

Vers une gestion durable de la résistance de la vigne au mildiou

Mestre P.¹, Merdinoglu D.¹, Wiedemann-Merdinoglu S.¹, Calonnec A.², Delière L.², Delmotte F.²

(1) INRA-UdS, UMR 1131 Santé de la Vigne et Qualité du Vin, 28 rue de Herrlisheim, BP20570, 68021 Colmar cedex, France

(2) INRA, ISVV, UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble (SAVE), 71 avenue Edouard Bourlaux, BP 81, 33883 Villenave d'Ornon cedex, France

Résumé

Le mildiou est une des maladies les plus importantes qui affectent à la vigne. La stratégie actuelle de lutte contre cette maladie est l'utilisation de fongicides. Une alternative, économique et respectueuse de l'environnement, est l'utilisation de variétés de vigne résistantes. Cependant, toutes les variétés de vignes cultivées européennes sont sensibles au mildiou et la résistance doit être introduite à partir de vignes résistantes à travers un programme d'amélioration qui garantisse le maintien des caractéristiques désirables et une résistance durable. L'INRA s'est engagé en 2000 dans un projet de sélection visant à créer des variétés à résistances durables. Les UMR 1131 (SVQV, Colmar) et UMR 1065 (SAVE, Bordeaux) de l'INRA mènent un projet de recherche en collaboration sur cinq axes de recherches qui s'alimentent les uns les autres et qui, chacun à leur niveau, contribuent à produire les connaissances indispensables à la gestion durable des résistances de la vigne. Les premiers résultats issus de ce projet montrent clairement que les populations de mildiou européennes sont capables de s'adapter et de contourner les variétés à résistance monogénique. Ces risques de contournements sont à prendre en considération dans la construction des schémas de sélection des nouvelles variétés de vigne.

Mots-clés : Vigne, mildiou, résistance, durabilité, *Plasmopara viticola*, contournement de la résistance

Abstract: Towards a sustainable management of grapevine resistance to downy mildew.

Grapevine downy mildew is one of the most damaging diseases for viticulture and it is currently controlled with fungicides. A cost-effective and environmentally friendly alternative to the use of chemicals is using resistant grapevine varieties. However, all European cultivated grapevine varieties are susceptible to downy mildew, so the resistance needs to be introduced from resistant grapevines through breeding programmes aiming at obtaining durable resistance while maintaining the desired agronomical and quality traits. In the year 2000, the French Institute for Agronomical Research (INRA) got involved in a selection program with the goal of creating grapevine varieties bearing durable resistance. Joint Research Units UMR 1131 (SVQV, Colmar) and UMR 1065 (SAVE, Bordeaux) work together in a collaborative research project built around five interconnected research lines that, each one at its level, provide knowledge essential for the durable management of grapevine resistances. The first results emerging from this join project show clearly that the European populations of grapevine downy mildew are able to adapt and overcome grapevine varieties carrying monogenic resistances. These resistance-breaking risks should be taken into consideration when building selection schemes aiming at obtaining new grapevine varieties.

Keywords: Grapevine, downy mildew, resistance, durability, *Plasmopara viticola*, breakdown of resistance

Introduction

La problématique du mildiou de la vigne

La viticulture est une composante majeure de l'agriculture française, non seulement en termes économiques mais aussi en termes culturels et la typicité des vins français participe à l'image du pays dans le monde. Le mildiou de la vigne est causé par l'Oomycète *Plasmopara viticola*, une espèce endémique d'Amérique du Nord qui a été introduite en Europe en 1878. La stratégie actuelle de lutte contre cette maladie est l'utilisation de fongicides, l'IFT moyen (indice de fréquence de traitements) contre le mildiou variant de 5 à 8 sur vigne (contre 3,9 pour tous les pesticides en grande culture). La généralisation de la lutte chimique a des conséquences négatives sur le coût de production des vins, sur l'environnement ainsi que sur la santé humaine. L'utilisation intensive des produits phytosanitaires a aussi conduit au développement de populations de mildiou résistantes à plusieurs familles de fongicides.

Une alternative, économique et respectueuse de l'environnement, est l'utilisation de variétés de vigne résistantes à la maladie. Cependant, si de nombreuses espèces du genre *Vitis* sont résistantes au mildiou, toutes les variétés de vignes cultivées européennes sont sensibles à *P. viticola*. La résistance doit donc être introduite à partir d'espèces de *Vitis* résistantes ou d'hybrides interspécifiques ayant introgressé des facteurs de résistance à travers un programme d'amélioration qui garantissent le maintien des caractéristiques agronomiques désirables et une résistance durable.

Qu'entend-on par « résistance durable » ?

Une résistance est dite durable lorsqu'elle reste efficace alors que la variété est cultivée sur des grandes surfaces, pendant une longue période de temps, et dans des conditions favorables au développement de la maladie. Bien qu'il s'agisse d'un jugement rétrospectif, il est maintenant établi qu'un certain nombre de facteurs influent sur la durabilité des résistances.

Tout d'abord, la nature des résistances (partielle versus totale), leur spécificité vis-à-vis du pathogène (existence de pathotypes) ainsi que leur déterminisme génétique (oligo- versus polygénique) sont des critères importants à prendre en compte. Par exemple, il est reconnu que l'érosion des résistances partielles se fait de manière graduelle et probablement plus lente qu'une résistance totale. En effet, le caractère polygénique de l'agressivité ainsi que l'interaction différentielle moins forte entre variétés et pathotypes permet le maintien d'individus moins agressifs dans la population de bioagresseurs.

La façon dont ces résistances seront déployées est également un facteur primordial. Ainsi, l'association de plusieurs facteurs de résistance (gènes à effet majeur et des facteurs quantitatifs à effet partiel (QTLs)), appelée pyramidage, est susceptible d'augmenter le potentiel de durabilité de la résistance, alors que les gènes majeurs utilisés seuls dans un fond génétique sensible sont plus facilement contournés.

La durabilité d'une résistance est également conditionnée par les caractéristiques biologiques de l'agent pathogène : la variabilité génétique, la taille des populations, les flux de gènes et les systèmes de reproduction déterminent le potentiel évolutif du pathogène. Enfin, il est essentiel de bien évaluer les coûts en valeur sélective qu'induisent l'apparition de ces virulences dans les populations, ainsi que les modifications des traits d'histoire de vie du pathogène ayant contourné la résistance.

L'utilisation de variétés résistantes en viticulture

Contrairement à d'autres cultures (céréales, cultures maraîchères, oléagineux) où la résistance naturelle aux bioagresseurs est utilisée depuis longtemps, les variétés de vigne résistantes aux maladies sont très peu répandues en Europe. La principale cause de ce faible engouement pour les variétés résistantes semble être en lien avec les vins obtenus à partir des hybrides producteurs directs résistants, développés au début du XX^{ème} siècle en réponse à la crise phylloxérique de la fin du XIX^{ème}, qui n'arrivaient pas au niveau de qualité des variétés dites traditionnelles. Malgré cela, l'effort

d'amélioration génétique a été poursuivi, entre autres, en Allemagne et en Hongrie, et a donné lieu à des variétés résistantes qui sont plantées de façon quasi anecdotique en différents endroits d'Europe. Ainsi, en 2004, la variété Regent était plantée en Allemagne sur une surface de 2000 ha, et en 2001, la variété Bianca était plantée en Hongrie sur 880 ha et en Russie sur 2000 ha ("Vitis International Variety Catalogue"). La faible pression de sélection liée à l'utilisation très limitée de variétés résistantes peut donc laisser penser que le risque de contournement de la résistance de la vigne au mildiou en Europe est plutôt faible. En réalité, la mise en évidence d'un isolat contournant la résistance issue de la variété Bianca démontre, au contraire, que ce risque est bien présent.

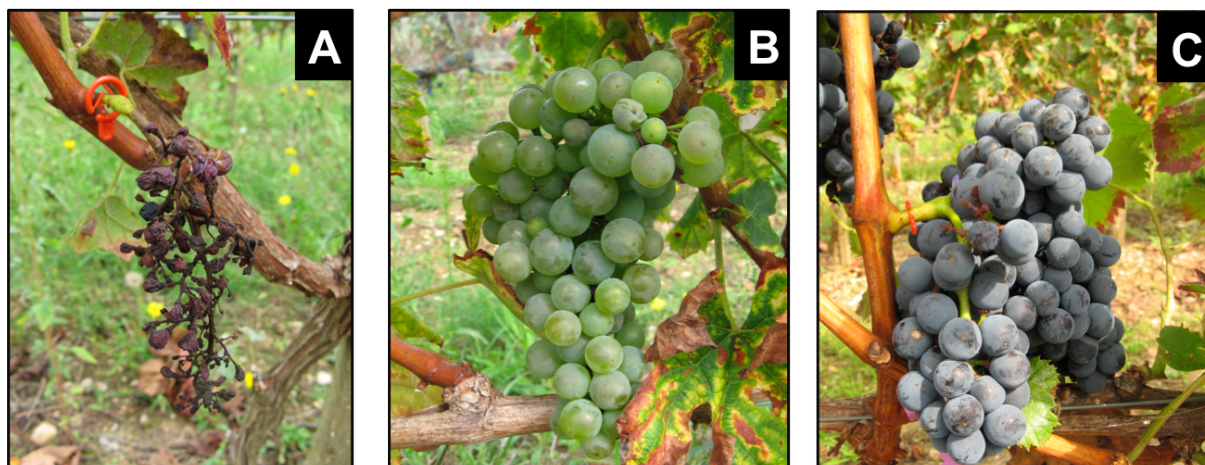


Figure 1. Etat sanitaire comparé des grappes de la variété Merlot (A) et de deux sélections résistantes au mildiou (B, C) sans protection phytosanitaire.

Un projet de recherche visant la création de variétés de vigne avec une résistance durable

Avec l'objectif de favoriser une viticulture durable, l'INRA s'est engagé en 2000 dans un projet de sélection visant à créer, dans un terme de 15 ans, une gamme de 6 à 8 variétés rouges et blanches, sans défaut de flaveur, adaptées aux trois ensembles viticoles français et cumulant deux à trois sources de résistance au mildiou et à l'oïdium. Avant tout, ce programme a pour objectif de créer des variétés à résistances durables, la notion de durabilité étant d'autant plus importante qu'une parcelle de vigne est en général destinée à être plantée pour au moins trente ans.

Dans le cadre de ce programme d'amélioration, les UMR 1131 (SVQV, Colmar) et UMR 1065 (SAVE, Bordeaux) mènent un projet de recherche en collaboration qui a pour objet de produire les ressources et les connaissances nécessaires pour réduire les risques de contournement des nouvelles variétés de vigne, et ainsi optimiser leur durabilité. Nous travaillons conjointement sur cinq axes de recherches principaux qui s'alimentent mutuellement et qui, chacun à leur niveau, contribuent à produire les connaissances indispensables à la gestion durable des résistances de la vigne. Ces cinq thématiques concernent :

1. L'inventaire de sources de résistance au mildiou de la vigne et l'analyse du déterminisme génétique de la résistance ;
2. L'étude de la diversité et de la structure génétique des populations de *P. viticola* ;
3. L'analyse du spectre d'action des résistances et le suivi de l'évolution des populations de *P. viticola* face à ces résistances ;
4. L'identification et caractérisation de gènes d'aviorulence de *P. viticola* ;
5. La mise au point de systèmes de culture adaptés aux variétés résistantes.

C'est donc en combinant la génomique (vigne et pathogène), la biologie cellulaire, la génétique, l'épidémiologie que ce programme aborde la question de la gestion durable des résistances de la vigne au mildiou.

1. Inventaire de sources de résistance au mildiou de la vigne et analyse du déterminisme génétique de la résistance.

Comme on l'a vu ci-dessus, la création de variétés à résistance durable passe par la combinaison de plusieurs gènes de résistance, appelée pyramidage, ce qui nécessite la disponibilité d'un nombre important de ces gènes. C'est pourquoi nous nous intéressons à inventorier les sources de résistance au mildiou et à analyser le déterminisme génétique de la résistance qu'elles confèrent.

L'évaluation pour la résistance au mildiou d'accessions d'espèces de *Vitis* et de genres apparentés, tant d'origine asiatique qu'américaine, a permis la mise en évidence d'un grand nombre de sources de résistance dans les espèces de *Vitis* d'origines américaines (*Muscadinia rotundifolia*, *Vitis riparia*, *Vitis labrusca*, *Vitis rupestris*, *Vitis aestivalis*, *Vitis monticola*) et asiatiques (*Vitis amurensis*, *Vitis coignetiae*) plus ou moins apparentées à la vigne cultivée européenne (*Vitis vinifera*).

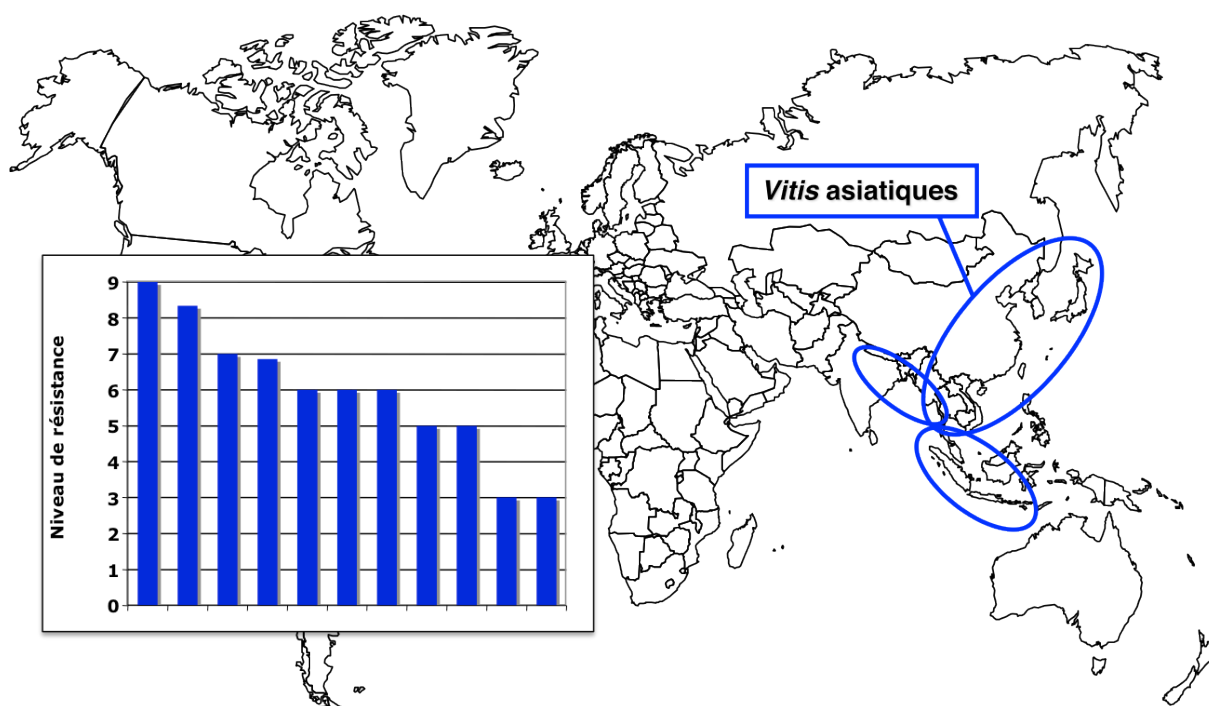


Figure 2. Inventaire des sources de résistance. Analyse de la résistance au mildiou sur des espèces de vigne asiatiques. Chaque barre du graphique représente une espèce de vigne. Le niveau de résistance varie de 0 (très sensible) à 9 (très résistant).

L'étude du déterminisme génétique de la résistance permet de connaître le nombre de gènes impliqués dans la résistance pour chacune de ces sources. Ainsi, l'analyse des populations ségréantes dérivées de *M. rotundifolia* a permis d'identifier deux QTL, un premier sur le chromosome 12, expliquant 74 % de la variation phénotypique observée qui a été nommé *Rpv1* (Merdinoglu et al. 2003), et un deuxième, conférant une résistance totale et cartographié sur le chromosome 18, qui a été nommé *Rpv2* (Wiedemann-Merdinoglu et al. 2006). Par ailleurs, des résultats d'analyse cytologique indiquent que *Rpv1* et *Rpv2* ont des effets différents sur le développement du cycle infectieux de *P. viticola*. Le

clonage de *Rpv1* sera bientôt achevé, et tout indique qu'il s'agit un membre de la famille de gènes de résistance canoniques de type NBS-LRR. Parallèlement, l'analyse de populations dérivées de *Vitis riparia* a montré que 2 QTL localisés sur les chromosomes 9 et 12 sont impliqués dans cette résistance (Marguerit et al. 2009) ; l'étude d'une descendance d'autofécondation de *Vitis amurensis* a permis de montrer l'existence d'un QTL majeur situé sur le chromosome 14 expliquant 70% de la variation observée, qui a été nommé *Rpv8* (Blasi et al. 2011) ; une population dérivée de la variété Bianca a permis de montrer que la résistance de cette variété est conférée par un gène majeur localisé sur le chromosome 18 nommé *Rpv3* (Bellin et al. 2009) ; enfin, l'analyse d'une population dérivée de la variété Bronner a conduit à l'identification d'un QTL sur le chromosome 9 nommé *Rpv10* (résultats non publiés). La plupart de ces gènes sont cartographiés sur des régions riches en gènes de résistance canoniques du type NBS-LRR.

2. Diversité et structure génétique des populations de *P. viticola*

La connaissance de la structure génétique des populations d'un pathogène permet d'évaluer son potentiel évolutif, c'est à dire, sa capacité à s'adapter à de nouvelles contraintes sélectives comme la présence de gènes de résistance chez son hôte par exemple. Nous avons donc développé un programme pour étudier la structure génétique et la phylogéographie du mildiou de la vigne afin de mieux comprendre le fonctionnement des populations de ce pathogène : mode de reproduction, structuration géographique, flux de gènes, routes d'invasion. De nouveaux outils moléculaires ont été mis au point (marqueurs mitochondriaux, microsatellites, SNP) (Delmotte et al. 2006; Delmotte et al. 2011 ; Rouxel et al. 2012) qui ont permis de décrire la variabilité génétique du mildiou à plusieurs échelles spatiales (continent, vignoble, parcelle).

Dans un premier temps, l'analyse a porté sur la description de la structure génétique des populations de mildiou sur les *Vitis* sauvages et cultivées d'Amérique du Nord qui est le bassin d'origine du pathogène. Ces travaux, réalisés en collaboration avec Michigan State University (USA), ont montré que *P. viticola* constitue un complexe de plusieurs espèces cryptiques spécialisées sur leurs différentes plantes hôtes (Rouxel et al. 2013). Grâce à une approche de phylogéographie, nous avons également montré qu'une seule de ces espèces de *P. viticola* avait été introduite en Europe au XIX^{ème} siècle (1878). Les données mitochondriales et nucléaires indiquent une forte réduction de la variabilité génétique résultant d'un effet fondateur au moment de l'introduction en 1878 (Chen et al. 2007, Rouxel et al. 2012, Fontaine et al. 2013).

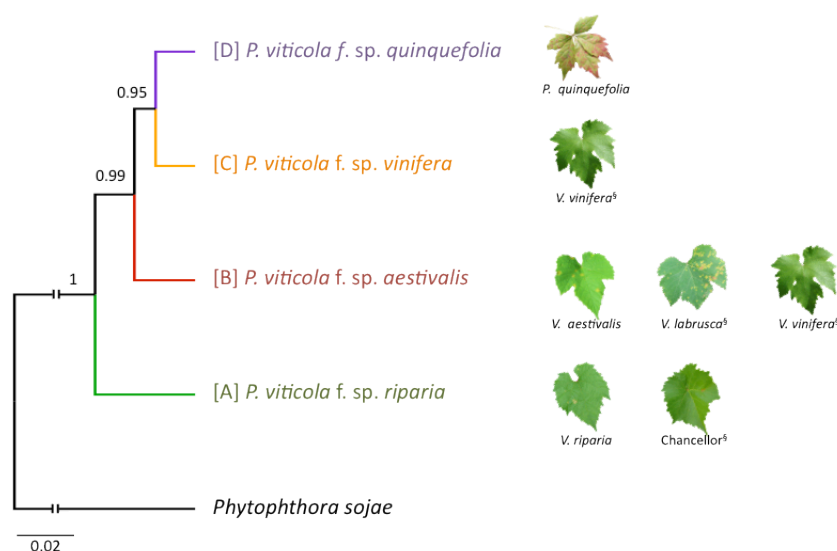


Figure 3. L'analyse phylogénétique des populations américaines de *Plasmopara viticola* révèle l'existence de quatre espèces cryptiques de mildiou de la vigne spécialisées sur les *Vitis* sauvages et cultivés (d'après Rouxel et al. 2013).

Parallèlement, nous avons analysé la structure génétique du mildiou à l'échelle européenne à partir du génotypage de plus de 1000 individus collectés dans les principaux vignobles. Cette analyse a permis de souligner l'importance de la reproduction sexuée dans les populations du pathogène. Elle révèle également l'existence de deux clusters génétiques, l'un en Europe de l'ouest l'autre en Europe de l'est. Ce pattern indique que l'invasion du mildiou est probablement le résultat d'une introduction initiale à l'ouest (première description à Bordeaux en 1878) suivi par un transport rapide du pathogène (saut de puce) vers les vignobles d'Europe de l'est (Fontaine et al. 2013). Enfin, à l'échelle de la parcelle, l'évaluation de la contribution de la reproduction sexuée et asexuée aux épidémies a montré que l'inoculum primaire (sexuée) joue un rôle primordial dans la dynamique de cette maladie.

L'ensemble de ces résultats laissent penser que les capacités d'adaptation du mildiou aux résistances de la vigne seront importantes : le haut potentiel évolutif du mildiou de la vigne est par ailleurs attestée par la vitesse à laquelle ce pathogène a déjà répondu à la pression exercée par les fongicides en développant des résistances à presque toutes les molécules utilisées (Chen et al. 2007 ; Delmotte et al 2011). Du reste, la découverte de sous-espèces cryptiques de mildiou aux Etats-Unis et d'un goulet d'étranglement lié à l'introduction récente du pathogène en Europe revêt une importance capitale au regard des recherches concernant la durabilité des résistances. Elle pose notamment la question des conséquences liées à d'éventuelles nouvelles introductions du pathogène en Europe.

3. Analyse du spectre d'action des résistances et suivi de l'évolution des populations face aux résistances de la vigne

Le contournement d'une résistance par un pathogène peut entraîner des coûts sur les traits de vie de ce dernier. En effet, le contournement peut avoir des conséquences importantes sur l'agressivité et la viabilité du pathogène au point d'être si affaibli que le contournement de la résistance ne se traduit pas en une expression importante de la maladie. Il est donc important de connaître les traits de vie des éventuels isolats contournants, et pour ce faire il faut d'abord les identifier.

Une première approche consiste à évaluer l'efficacité des différents gènes de résistance identifiés, c'est à dire, évaluer leur spectre d'action en conditions de laboratoire. Pour ce faire, nous utilisons une gamme d'isolats de mildiou représentatifs de la variabilité génétique et phénotypique existante en Europe. Cette démarche nous permet d'identifier l'éventuelle préexistence d'isolats qui ne sont pas contrôlés par le gène de résistance.

Cette approche nécessite néanmoins d'être complétée pour un suivi plus ciblé de l'évolution des populations de mildiou en réponse à l'utilisation des résistances au vignoble. Une seconde approche consiste donc à constituer une collection d'isolats issue directement des variétés déjà plantées. Ces isolats sont par la suite évalués en conditions contrôlées pour leur virulence (capacité à contourner un gène de résistance) et leur agressivité (dimension quantitative du pouvoir pathogène) à la fois sur leur plante d'origine mais également sur des hôtes sensibles. Cette approche permet ainsi de tester l'hypothèse d'un coût de la virulence et d'une modification des traits d'histoire de vie des populations en réponse à l'utilisation de la résistance variétale.

Cette stratégie a été utilisée avec succès pour la description du contournement du gène *Rpv3* présent dans la variété Bianca : nous avons montré qu'un isolat de mildiou récolté sur de la variété Bianca (Lednice, République Tchèque) contournait spécifiquement *Rpv3*, sans effet sur l'agressivité (Peressotti et al. 2010). De la même façon, nous avons mis en évidence des isolats contournant la variété Regent dans différentes régions d'Europe (Bordeaux, Vallée du Rhin, Hongrie). Il s'agit donc probablement de trois événements indépendants de contournement de la résistance. Ces isolats virulents semblent en outre plus agressifs que les isolats dits « avirulents » lorsqu'ils sont évalués sur une variété sensible. Finalement, des données sur le pedigree de Regent et Bianca, la localisation sur le génome de leurs facteurs de résistance ainsi que des résultats récents obtenus dans nos laboratoires, nous amènent à penser que les deux variétés sont porteuses du même gène de résistance (*Rpv3*). Concernant le gène *Rpv1*, des prélèvements d'isolats ont été réalisés sur des hybrides portant ce gène à l'aide d'un réseau

de dispositifs expérimentaux impliquant des chambres d'agriculture (Chambres d'Agriculture du Gard et Vaucluse), des comités interprofessionnels (BNIC) et des domaines expérimentaux de l'INRA (Pech Rouge, Bordeaux, Colmar). A ce jour, nous n'avons pas trouvé d'isolats contournant la résistance.

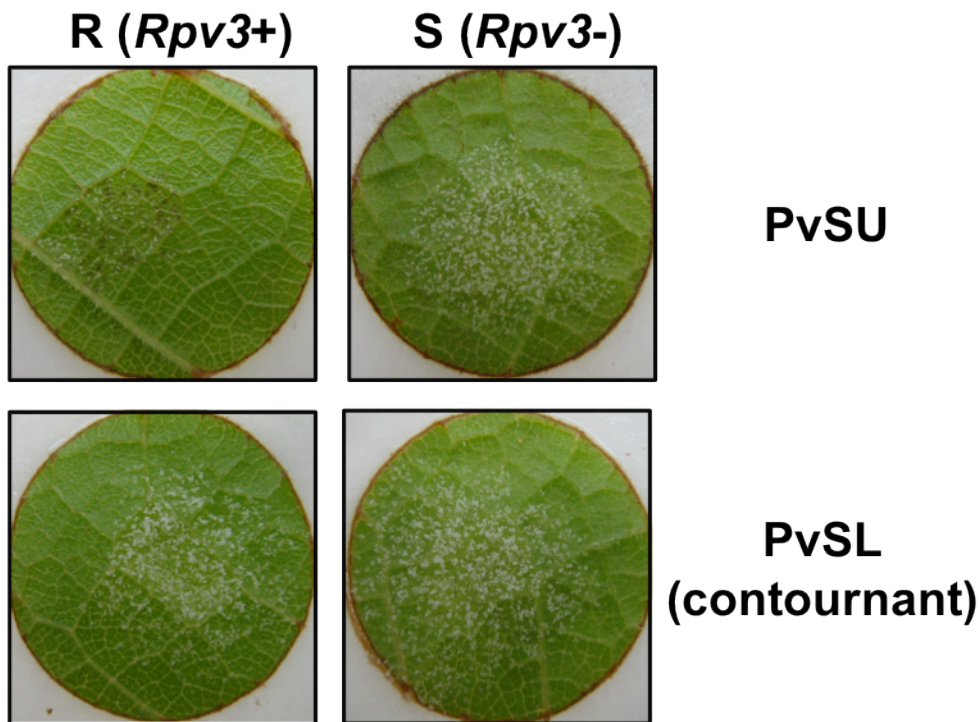


Figure 4. Identification d'un isolat de mildiou contournant le gène de résistance *Rpv3*. L'isolat PvSL ne cause pas des nécroses et il se développe aussi bien sur plantes portant *Rpv3* (gauche) que sur plantes sensibles (droite).

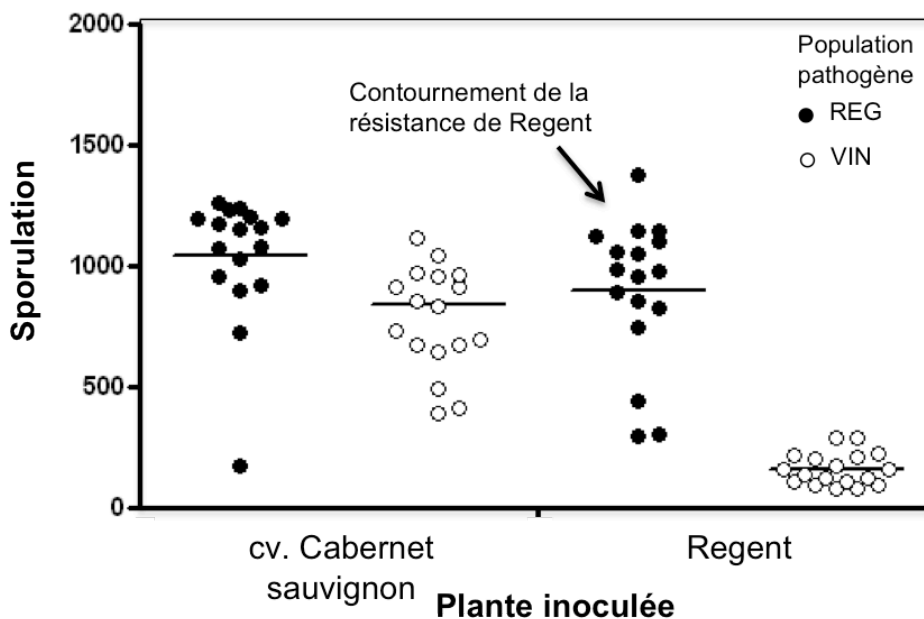


Figure 5. Mise en évidence du contournement de la variété Regent. Deux populations de mildiou de la vigne, l'une collectée sur *V. vinifera* (VIN), l'autre sur la variété résistante Regent (REG), sont inocuées en conditions contrôlées sur Cabernet sauvignon et sur Regent. Les données de sporulation montrent que la résistance de la variété Regent est contournée par la majorité des isolats de la population REG.

4. Identification et caractérisation de gènes Avr chez le mildiou de la vigne

La plupart des gènes de résistance de la vigne au mildiou que nous avons identifiés se situent sur des régions du génome riches en gènes de résistance canoniques du type NBS-LRR. Les produits de ces gènes de résistance reconnaissent des molécules du pathogène, nommées protéines d'avirulence et activent des réponses conduisant à la défense. La connaissance des gènes d'avirulence (Avr) de *P. viticola* correspondant aux gènes de résistance des *Vitaceae* est donc importante tant pour accélérer la sélection que pour choisir les combinaisons les plus complémentaires dans une stratégie de pyramidage. Ainsi, l'analyse de la variabilité de ces gènes sur des populations de pathogène permet de prédire le potentiel évolutif du pathogène et constitue donc une connaissance nécessaire pour définir des stratégies de déploiement efficace des gènes de résistance.

Les gènes d'avirulence chez les Oomycètes appartiennent à la famille des effecteurs RXLR, qui sont de petites protéines secrétées. Ces caractéristiques permettent de rechercher des gènes Avr avec une stratégie de gène candidat basée sur des données de séquence. Nous avons créé une banque d'ADNc issue de spores germées à partir de laquelle 1600 EST ont été séquencés, permettant de définir 563 unigènes. L'analyse a montré la présence de plusieurs séquences codant pour des protéines potentiellement secrétées, dont deux de type RXLR, validant l'utilisation de ce type de matériel pour la recherche d'effecteurs et de gènes d'avirulence potentiels (Mestre et al. 2012). L'analyse des séquences de cette banque d'ADNc a aussi permis le développement de marqueurs de type SNP pour les gènes de l'actine et la tubuline.

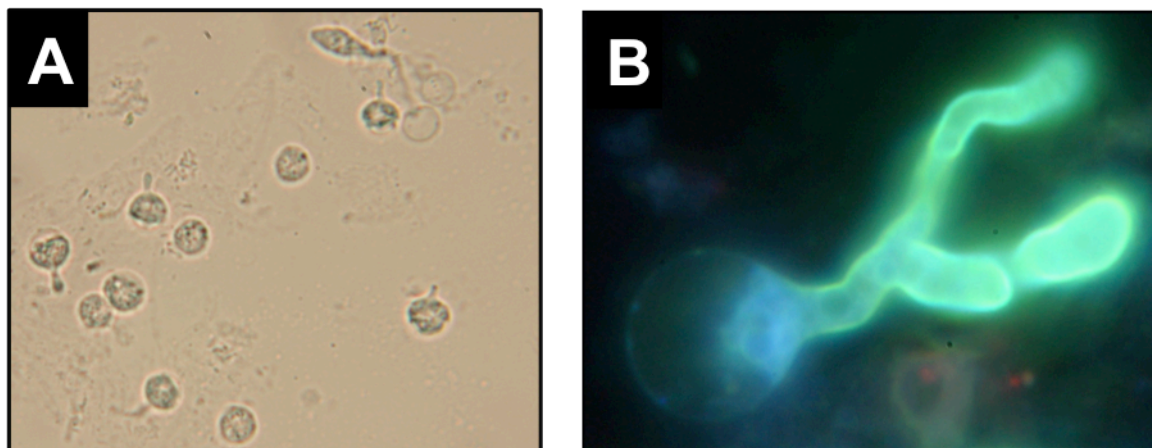


Figure 6. (A) Spores germées de *Plasmopara viticola*, matériel utilisé pour la construction d'une banque d'ADNc. (B) Détail d'une spore germée colorée avec Bleu d'aniline, montrant le tube germinatif en vert fluorescent.

5. Vers de nouveaux systèmes de cultures utilisant les variétés résistantes

La viticulture française est actuellement basée sur la culture de cépages de *Vitis vinifera* qui sont totalement sensibles au mildiou. L'introduction de variétés résistantes dans les itinéraires techniques nécessite donc de repenser en profondeur le système de culture afin :

- d'assurer une production compatible aux exigences de qualité ;
- d'adapter la conduite de la vigne aux caractéristiques des nouvelles variétés ;
- de prendre en compte la nécessité de préserver la durabilité de ces résistances.

Dans ce contexte, deux volets principaux ont été identifiés comme nécessitant des investigations approfondies :

- A. Mieux comprendre les composantes de l'efficacité des gènes de résistances partielles sur la dynamique des épidémies de mildiou au vignoble

L'efficacité des résistances peut varier selon le type et l'âge des organes. Ainsi, nos résultats ont montré que pour une même variété, l'efficacité des résistances pouvait être différente sur les feuilles et sur les grappes. Nos travaux montrent également que les tests de résistance menés au laboratoire permettent de prédire convenablement l'efficacité des résistances au vignoble (Calonnec et al. 2012).

Par ailleurs, le développement de la vigne affecte directement la dynamique de l'agent pathogène. Il s'agit soit d'effets directs liés à la synchronisation entre l'initiation des épidémies et le stade de développement des organes cibles de la plante, ou bien d'effets indirects de l'architecture de la plante sur le microclimat. La sensibilité des pathogènes à la résistance ontogénique des plantes les rend particulièrement vulnérables aux modifications engendrées au cours du développement de la plante. L'objectif est donc ici d'identifier les composantes architecturales et phénologiques de la plante et le système de conduite permettant de compléter l'action partielle des gènes de résistance pour contrôler les épidémies de mildiou.

B Construire et évaluer des stratégies d'utilisation des variétés résistantes

Les stratégies d'accompagnement doivent répondre au double objectif de (i) compléter l'efficacité des résistances afin de garantir une production compatible aux exigences de qualité, et (ii) limiter le risque de sélection de populations de mildiou adaptées à ces variétés. Plusieurs leviers peuvent être combinés afin de répondre à ces objectifs :

- la mise en place de systèmes de conduite de la vigne permettant de maximiser l'efficacité des résistances ;
- la mise en œuvre de méthodes visant à limiter l'inoculum issu de la reproduction sexuée du pathogène ;
- l'utilisation de molécules entraînant une élicitation des défenses des plantes ;
- l'utilisation ciblée et réduite de fongicides.

Dans le but d'évaluer le potentiel de ces différentes méthodes, des dispositifs sont actuellement en cours d'implantation. A l'INRA de Bordeaux (La Grande Ferrade), un dispositif de longue durée d'une superficie de 2 ha a été planté en 2011 (ResIntBio). Il va permettre de comparer les performances de trois systèmes de culture « bas-intrant » dont un basé sur une variété combinant deux résistances partielles au mildiou (Rpv1/Regent).

Conclusions et perspectives

Notre programme conjoint de recherche a d'ores et déjà apporté de premières indications sur les risques de contournement de la résistance de la vigne au mildiou. Ainsi, malgré l'implantation récente de variétés résistantes sur des surfaces relativement limitées, nos résultats montrent clairement que les populations de mildiou sont capables de s'adapter et de contourner la résistance, comme observé dans le cas des variétés de type monogénique Bianca et Regent. Ces résultats montrent donc que, malgré la réduction de variabilité génétique des populations de mildiou en Europe liée à leur introduction à partir des Etats-Unis, ces risques de contournements sont à prendre en considération dans la construction des schémas de sélection des nouvelles variétés de vigne.

Ceci conforte la stratégie de création variétale par pyramidage de gènes de résistance et nous encourage à poursuivre les différents volets de notre programme de recherche. Ce processus de sélection doit également s'accompagner d'une réflexion sur les nouveaux systèmes culturaux pour valoriser ces variétés. Les expérimentations en cours à l'INRA permettront de mettre au point de nouveaux itinéraires techniques visant une gestion durable de ces résistances.

Références bibliographiques

- Bellin D, Peressotti E, Merdinoglu D, Wiedemann-Merdinoglu S, Adam-Blondon A-F, Cipriani G, Morgante M, Testolin R, Di Gaspero G, 2009 Resistance to *Plasmopara viticola* in grapevine "Bianca" is controlled by a major dominant gene causing localised necrosis at the infection site. *Theoretical and Applied Genetics* 120: 163–176.
- Blasi P, Blanc S, Wiedemann-Merdinoglu S, Prado E, Ruhl E, Mestre P, Merdinoglu D, 2011 Construction of a reference linkage map of *Vitis amurensis* and genetic mapping of Rpv8, a locus conferring resistance to grapevine downy mildew. *Theoretical and Applied Genetics* 123: 43–53.
- Calonnec A, Wiedemann-Merdinoglu S, Deliere L, Cartolaro P, Schneider C, Delmotte F, 2012 The reliability of leaf bioassays for predicting disease resistance on fruit A case study on grapevine resistance to downy and powdery mildew. *Plant Pathology*, sous presse.
- Chen W, Delmotte F, Richard-Cervera S, Douence L, Greif C, Corio-Costet M, 2007 At least two origins of fungicide resistance in grapevine downy mildew Populations. *Appl Environ Microbiol* 73: 5162–5172.
- Delmotte F, Chen WJ, Richard-Cervera S, Greif C, Papura D, Giresse X, Mondor-Genson G, Corio-Costet MF, 2006 Microsatellite DNA markers for *Plasmopara viticola*, the causal agent of downy mildew of grapes. *Mol Ecol Notes* 6: 379–381.
- Delmotte F, Machefer V, Giresse X, Richard-Cervera S, Latorse MP, Beffa R, 2011 Characterization of Single-Nucleotide-Polymorphism Markers for *Plasmopara viticola*, the Causal Agent of Grapevine Downy Mildew. *Applied and Environmental Microbiology* 77: 7861–7863.
- Fontaine MC, Austerlitz F, Giraud T, Labbé F, Papura D, Richard-Cervera S, Delmotte F, 2013 Genetic signature of a range expansion and leap-frog event after the recent invasion of Europe by the grapevine downy mildew pathogen *Plasmopara viticola*, *Molecular Ecology*, sous presse.
- Marguerit E, Boury C, Manicki A, Donnart M, Butterlin G, Nemorin A, Wiedemann-Merdinoglu S, Merdinoglu D, Ollat N, Decroocq S, 2009 Genetic dissection of sex determinism, inflorescence morphology and downy mildew resistance in grapevine. *Theoretical and Applied Genetics* 118: 1261–1278.
- Merdinoglu D, Wiedemann-Merdinoglu S, Coste P, Dumas V, Haetty S, Butterlin G, Greif C, 2003 Genetic analysis of downy mildew resistance derived from *Muscadinia rotundifolia*. *Acta Horticulturae* 603: 451–456.
- Mestre P, Piron M-C, Merdinoglu D, 2012 Identification of effector genes from the phytopathogenic Oomycete *Plasmopara viticola* through the analysis of gene expression in germinated zoospores. *Fungal Biology* 116: 825–835.
- Peressotti E, Wiedemann-Merdinoglu S, Delmotte F, Bellin D, Di Gaspero G, Testolin R, Merdinoglu D, Mestre P, 2010 Breakdown of resistance to grapevine downy mildew upon limited deployment of a resistant variety. *BMC Plant Biology* 10: 147.
- Rouxel M, Mestre P, Comont G, Lehman BL, Schilder A, Delmotte F, 2013 Phylogenetic and experimental evidence for host-specialized cryptic species in a biotrophic oomycete. *New Phytologist* 197: 251–263.
- Rouxel M, Papura D, Nogueira M, Machefer V, Dezette D, Richard-Cervera S, Carrere S, Mestre P, Delmotte F, 2012 Microsatellite Markers for Characterization of Native and Introduced Populations of *Plasmopara viticola*, the Causal Agent of Grapevine Downy Mildew. *Applied and Environmental Microbiology* 78: 6337–6340.
- Vitis International Variety Catalogue, <http://www.vivc.de>
- Wiedemann-Merdinoglu S, Prado E, Coste P, Dumas V, Butterlin G, Bouquet A, Merdinoglu D, 2006 Genetic analysis of resistance to downy mildew from *Muscadinia rotundifolia*. *9th International Conference on Grape Genetics and Breeding*, Udine, Italy, July 2-6.