaux sur la maladie

• **Les cépages.** Ils ne se comportent pas tous de la même manière face à cette maladie. Certains sont plus tolérants, d'autres plus sensibles (**tableau II**). Le classement des cépages selon leur sensibilité est basé sur l'observation des symptômes foliaires dans le vignoble (Grosman et Doublet 2012) ou sur la taille des nécroses que provoquent ces champignons lorsqu'ils sont inoculés dans le tronc de jeunes vignes élevées en serre ou dans un rameau aoûté détaché de la plante (Amponsah *et al.* 2011, Billones *et al.* 2014, Chacón *et al.* 2020, Sosnowski *et al.* 2021). Même si, parfois, des corrélations peuvent être observées entre ces deux méthodes, il est difficile d'en faire un parallèle strict (Travadon *et al.* 2013, Guan *et al.* 2016). Aujourd'hui, les raisons pour lesquelles certains cépages sont moins sensibles ne sont pas élucidées.

Niveaux de sensibilité	Cépages
Sensibles	Cabernet franc, Cabernet-Sauvignon, Castets, Chenin, Cinsault, Colombar, Duras, Fer Servadou, Gewurztraminer, Gros Manseng, Gros Vert, Melon, Mourvèdre, Nielluccio, Petit Manseng, Poulsard, Riesling, Sauvignon blanc, Savagnin, Sciaccarello, Trousseau, Ugni blanc
Moyennement sensibles	Auxerrois, Chardonnay, Gamay, Grenache, Sémillon, Tannat
Peu sensibles	Carignan, Jurançon noir, Malbec, Marsanne, Merlot, Meunier, Muscadelle, Muscat petits grains, Négrette, Pinot noir, Prunelard, Syrah

Tableau II : Classification réalisée selon les observations sur le terrain et les enquêtes menées dans le cadre des observatoires sur l'esca/BDA (Larignon et Yobregat)

• **La vigueur et la charge.** Des conditions propices à la vigueur comme des sols à forte réserve utile et/ou ayant un statut azoté élevé, sont propices à l'expression de la maladie (Guérin-Dubrana *et al.* 2005). Une faible vigueur limite, quant à elle, l'expression des symptômes comme c'est le cas pour d'autres pathologies de la vigne telles que le mildiou, la pourriture grise et l'excoriose (Valdès-Gómez *et al.* 2008, 2011, Galet 1977). Une charge importante a été aussi considérée comme un facteur important de stress (Spagnolo *et al.* 2017) comme le montraient déjà les travaux effectués chez le pacanier atteint par le « shoot dieback » (Reilly *et al.* 2010) associé aux *Diaporthe/Botryosphaeria*.

• **Le climat.** Il influe sur la gravité de la maladie et le type de symptômes. Les périodes végétatives pluvieuses accompagnées d'épisodes chauds avec des températures maximales excédant les 30°C sont plus favorables à l'expression des symptômes des formes lente ou sévère (Larignon 2009) alors que celles plutôt chaudes avec peu de pluies sont plus propices à l'apoplexie (Surico *et al.* 2000). Des travaux ont en effet montré que les stress hydriques de la vigne contribueraient à inhiber l'expression foliaire (Destrac-Irvine *et al.* 2007). Concernant les formes de rabougrissement, aucune information n'est donnée sur l'effet du climat.

Des températures maximales très élevées (au-delà des 40°C) cassent la dynamique d'apparition des symptômes comme cela a été observée dans les Costières de Nîmes en 2019 (**fig. 39**). Le redémarrage de l'apparition des symptômes un mois après cet événement ne trouve pas aujourd'hui d'explications. Des observations supplémentaires sont nécessaires pour y apporter une réponse. Le gel est aussi un facteur de stress exacerbant leur expression. La comparaison de l'année 2021, pour laquelle le gel a eu lieu le 8 avril, aux autres années, comme 2020, montrant des conditions climatiques similaires en nombre de jours dépassant les 30°C en température maximale et en quantité de pluie pendant la période végétative, montre cet effet. Environ deux fois plus de symptômes ont été observés dans une parcelle de Cabernet franc (30 % de ceps en 2021 contre 14 % en 2020). Le gel a déjà été décrit comme étant un facteur de stress chez les plantes ligneuses infectées par de tels champignons (Schoeneweiss 1981). Dans les tissus ligneux, il a été montré qu'en conditions contrôlées les *Botryosphaeriaceae* provoquent des nécroses internes beaucoup plus développées lorsque de jeunes plantes de vigne sont soumises à des stress thermiques ou hydriques (van Niekerk *et al.* 2011, Qiu *et al.* 2016, Galarneau *et al.* 2019).

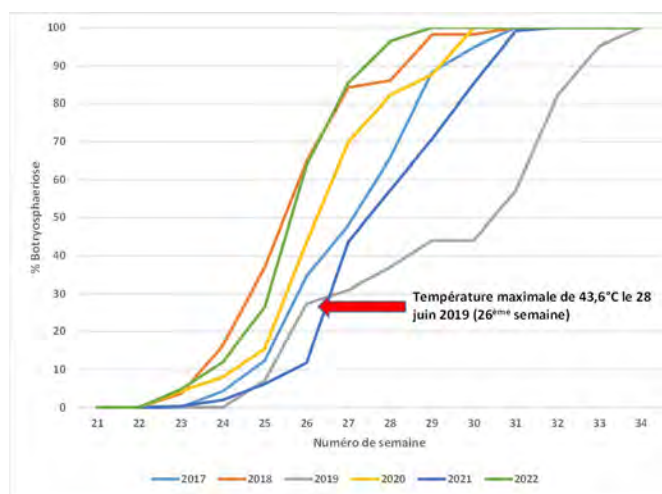


Figure 39 : Effet de températures très élevées (supérieures à 40°C) sur l'évolution des symptômes au cours de la période végétative sur une parcelle de Cabernet franc située dans les Costières de Nîmes

➔ 3. INFLUENCE DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR L'EXPRESSION DES SYMPTÔMES SUR LA PARTIE HERBACÉE (FORME LENTE, FORME DÉFOLIATRICE)

L'élaboration d'une grille d'évaluation du degré potentiel d'expression, basée sur la combinaison de deux critères, le niveau de pluviométrie et le nombre de jours dépassant les 30°C en températures maximales, a permis de connaître l'influence du climat sur cette maladie s'exprimant sous ses formes lente ou défoliatrice dans les différentes régions viticoles à partir du début du XXème siècle (**fig. 40**) (Larignon 2020). Il apparaît que le changement climatique a eu une influence sur son extériorisation, uniquement dans les vignobles septentrionaux. Les conditions climatiques sont même devenues aussi favorables que celles observées dans les vignobles méridionaux et bordelais. L'observation de parcelles d'un même cépage (Sauvignon) entre les deux régions (Bordeaux, Bourgogne) montre des incidences de même ordre (Bruez et al. 2013).

La Champagne et l'Anjou montrent, quant à elles, des conditions climatiques moins favorables à l'expression des symptômes que les autres régions. Ces conditions additionnées par un encépagement constitué de cépages tolérants expliquent en partie ou totalement pourquoi la Champagne est la région la moins touchée de tous les vignobles français. Quant au vignoble angevin, son encépagement composé de variétés sensibles à cette maladie explique les différences observées avec ce vignoble.

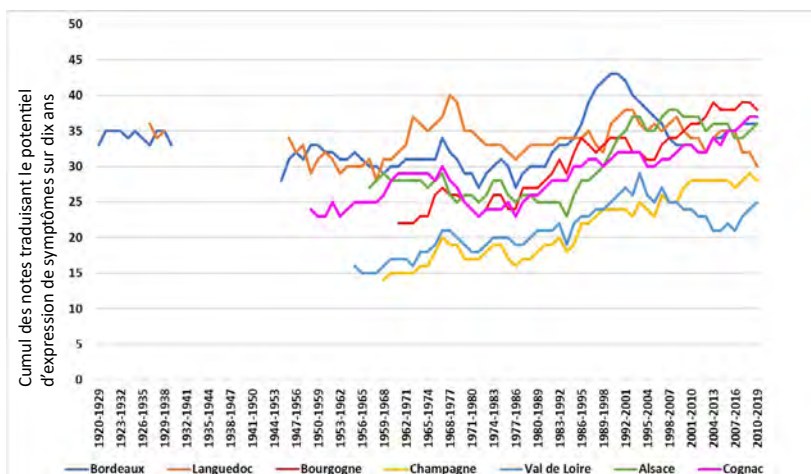


Figure 40 : Evolution du degré potentiel d'expression de symptômes de BDA dans sept vignobles français

L'application de la grille d'évaluation à d'autres vignobles (**tableau III**) a permis de comprendre pourquoi les symptômes sur la partie végétative ne sont pas observés dans les vignobles de Nouvelle-Zélande (Larignon 2021) ou du Chili alors que les champignons de la famille des Botryosphaeriaceae y sont présents (Auger et al. 2004, Morales et al. 2010, Mundy et Manning 2010, Amponsah et al. 2011, Baskarathevan et al. 2012, Diaz et al. 2011, 2013, Besoain et al. 2013, Larach et al. 2020, Mundy et al. 2020). En Nouvelle-Zélande, elle est liée à la trop faible présence de périodes chaudes (Larignon 2021) alors qu'au Chili, elle est plutôt due à l'absence de pluies pendant la période végétative (**fig. 41**). Leur absence pourrait aussi être liée à d'autres facteurs, notamment la manière de cultiver la vigne, le microbiome, etc., mais aucune information n'existe aujourd'hui à ce sujet.

Notes	Degré d'expression	Niveau de pluviométrie (mm)	Nb de jours Tmax > 30°C
1	Très défavorable	Indifférent	≤ 2
		< 100	Indifférent
		Entre 100 et 200	> 2 ≤ 20
2	Défavorable	Entre 200 et 300	> 2 ≤ 10
		Entre 300 et 400	> 2 ≤ 5
		Entre 100 et 200	> 20
3	Moyennement	Entre 200 et 300	> 10 ≤ 20
		Entre 300 et 400	> 5 ≤ 10
		> 400	> 2 ≤ 5
4	Favorable	Entre 200 et 300	> 20
		Entre 300 et 400	> 10 ≤ 20
		> 400	> 5 ≤ 10
5	Très favorable	Entre 300 et 400	> 20
		> 400	> 10

Tableau III : Grille d'évaluation du degré potentiel d'expression de symptômes de la botryosphaeriose

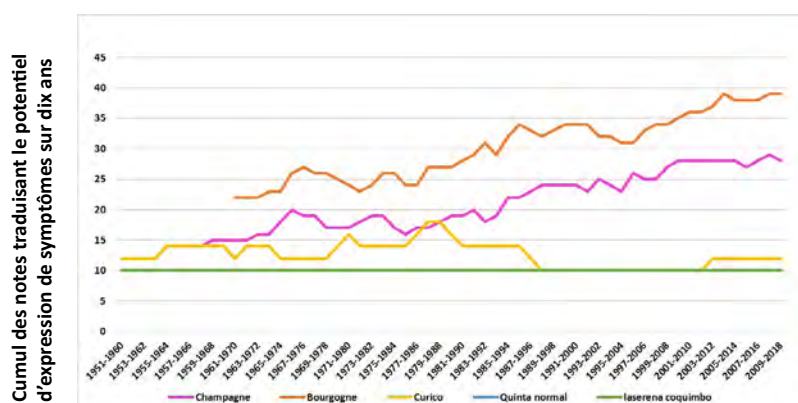


Figure 41 : Evolution du degré potentiel d'expression de symptômes de BDA dans trois vignobles chiliens en comparaison avec deux vignobles français

Modèle de prédiction

Dans les vignobles pour lesquels le nombre de jours dépassant les 30°C en températures maximales n'est pas un facteur limitant (c'est-à-dire supérieur à 20 selon la grille d'évaluation du degré potentiel d'expression), seul le critère de la pluviométrie peut être pris en considération. Dans le vignoble des Costières de Nîmes, il a été possible de créer un modèle simple qui permet d'expliquer les fluctuations inter-annuelles et de prévoir le risque de maladie. Dans ce modèle, le niveau de pluviométrie est comptabilisé à partir de la date de débourrement jusqu'à la date de floraison ou celle de la véraison. Dans le travail présenté ici, les dates ont été déterminées théoriquement par le cumul des températures supérieures à 10°C selon la méthode de Payan : 80°C pour le débourrement, 380°C pour la floraison et 1100°C valeur correspondant à une date qui tourne autour de la véraison. Seuls les symptômes de la forme lente ou défoliatrice ont été considérés. Certaines années n'ont pas été prises en compte en raison d'événements particuliers, l'année 2018 par la forte gravité du mildiou rendant difficile les notations et l'année 2021 le gel du printemps qui a été plutôt un facteur multipliant son expression. Les résultats présentés dans la **figure 42** montrent une bonne corrélation entre le niveau de pluviométrie et le pourcentage d'expression chez un cépage sensible (Cabernet franc) et un cépage moyennement sensible (Chardonnay), et cela pour les deux périodes considérées. Cette non-différence serait certainement liée aux faibles pluies qu'il y a eu entre ces deux stades ou au fait que les événements majeurs se dérouleraient pendant la phase débourrement – floraison. Ce modèle devra être amélioré par la suite en tenant compte de la variabilité phénologique de chaque cépage.

A rappeler qu'il n'évalue pas complètement la maladie car celle-ci peut s'exprimer sous d'autres formes (rabougrissements de la végétation, tigrures de feuille sur rameaux peu vigoureux).

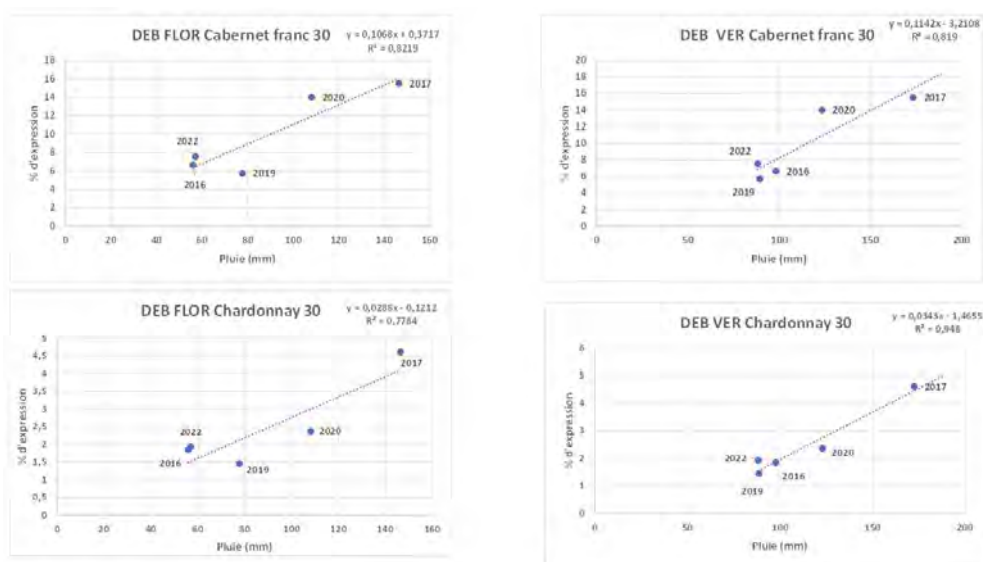


Figure 42 : Corrélation entre le pourcentage d'expression et le niveau de pluviométrie comprise entre le débourrement et la floraison (DEB FLOR) ou le débourrement et la véraison (DEB VER). Suivi effectué entre 2016 et 2022 dans deux parcelles situées dans les Costières de Nîmes de cépage Cabernet franc et Chardonnay.

➔ 4. POURQUOI EST-IL DIFFICILE DE CONTRÔLER CETTE MALADIE ?

La lutte contre les agents pathogènes de la botryosphaeriose est aujourd'hui difficile. Différentes stratégies sont aujourd'hui préconisées pour pouvoir maîtriser leur développement, mais chacune de ces méthodes conduisent à des résultats peu satisfaisants.

La première stratégie est de limiter l'inoculum dans le vignoble. Cela serait une mesure intéressante pour diminuer la propagation de la maladie mais elle reste plutôt illusoire. De nombreuses sources d'inoculum sont présentes chez d'autres plantes et au sein de parcelles avoisinantes. Il a été montré que la plupart des espèces de *Botryosphaeriaceae* trouvées chez d'autres plantes-hôtes restent pathogènes chez la vigne (Mc Cloete *et al.* 2011, Mojeremane *et al.* 2020). Il faudrait par conséquent tenir compte de la présence de la végétation ligneuse riveraine à côté des vignes et ajuster les approches de gestion des maladies en conséquence. Il a été montré que des vignes indemnes de ces champignons en sortie de pépinière sont très rapidement infectées dans le vignoble (Yobregat *et al.* 2017). Trouver des produits, qui auraient la potentialité à mettre l'inoculum sous le seuil de nuisibilité - comme le faisaient les traitements à base d'arsénite de sodium (Boubals *et al.* 1956, Larignon 2017) - est aujourd'hui inenvisageable dans le contexte actuel. Sortir les bois de taille ou les brûler ne semble pas non plus une mesure satisfaisante ; il reste beaucoup d'inoculum présent sur le cep apparemment sain (anciennes plaies de taille, surface des coursons), qui est tout proche des voies de pénétration (fig. 43). Ils pourraient toutefois contribuer à des contaminations de rameaux dont leur extrémité est proche du sol ou de blessures, situées à la base du tronc, provoquées par l'épamprage, le passage d'inter-ceps ou de décavillonneuse.

Arracher les ceps malades sur lesquels l'inoculum est présent n'est pas non plus concevable pour les mêmes raisons que précédemment, il est autant trouvé sur des ceps ne manifestant pas de symptômes que ceux étant malades. Ces derniers peuvent devenir asymptomatiques la saison suivante et le rester pendant plusieurs années et tout en restant en production. Intervenir dès la plantation pour limiter la production d'inoculum et ainsi la propagation des champignons n'est pas aujourd'hui envisageable en raison de l'absence de méthodes pour y parvenir. Il faudrait déjà connaître à quelle vitesse se constitue l'inoculum dans une parcelle, qui doit être variable selon le cépage, les facteurs environnementaux et les plants, et à quel seuil il devient critique.

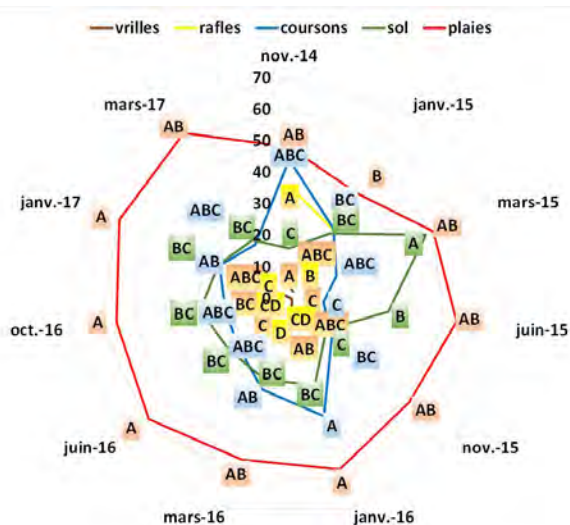


Figure 43 : Localisation et quantification de l'inoculum des Botryosphaeriaceae entre novembre 2014 et mars 2017 sur une parcelle de Mourvèdre atteinte par la botryosphaérose située dans les Costières de Nîmes. Les prélèvements effectués au hasard chaque saison ont concerné les anciennes plaies de taille, les sarments laissés sur le sol, les écorces de coursons, les vrilles et les rafles. Pour chaque organe et chaque date de collecte, 2000 fragments ont été analysés par la méthode pasteurienne. Les lettres de la même couleur correspondent aux groupes classés par le test de Tukey (HSD) pour un organe donné. Les résultats sont exprimés en pourcentage de fragments le hôte.

La deuxième stratégie serait de minimiser ou éviter l'infection par ces champignons. Elle consiste à protéger les voies de pénétration. Aujourd'hui, cette stratégie rencontre plusieurs difficultés. On ne s'intéresse qu'à protéger les plaies de taille (Bester et al. 2007, Rolshausen et al. 2010, Pitt et al. 2012 ; Amponsah et al. 2012b, Diaz et Latorre 2013, Cobos et al. 2015, Sosnowski et Mundy 2019, Martinez-Diz et al. 2021, Rusin et al. 2021, Brown et al. 2021, Reis et al. 2021, Blundell et Eskalen 2022) alors qu'ils ont la potentialité de pénétrer par d'autres plaies occasionnées lors des opérations en vert, par des ouvertures naturelles ou encore par des bourgeons. L'efficacité de la substance active appliquée doit persister dans la durée, car les plaies restent réceptives pendant de longues périodes même après la période des pleurs. Ils n'auront, en revanche, aucune efficacité sur ceux déjà présents dans les tissus ligneux des bois avant la taille. Ils pourront seulement affecter la production d'inoculum sur ces plaies. Quant à l'application de substances actives pendant la période végétative à des stades-clés comme cela est déjà réalisé sur d'autres cultures (Chen et al. 2014, Michailides et al. 2016), aucune recherche n'est effectuée et conséquemment, leur seule application à la surface des plaies de taille ne suffira pas pour contrôler la maladie.

La troisième stratégie est de minimiser l'exposition au stress. C'est une mesure difficile à contrôler s'ils sont liés au climat. De nombreux autres stress, dont la majorité reste encore à définir, peuvent augmenter le risque de maladie. Plus le nombre de ces facteurs de risque sera important, plus les chances seront élevées pour qu'elle soit importante et plus précoce dans son expression, et, par conséquent, la durée de vie de la parcelle sera limitée. Maîtriser la vigueur et la production permettra de limiter son développement et ainsi de retarder le déclin de la parcelle. Il a été observé que de jeunes vignes âgées de 2 à 6 ans et caractérisées par une vigueur excessive et une surcharge pouvaient être touchées jusqu'à 30 % (Larignon 2010). Une production de 150 hl par hectare chez une vigne âgée de trois ans a entraîné un fort dépérissement de la parcelle, des chancres liés aux *Botryosphaeriaceae* se sont développés sur toute la longueur de la plante et même ont atteint les racines. En Egypte, une moindre fertilisation et une meilleure maîtrise de l'irrigation ont permis de limiter fortement le dépérissement lié à *Lasiodiplodia theobromae* dans un vignoble de table.

La quatrième stratégie est d'atténuer l'effet de la maladie en plantant des cépages plus tolérants. Cette mesure est néanmoins difficile à mettre en œuvre en raison du cahier des charges de l'appellation d'origine contrôlée pour certaines aires viticoles ou de la demande du marché.

La combinaison de ces différentes stratégies limiterait la propagation de la maladie et, par conséquent, augmenterait la durée de vie de la parcelle, à condition que les lacunes dans chacune de ces méthodes soient comblées. Certaines pratiques jugées aujourd'hui peu utiles pourraient retrouver un sens si elles entrent dans une stratégie plus complète. En absence de mesures préventives efficaces due actuellement à notre incapacité de mettre le niveau de l'inoculum sous le seuil de nuisibilité, de protéger les voies de pénétration lors de la saison végétative (période à laquelle les champignons sont très actifs), et d'agir sur la plupart des stress permettant le développement de la maladie faute de leur connaissance, la lutte n'intervient aujourd'hui qu'à un stade très avancé de la maladie. Elle met en œuvre des techniques de restauration des souches (recépage, greffage) ou de complantation (Larignon et Yobregat 2016). Ces

méthodes pratiquées dès l'Antiquité (Pline l'ancien, Columelle) ne donnent pas toujours les résultats escomptés. Il est à noter que les deux premières techniques n'étaient plus conseillées à la suite de la reconstitution du vignoble par la plantation de greffés-soudés. Leur absence dans les traités de viticulture souligne bien la difficulté aujourd'hui à obtenir des résultats satisfaisants. Les raisons de ces échecs sont multiples : présence de nécroses dans les tissus sous-jacents à la plaie, absence de protection des plaies nécessaire pendant la période active des champignons, produits n'assurant pas une bonne protection, présence d'inoculum à proximité des plaies (bois de taille laissés sur le sol, plaies situées au niveau de la soudure), absence de protection des plaies d'ébourgeonnage, présence de champignons dans les bourgeons, etc. Concernant l'entreplantation conduisant à une hétérogénéité de la parcelle en termes d'âge de production des fruits, elle rencontre des difficultés liées à la mortalité des jeunes plants ou un établissement et une mise à fruit parfois très longs d'une durée de sept – huit années en raison de la concurrence avec les plantes adultes déjà en place.

➔ CONCLUSION

Le bilan des connaissances sur leur cycle biologique chez la vigne révèle de nombreuses lacunes pour chacune des phases de leur vie. Ce manque d'informations a pour conséquence l'impossibilité d'entreprendre une approche épidémiologique et de proposer des solutions efficaces à leur égard. Le défi d'aujourd'hui est d'y apporter des réponses. Les travaux de recherches devront aussi trouver des outils de lutte qui permettraient, par exemple, de mettre le niveau de l'inoculum en dessous du seuil de nuisibilité, d'empêcher les contaminations durant la période végétative ou d'agir sur les stress favorables à l'expression des symptômes. Ils devront aussi proposer aux viticulteurs un outil d'estimation des risques qui leur permettra de choisir les pratiques à mettre en œuvre dès la plantation et durant toute la vie de la parcelle pour limiter au maximum son développement dans le vignoble, et de leur conseiller des actions correctives dès que le seuil critique sera atteint. Comme ce sont des champignons vivant sur un très grand nombre de plantes (agroforesterie, arboriculture, bordures de bois) qui peuvent constituer un réservoir d'inoculum, la stratégie de lutte devra obligatoirement les intégrer. Elle doit aussi tenir compte du milieu dans lequel la parcelle a été implantée. Par exemple, des zones plutôt humides favoriseront plus la formation des sources d'inoculum et la germination des spores et, par conséquent, la contamination. Les nouvelles pratiques viticoles mises en place en réponse au changement climatique ou à la mise en place de la viticulture agroécologique doivent aussi nous interpeller sur les modifications qu'elles pourront engendrer sur leur vie. Elles pourraient faciliter leur développement ou permettre à certaines espèces jusqu'ici peu pathogènes le devenir.

Les recherches doivent aussi s'intéresser à expliquer des mécanismes plus généraux : 1) décrire les mécanismes conduisant au changement du statut d'endophyte à celui de pathogène, qui reste encore mal compris chez les champignons. La séquence génomique disponible pour plusieurs espèces de Botryosphaeriaceae (Blanco-Ulate et al. 2013, Robert-Siegwald et al. 2017) fournit une ressource importante pour y répondre. 2) expliquer les mécanismes permettant aux champignons de rester latents au sein des tissus de la plante ou de se développer sans que la plante mette en place des mécanismes de défense.

Enfin, la possibilité qu'ils soient des espèces mutualistes doit être investiguée, des preuves d'autres endophytes mutualistes sur des plantes ligneuses commencent à émerger. Quel bénéfice peuvent-ils donner à la plante lorsque ceux-ci restent à l'état d'endophyte ? Le rôle écologique qu'ils pourraient jouer en tant qu'endophytes dans des écosystèmes plus larges, doit aussi être étudié.

➔ RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Pour la bibliographie, contacter l'auteur :

Philippe Larignon

IFV Pôle Rhône Méditerranée

philippe.larignon@vignevin.com

