



HAL
open science

Etude des facteurs environnementaux et techniques favorisant l'expression des symptômes des maladies du bois de la vigne (Esca et Black Dead Arm), dans le vignoble bordelais

Hélène Marrou

► **To cite this version:**

Hélène Marrou. Etude des facteurs environnementaux et techniques favorisant l'expression des symptômes des maladies du bois de la vigne (Esca et Black Dead Arm), dans le vignoble bordelais. Sciences du Vivant [q-bio]. 2009. hal-02819885

HAL Id: hal-02819885

<https://hal.inrae.fr/hal-02819885>

Submitted on 6 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

CONFIDENTIEL

MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES
Pour l'obtention du :
DIPLÔME D'INGÉNIEUR D'AGROPARISTECH
Cursus ingénieur agronome
et du **DIPLÔME D'AGRONOMIE APPROFONDIE**

spécialisation : Productions Végétales Durables

Etude des facteurs environnementaux et techniques favorisant l'expression des symptômes des maladies du bois de la vigne (Esca et Black Dead Arm), dans le vignoble bordelais.

par
Hélène MARROU

Année de soutenance : 2009

Organisme d'accueil : **INSTITUT FRANÇAIS DE LA VIGNE ET DU VIN (IFV)**
INRA, UMR Ecophysiologie et Génétique Fonctionnelle de la Vigne

MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES
Pour l'obtention du :
DIPLÔME D'INGÉNIEUR D'AGROPARISTECH
Cursus ingénieur agronome
et du **DIPLÔME D'AGRONOMIE APPROFONDIE**

spécialisation : **Productions Végétales Durables**

Etude des facteurs environnementaux et techniques favorisant l'expression des symptômes des maladies du bois de la vigne (Esca et Black Dead Arm), dans le vignoble bordelais.

par
Hélène MARROU

Mémoire préparé sous la direction de :
Jacques WERY

Organisme d'accueil :
IFV Bordeaux Aquitaine
INRA UMR EGFV

Présenté le : **25/09/2009**

devant le Jury :

- **Aurélié METAY**
- **Eric LEBON**

Maître de Stage : **Thierry COULON**

Remerciements

Je remercie sincèrement Thierry Coulon, Directeur de l'Institut Français de la Vigne et du Vin (IFC), Charentes - Aquitaine, qui m'a confié cette étude, ainsi que l'ensemble du comité de pilotage qui m'a encadré : Agnès Destrac Irvine et Jean-Pascal Goutouly, Philippe Larignon, Lucia Guérin, et Jacques Wéry. J'associe à mes remerciements Denis Thierry, directeur de l'unité « Santé Végétale » (INRA, Bordeaux), pour sa contribution au bon déroulement de ce stage.

Mes remerciements vont tout particulièrement à Agnès et Jean-Pascal qui m'ont accompagnés au quotidien. Merci pour votre grande disponibilité et vos multiples enseignements, mais aussi pour les bons moments passés ensemble, les fous rires et les discussions animées !

Agnès, partager ton bureau pendant ces quelques mois a été un vrai plaisir, quelque soit la température qui y régnait ! Merci pour ton dynamisme et ta réactivité qui ont rythmé ce stage depuis le premier jour jusqu'à la dernière relecture.

Jean-Pascal, « Maître Vigueur », contre les maladies du bois, le combat, ensemble nous avons mené ! Merci de m'avoir fait partager ta culture encyclopédique, bien au delà de la viticulture, des courants cosmo telluriques aux événements historiques, et de l'astrologie à l'origami.

Je tiens également à exprimer ma reconnaissance envers tous ceux que j'ai sollicité, souvent dans l'urgence, au cours de ce stage. Sans leur aide, je n'aurais jamais pu mener à bien ce projet. Merci à

- ∞ Benjamin Bois pour avoir réalisé l'interpolation des données météorologiques en temps record en cette période de congés, et avoir toujours répondu à mes mails interrogatifs
- ∞ Zoran Cerovic, « père du Multiplex » pour nous avoir gracieusement fait bénéficier de son expertise sur cette technique
- ∞ Liliane Bel pour son aide et ses conseils précieux en statistiques spatiales
- ∞ Nicolas Aveline et Alice Riffard pour nous avoir prêté le Multiplex malgré leur programme de mesures serré,
- ∞ Jean-Marc Armand et la société Demeter pour nous avoir fourni les données météorologiques sans lesquelles ce travail aurait été impossible.

Enfin, j'adresse mes remerciements à l'ensemble des membres de l'UMR EGFV, aux stagiaires et doctorants d'ici et d'ailleurs de passage dans l'unité, et à mes voisins de bureau, doctorants au GESVAB pour leur gentillesse, leur humour, et leur soutien au quotidien.

Je rends un hommage ému aux nombreux ordinateurs qui ont peiné par ma faute sous le poids des fichiers Excel de 100Mo et des scripts R générant 22 fenêtres graphiques, ainsi qu'à ceux qui ont succombé au rude combat contre les maladies du bois : un disque dur, une carte mère, un câble de Multiplex.

Sommaire

CHAPITRE 1	8
I Les maladies du bois de la vigne : des maladies de dépérissement encore mal comprises...	8
A Des maladies observées dans les vignobles de France et du monde	8
B Des conséquences graves pour le vignoble français	8
C Une inquiétude croissante du fait de l'absence de traitement efficace	8
II Les agents pathogènes : un cortège de champignons qui dégradent le bois du cep	9
A Les champignons de l'Esca et les nécroses associées	9
B Les champignons du BDA et les nécroses associées	9
C Une identification longue et soumise à controverse	10
III Les symptômes foliaires : des manifestations extrêmement variables	11
A Deux catégories de symptômes foliaires	11
1 Forme lente : décolorations et dessèchements	11
2 Forme foudroyante ou apoplexie	11
B Relation entre nécroses du bois et symptômes foliaires	11
1 Un lien entre nécroses du bois et symptômes foliaires qui reste à démontrer	11
2 Hypothèses sur l'origine des décolorations foliaires	12
3 Apoplexie	13
C Une extrême variabilité d'expression encore majoritairement non expliquée	14
1 Notions « d'Esca silencieux » et « d'Esca explicite »	14
2 Facteurs éventuellement impliqués dans l'expression des symptômes	14
IV Quelques éléments de physiologie de la vigne : comprendre les voies physiologiques sollicitées par les facteurs favorisant	13
A Les mécanismes de défense de la vigne	13
1 Le CODIT : des barrières physiques pour limiter la progression des champignons dans le xylème ?	13
2 Les molécules impliquées dans la réponse de la vigne aux agressions de pathogènes	14
B Relation entre vigueur et défenses de la vigne	15
1 Le concept de vigueur : une réponse physiologique de la vigne à la présence/absence de contrainte du milieu	18
2 Vigueur et défense : deux processus en compétition pour le carbone	15
V Contribution du stage à la progression du travail sur les maladies bois	18
A Problématique et limites de la présente étude	18
B Cadre institutionnel du stage	18
CHAPITRE II	20
I Introduction	20
II Matériel et méthode	21
A Matériel végétal et localisation du réseau de parcelles	21
B Nature et source des données mobilisées	22
1 Données sanitaires	22
2 Données pédoclimatiques et écophysologiques	22
C Construction de variables	23
1 Pré-traitement des données sanitaires	23
2 Construction de variables pédoclimatiques et écophysologiques à l'échelle de l'année et de la parcelle	25
D Méthodologie statistique	26
1 Exploration de la variabilité des variables construites selon les deux dimensions de l'étude	26

2	Recherche de liaisons entre état sanitaire, facteurs du milieu, et état physiologique par une approche classification – confrontation	27
III	Résultats	29
A	Etat sanitaire du réseau INRA 33	29
B	Caractérisation climatique des années	29
C	Classification des parcelles selon leurs caractéristiques pédoclimatiques et leur fonctionnement ‘écophysologique’ ou sanitaire au cours de la période d’étude	30
1	Justification de l’utilisation de variables annualisées	30
2	Classification des parcelles selon 5 types de critères.....	30
D	Comparaison et co-évolution des classifications	32
E	Approfondissement : modèle linéaire de prédiction des variables sanitaires à partir des variables climatiques et des indicateurs de stress hydrique intégrés sur 100°Cj	32
IV	Discussion :	33
A	Impact du régime hydrique moyen annuel sur le niveau d’expression de la parcelle	33
B	Ciblage de la phase sensible du cycle	34
C	Interaction climat - historique - état sanitaire	35
V	Conclusion	35
CHAPITRE III		37
I	Compléments d’analyse : du réseau de parcelles à l’échelle intra parcellaire	37
A	Introduction : de l’intérêt du changement d’échelle	37
1	Rappel des résultats de l’analyse macroscopique :	37
2	Questionnement pour l’étude intra parcellaire.....	37
B	Matériel et Méthodes	38
1	Spatialisation de l’analyse	38
2	Des outils de terrains modernes pour l’acquisition de données à haut débit.....	38
3	Les outils de l’analyse spatiale : Modélisation et statistique	39
C	Résultats et discussion	41
1	Conservation de l’hétérogénéité sanitaire au sein de la parcelle.....	41
2	Effet des facteurs internes à la plantes : abondance des composés phénoliques.....	44
D	Conclusion : les apports de l’analyse intra parcellaire	45
II	Perspectives de recherche et approfondissements	45
A	Des pistes à explorer plus en détail	45
1	Vérification des relations entre pédoclimat et expression de symptômes sur d’autres parcelles	45
2	Généralisation de l’étude intra parcellaire des relation entre sol et état sanitaire	46
3	Approfondissent du rôle de l’équipement défensif de la vigne dans l’expression des symptômes.....	46
4	Comprendre les relations hôte - pathogène.....	46
III	Les réponses proposées à la profession viticole	47
A	Synthèse sous forme de schéma d’expert : prototype d’OAD ?	47
1	Structure du modèle.....	48
2	Exemples de déclinaison du modèle.....	49
B	Préconisations pratiques pour réduire l’impact des maladies du bois au vignoble	49
1	Retarder l’entrée du complexe de pathogènes	50
2	Maîtriser la vigueur	50
3	Stimuler les défenses de la plante	50
CONCLUSION		51
REFERENCES		52

Index des figures

CHAPITRE I.

Fig.I. 1 : Processus de formation des nécroses du bois par les champignons responsables de L'Esca. Source : Schéma – Jousse, 2006 ; Photographies - Marchi et al., 2006, I. Pascoe, CRVC, Australie

Fig.I. 2 : Symptômes foliaires (décolorations) de l'Esca et du BDA (source : Marchi et al., 2006)

Fig.I. 3 : Symptômes foliaires de type apoplexie (source : Larignon, 2001)

Fig.I. 4 : Circulation de la sève dans le xylème : fonctionnement en réseau intégré ou différencié

Fig.I. 5: Modèle de compartimentation de Shigo et Max (1977). Source : Jousse, 2006 ; Shigo et Max (1977)

Fig.I. 6: Modèle hiérarchique de régulation du métabolisme secondaire (Source : Koricheva et al., 1998)

Fig.I. 7: Modèle de Protein Competition (PCM). Source : Jones et Hartley, 1999

Fig.I. 8: Organigramme synthétisant le cadre institutionnel de la recherche sur les maladies du bois

Tableau I. 1: Facteurs du milieu influençant l'équilibre entre vigueur et synthèse de composés phénoliques ; D'après Estiarte et al. (1999) ; Koricheva et al. (1998).

CHAPITRE II

Fig.II. 1 : Carte du réseau INRA 33

Fig.II. 2: Evolution de la note d'un cep au cours du temps. Paliers de non-retour

Fig.II. 3 : Box plot description de l'état sanitaire du réseau

Fig.II. 4: ACP de caractérisation des années climatiques représentation des individus(a) et cercle des corrélations (b) (représentation des variables)

Fig.II. 5 : ACP et classification correspondante sur les variables sanitaires

Fig.II. 6: Evolution des coefficients de corrélation entre les variables sanitaires et les variables du climat intégrées sur 100°Cj, au cours du cycle

Fig.II. 7 : ACP et classification correspondante sur les variables climatiques

Fig.II. 8 : Evolution des coefficients de corrélation entre les variables sanitaires et les indicateurs de stress intégrés sur 100°Cj, au cours du cycle

Fig.II. 9 : ACP et classification correspondante sur les indicateurs de stress

Fig.II. 10 : coefficients de corrélation entre indicateurs de biomasse mesurés et calculés

Fig.II. 11 : ACP et classification correspondante sur les indicateurs de vigueur

Fig.II. 12 : ACP et classification correspondante sur les variables du sol

Fig.II. 13 : Représentation des modalités de classification dans le plan de l'AFCM

Fig.II. 14 : Classification des modalités selon leurs coordonnées dans le plan de l'AFCM

Fig.II. 15 : Classification des parcelles selon leurs coordonnées dans le plan de l'AFCM

Fig.II. 16 : représentation de la dispersion des choix de modalité liées à une même parcelle, dans le plan de l'AFCM, (composantes réduites pour les parcelles)

Fig.II. 17 : régressions linéaires entre NStot et NBjP intégré sur 100°Cj.

Fig.II. 18 : régressions linéaires entre NStot et SomP intégrée sur 100°Cj.

Fig.II. 19 : régressions linéaires entre NStot et Tmoy intégrée sur 100°Cj.

Fig.II. 20 : régressions polynomiales entre X.cumul et NBjP intégré sur 100°Cj.

Fig.II. 21 : régressions linéaires entre NStot et ISv intégré sur 100°Cj.

Fig.II. 22 : régressions linéaires entre les variables NSvx et X. cumul et les variables climatiques ou indicateurs de stress hydrique intégrés sur 100°Cj.

Fig.II. 23 : régression linéaire entre NStot et la pente de la réponse de NStot à NbjP

Tableau II. 1: Tableau de correspondance note - symptômes échelle cep

Tableau II. 2: Table de conversion note bras morts

Tableau II. 3 : table d'ANOVA. Effet des des facteurs Année et Parcelles sur les variables climatiques DD, DF, DV, DM, SomP_DF, SomP_FV, SOMP_VM

Tableau II. 4 : Effectifs croisés sur les classifications parcelles et modalités issues de l'AFCM

Tableau II. 5 : tableau de synthèse de l'AFCM

CHAPITRE III

Fig. III. 1: Source de variabilité de l'expression des maladies du bois à différentes échelles spatiales emboîtées

Fig. III. 2: Changement de référentiel pour la superposition de cartes.

Fig. III. 3 : Cartes de densité de la population de ceps exprimant des symptômes ou considérés comme historiques, pour chaque année entre 2004 et 2008. Cas de la parcelle Canère. Se reporter à l'Annexe VII pour visualiser les cartes des autres parcelles du réseau.

Fig. III. 5 : Histogrammes de répartition des ceps Nbasup1 et des ceps n'exprimant jamais au sein des 3 zones de résistivité pour les 7 parcelles traitées par la méthode Géocarta®

Fig. III. 6 Histogrammes de résistivité des parcelles Faux et GdBos

Fig. III. 7 : Régression linéaire classique entre la résistivité du sol sur l'horizon [0-2m] et la densité de ceps Nbasup1 en tout point de la parcelle GdBos.

Fig. III. 8 : Relation entre résistivité du sol et densité de ceps Nbasup1 sur la parcelle Person : (a) carte superposée de la densité (courbes de niveau) et de la résistivité du sol (gradient de couleur) du bleu (faible résistivité) au brun (forte résistivité). (b) Représentation du R^2 de la régression GWR dans le plan de la parcelle. (3) Représentation 3D de la distribution des résidus de la régression linéaire classique dans la parcelle.

Fig. III. 9 : Répartition des ceps non historiques encore vivants à l'issue de l'année 2008, au sein des zones de plus faible et de plus forte résistivité, en fonction du nombre d'année exact d'expression. Parcelles Faux et GdBos.

Fig. III. 10 : Comparaison des valeurs moyennes des 4 signaux mesurés par le Multiplex (ANTH, FLAV, SFR, NBI), sur les 4 zones de résistivité définies sur les parcelles Faux et GdBos. Les modalités identifiées par une lettre différente sont significativement différentes entre elles.

Fig. III. 11 : Comparaison des valeurs moyennes des 4 signaux mesurés par le Multiplex (ANTH, FLAV, SFR, NBI), entre les ceps de la zone GdBos_R, ayant exprimé exactement 0, 2, 4, ou 5 fois au cours de la période 2004-2008.

Fig. III. 12 : Comparaison des valeurs moyennes des 4 signaux mesurés par le Multiplex (ANTH, FLAV, SFR, NBI), entre les ceps de la zone GdBos_B, ayant exprimé exactement 0, 2, 4, ou 5 fois au cours de la période 2004-2008.

Fig. III. 13 : Comparaison des valeurs moyennes des 4 signaux mesurés par le Multiplex (ANTH, FLAV, SFR, NBI), entre les ceps de la zone Faux_B, ayant exprimé exactement 0, 2, 4, ou 5 fois au cours de la période 2004-2008.

Fig. III. 14 : Comparaison des valeurs moyennes des 4 signaux mesurés par le Multiplex (ANTH, FLAV, SFR, NBI), entre les ceps de la zone Faux_R, ayant exprimé exactement 0, 2, 4, ou 5 fois au cours de la période 2004-2008.

Fig. III. 15: Schéma de fonctionnement expliquant l'expression des maladies du bois, pour une année N

Fig. III. 16 : Déclinaison du schéma de fonctionnement pour une plante très vigoureuse (a), moyennement vigoureuse (b), peu vigoureuse (c)

Tableau III. 1: Délimitation des zones de faible et forte résistivité sur les parcelles Faux et GdBos.

Tableau III. 2: Tableau d'effectifs des ceps traités au Multiplex® 3 sur chacune des zones de faible et forte résistivité des parcelles Faux (a) et GdBos (b)

CHAPITRE I :

INTRODUCTION ET PROBLEMATIQUE DU STAGE D'INGÉNIEUR

I Les maladies du bois de la vigne : des maladies de dépérissement encore mal comprises

A Des maladies observées dans les vignobles de France et du monde

Trois principales maladies du bois de la vigne sont observées en France : l'Eutypiose, l'Esca et le Black Dead Arm (BDA). Ces maladies très anciennes sont décrites depuis l'Antiquité (Dubos, 1999) et affectent aujourd'hui la majorité des vignobles du monde, notamment tout le Bassin Méditerranéen, la Californie, et l'Australie (Rencontre Technique « Les maladies du bois en Midi-Pyrénées », 2004, Station Régionale ITV Midi-Pyrénées ESCA et BDA).

En France, ces trois maladies touchent l'ensemble des régions viticoles. En 2007, on estimait que 4,8% de la superficie du vignoble était atteinte d'Esca (données de l'Observatoire National des maladies du Bois, Service de la Protection des Végétaux), et 2% du vignoble était atteint d'Eutypiose, avec des niveaux d'incidence pouvant atteindre jusqu'à 20% dans certaines régions. Cette étude se concentre sur l'Esca et le BDA, qui n'ont cessé de progresser dans le vignoble français ces dernières années.

B Des conséquences graves pour le vignoble français

Les maladies de l'Esca et du BDA aboutissent à plus ou moins long terme à la mort du cep attaqué (Galet, 1977). Ces maladies génèreraient une surface improductive atteignant plus de 10% du vignoble français.

C Une inquiétude croissante du fait de l'absence de traitement efficace

L'inquiétude des viticulteurs à l'égard des maladies du bois est d'autant plus justifiée qu'il n'existe actuellement aucun moyen de lutte disponible sur le marché.

Pendant presque un siècle, l'Arsénite de Sodium a été utilisé comme un remède « miracle » contre ces maladies, mais son mode d'action reste encore à élucider. En 2001, ce produit reconnu comme dangereux pour la santé de l'homme et pour l'environnement a été interdit, laissant les viticulteurs sans moyen de lutte alternatif efficace. D'autres produits, à base de fluzialole (Escudo, ALertS) ont été testés et utilisés à petite échelle avant d'être finalement retirés du marché en 2007 et 2008 (<http://e-phy.agriculture.gouv.fr/spe/9300010-14943.htm>, <http://e-phy.agriculture.gouv.fr/spe/9500553-16601.htm>). Des travaux sur les agents de lutte biologique (Trichoderma) et les éliciteurs de défense SDN sont en cours mais sans résultat probant pour le moment.

Les viticulteurs sont réduits à l'application des seules mesures prophylactiques : éliminer des bras et des ceps, ne pas laisser les bois de taille au sol sur la parcelle, éliminer les bois de taille par brûlage ou compostage, tailler le plus tardivement possible.

Sans emprise réelle sur la progression de ces maladies, les viticulteurs ont cristallisé leur crainte autour de l'absence de solution phytopharmaceutique et expriment une demande urgente pour de nouvelles solutions. Les recherches s'orientent aujourd'hui vers de nouveaux moyens lutte contre ces maladies du bois. Elles commencent par l'acquisition d'une meilleure compréhension des pathogènes, de la réponse de la vigne à leur agression, et des facteurs environnementaux, qui influent sur l'expression et la progression de l'Esca et du BDA.

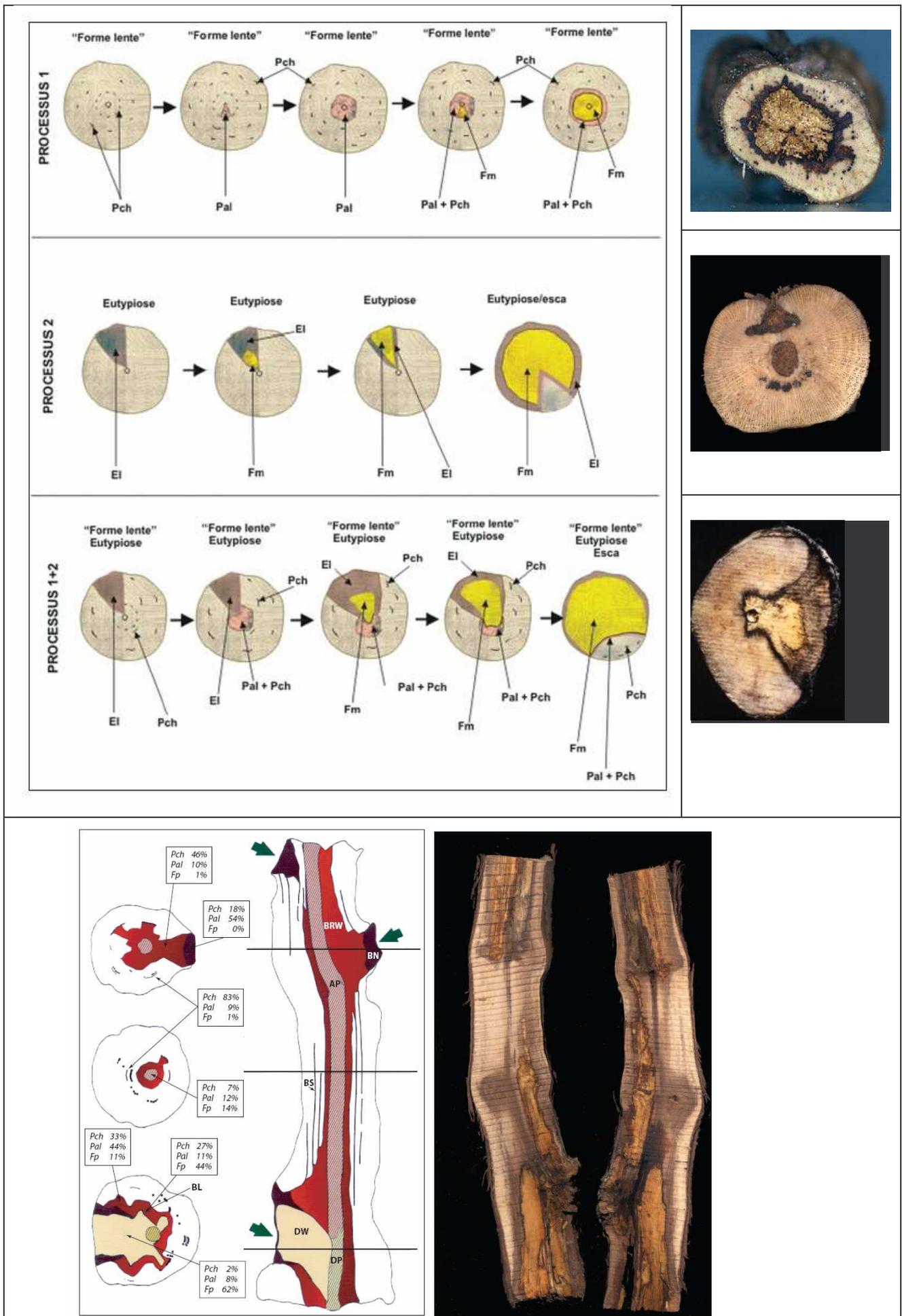


Fig.I. 1 : Processus de formation des nécroses du bois par les champignons responsables de L'Esca. Source : Schéma – Jousse, 2006 ; Photographies - Marchi *et al.*, 2006, I. Pascoe, CRVC, Australie

II Les agents pathogènes : un cortège de champignons qui dégradent le bois du cep

L'Esca et le BDA sont des maladies complexes, impliquant plusieurs champignons qui génèrent des nécroses dans le bois du cep de vigne. Elles sont souvent confondues en raison de leurs symptomatologies proches.

A Les champignons de l'Esca et les nécroses associées

Cinq champignons sont associés à la maladie de l'Esca (cf. *Annexe I*) : *Phaeoacremonium aleophilum* (*Pal*), *Phaemoniella chlamydospora* (*Pch*), *Eutypa lata* (*El*), *Fomitiporia punctuata* (*F. punct*), et *Stereum hirsutum*.

La contamination a lieu à partir d'un inoculum localisé sur l'écorce, dans les plaies, ou sous l'écorce et dispersé le plus souvent par voie aérienne. Les voies de pénétration emprunteraient les plaies de taille, mais les mécanismes restent encore à élucider. La contamination peut aussi se faire en pépinière, par le bois de porte greffe ou de greffon.

Les cinq champignons impliqués ont des capacités variables à dégrader les tissus ligneux et interviennent à différents stades de développement de la maladie. On considère qu'il existe deux processus distincts conduisant à l'expression des symptômes de l'Esca, et impliquant chacun des champignons différents. Un premier processus fait intervenir *Pal* et *Pch* puis *F. punct.* et aboutit à la formation d'une nécrose blanche. Un second processus fait intervenir *E. lata* et *F. punct* et conduit à l'apparition d'une nécrose sectorielle (cf. *Annexe I*) Erreur ! Source du renvoi introuvable. pour plus de détails sur les processus de formation des nécroses). Les deux processus peuvent être observés conjointement sur le même cep (**Fig.I. 1**)

B Les champignons du BDA et les nécroses associées

Actuellement, seuls deux champignons sont considérés comme associés au BDA (cf. *Annexe I*) :

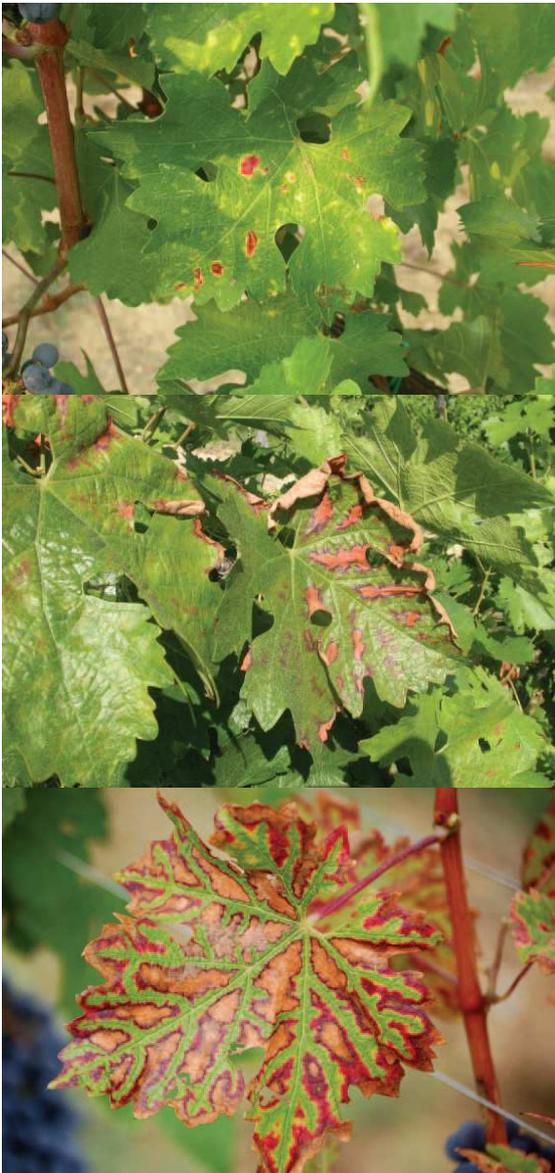
- *Botryosphaeria obtusa*
- *Botryosphaeria stevensii*

D'autres *Botryosphaeriaceae* sont connus comme responsables d'autres problèmes de dépérissement de la vigne et ont pu être observés sur des ceps atteints d'Esca comme *B. rhodinia* (Berkeley et Curtis cités par Dubos, 1997).

C Une identification longue et soumise à controverse

L'identification de ces champignons responsables mobilise les épidémiologistes de la vigne depuis la fin du 19^{ème} siècle. Depuis lors, la liste des agents pathogènes en cause a été soumise à de nombreuses révisions et corrections. La diversité du panel d'espèces et de souches de champignons colonisateurs du cep de vigne ainsi que les échecs de la reproduction *in vitro* de la totalité des symptômes rendent cette tâche complexe. En 1987, les travaux de B Dubos et P. Larignon ont finalement permis de délimiter la liste d'espèces de champignons considérés comme responsables des maladies de l'Esca et du BDA. C'est seulement depuis 1999 que les manifestations de l'Esca et du BDA sont distinguées et attribuées à des cortèges de champignons différents (Dubos et Larignon, 1997 ; Dubos, 1999).

Cependant, cette distinction fait encore l'objet de controverse : Peros *et al.* (2008) ont observé le développement rapide *in vitro* de *Botryosphaeria spp* sur des fragments de ceps infectés par les champignons de l'Esca. Ceci suggère que les champignons responsables du BDA pourraient être des facilitateurs du développement des champignons de l'Esca comme le soutiennent les travaux de Larignon et Dubos, 2001 ; Lecomte *et al.*, 2005 ; Marchi *et al.*, 2006. L'eutypiose peut aussi être



ESCA



BDA

Fig.I. 2 : Symptômes foliaires (décolorations) de l'Esca et du BDA (source : Marchi *et al.*, 2006)



Fig.I. 3 : Symptômes foliaires de type apoplexie (source : Larignon, 2001)

observée en préliminaire à l'expression de l'Esca (Peros et al 2008). Ils observent également que les symptômes d'eutypiose sont souvent précurseurs des manifestations de l'Esca.

Parallèlement, Mugnai *et al.* (1999) et Surico *et al.* (2006) suggèrent que les symptômes attribués à la seule maladie de l'Esca pourraient aussi bien résulter d'au moins cinq maladies apparentées mais différentes, en fonction de la proportion des différents champignons impliqués et de l'âge de la plante infectée.

Les frontières qui délimitent les pathologies de type Esca et BDA semblent encore ténues et mal définies. Aussi préfèrera-t-on parler de « Maladie du bois » de façon générale dans la suite de l'étude.

III Les symptômes foliaires : des manifestations extrêmement variables

A Deux catégories de symptômes foliaires

Au-delà des nécroses dans le bois, les maladies sont aussi caractérisées par des symptômes foliaires. Dans le cas de l'Esca, deux formes de symptômes foliaires sont décrites : une forme dite « lente » et une forme aiguë dite « apoplectique ». Les symptômes foliaires du BDA se rapprochent de la forme lente de l'Esca.

1 **Forme lente : décolorations et dessèchements**

La forme lente se manifeste par des colorations rouges en tache sur les limbes qui s'agrandissent jusqu'à ne plus laisser qu'un liseré vert autour des nervures. Les rougissements de l'Esca se différencient de ceux du BDA par une teinte plus claire et la présence d'une bande jaune entre les parties nécrotiques et les zones encore vertes de la feuille (**Fig.I. 2**). Les zones décolorées évoluent vers un dessèchement complet. Pour l'Esca comme pour le BDA, les symptômes peuvent apparaître sur un ou plusieurs sarments, voire sur la plante entière.

Les symptômes foliaires du BDA se manifestent dès la floraison à partir de début juin, tandis que ceux de l'Esca apparaissent plus tardivement autour de la mi juillet (Larignon, 2008).

2 **Forme foudroyante ou apoplexie**

La forme foudroyante correspond à un dessèchement complet du cep sur un bref intervalle de temps : quelques heures à quelques jours (**Fig.I. 3**). On l'observe essentiellement l'été. Il semblerait que cette forme apparaisse plus particulièrement lorsqu'une période sèche suit un épisode de pluie (Gallet, 1978).

B Relation entre nécroses du bois et symptômes foliaires

1 **Un lien entre nécroses du bois et symptômes foliaires qui reste à démontrer**

La relation entre ces symptômes et l'action des champignons colonisateurs du tronc n'est pas entièrement démontrée : Sparapano *et al.* (2001 et 2008) auraient réussi à reproduire seulement 60% des symptômes par inoculation de plantes au vignoble avec *Pch*, *Pal* et *F. punct.* En 2008 Peros *et al.*, ont réussi à établir une relation entre les quatre principaux types de nécroses du bois et les champignons qui sont observés à l'intérieur mais aucune relation n'a encore été mise en évidence avec le type de symptômes foliaires. Le lien entre le type de nécrose et les espèces ou même les souches intervenant dans le complexe de champignons n'est pas non plus clairement identifiées (Laveau *et al.*, 2008). Calzarano et Di Marco (2007) n'observent aucune relation entre le volume de bois décoloré ou pourri dans des ceps atteints d'Esca et la sévérité des symptômes foliaires (pourcentage de la canopée affectée).

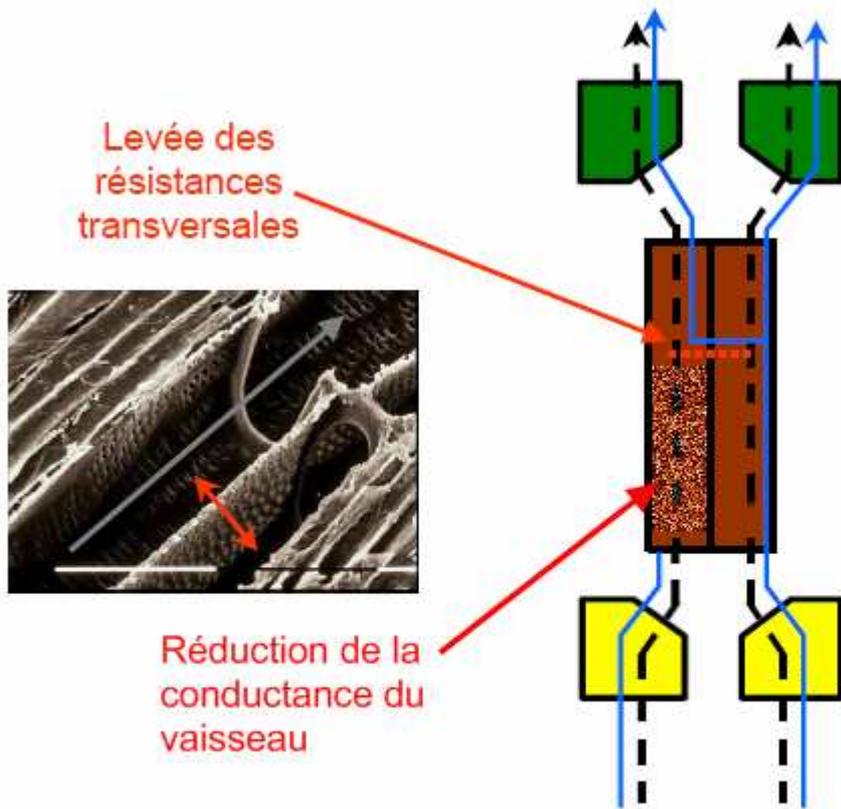


Fig.I. 4 : Circulation de la sève dans le xylème : fonctionnement en réseau intégré ou différencié

2 Hypothèses sur l'origine des décolorations foliaires

L'origine des décolorations foliaires fait l'objet de discussions. Lecomte *et al.* (2005) postulent que les symptômes foliaires des maladies du bois pourraient être dus à l'interruption du trajet de la sève dans les vaisseaux du xylème (cavitation).

Cependant, la majorité des auteurs s'accordent à dire qu'il est assez improbable que l'interruption du flux de sève soit à l'origine des décolorations foliaires observées dans le cas des maladies du bois (Surico *et al.*, 2006), même lorsque les décolorations ne concernent qu'un seul rameau.

a Régulation des flux de sève dans le tronc

Des travaux sur les dicotylédones pérennes montrent que la conduction de sève à travers les vaisseaux du xylème se fait le long de connexions ascendantes privilégiées depuis les racines jusqu'aux feuilles. Des expériences d'apport d'engrais localisés ou encore l'utilisation de marqueurs radioactifs (O18, Deutérium, N15, C14) et de solutions colorées démontrent l'existence d'un transfert localisé des éléments absorbés par une partie seulement du système racinaire vers quelques rameaux individualisés (Simonneau, 1991). Les ponctuations intervasculaires autorisent les transferts latéraux entre vaisseaux adjacents dans le tronc. Lorsque la conduction de certains vaisseaux du xylème est réduite (à cause d'une obstruction ou d'une microcavitation d'une cellule conductrice), la baisse de pression créée par le maintien de la demande évaporatoire aux bornes des vaisseaux concernés provoque la levée des résistances transversales et ouvre des communications avec les vaisseaux voisins (**Fig.I. 4**). Ainsi la circulation ascendante de la sève dans les vaisseaux se fait à la fois selon des trajets privilégiés lorsque le système conducteur est en bon état, et selon un système intégré lorsque le xylème est endommagé, par une blessure ou une nécrose par exemple. Par ailleurs, Mugnai *et al.* (1999) affirment que seuls deux ou trois cernes annuels de xylème suffisent à maintenir une croissance végétative et une production abondante de grappes (Mugnai *et al.* 1999). Une nécrose partielle ne suffirait donc pas à perturber suffisamment l'alimentation hydrique de quelques rameaux pour provoquer le dessèchement des feuilles.

A l'inverse, des molécules phytotoxiques éventuellement produites au niveau des nécroses, seront entraînées vers les feuilles par le flot transpiratoire, selon un trajet privilégié. La bande noire visible sur le tronc des ceps touchés pourrait alors correspondre à des tissus oxydés par la réaction de défense des plantes, à la présence de toxines ou de pathogènes.

b Nature des substances phytotoxiques impliquées

Les substances impliquées dans l'apparition de décolorations des feuilles et du bois chez les plantes atteintes de maladies du bois peuvent avoir plusieurs origines. Il peut s'agir de toxines issues du pathogène, mais également de composés produits par la plante elle-même (Mugnai *et al.*, 1999). Ces derniers sont des composés de défense qui aident la plante à limiter la progression du pathogène en provoquant l'autolyse des cellules colonisées par celui-ci.

Tabacchi *et al.* (2000) montrent que *Pal*, *Pch* et *F punct.* produisent chacun au moins une molécule ayant une activité biologique de type toxine. En particulier, ils isolent le p-hydroxybenzaldehyde, molécule à toxicité aiguë, à partir des milieux de culture de chacun des trois champignons. D'autres composés, dont les propriétés pathogéniques sont reconnues ont été isolés à partir des cultures de *Pal* et *Pch* : principalement des naphthalénones et leurs dérivés (scylatone, isosclerone et tyrosol).

Les symptômes de l'Esca (décolorations foliaires) ont été reproduits partiellement sur de jeunes plants de vigne ou sur des feuilles isolées suite à l'absorption de naphthalénones (isosclérones, scytralones, et autres), ce qui confirmerait le rôle de ces molécules dans les manifestations de l'Esca (Abou -Mansour 2004, Suricco 2006, Sparapano 2007).

Certains exopolysaccharides produits par *Pch* et *Pal* sont également capables d'induire l'apparition de symptômes foliaires semblables à ceux de l'Esca : il s'agit des pullulanes et des α -glucanes (Abou Mansour, 2004 ; Sparapano 2007).

En ce qui concerne les champignons impliqués dans le BDA, les travaux de Abou-Mansour (2008) ont aussi permis d'isoler à partir de cultures de *Botryosphaeriaceae* des dihydrocoumarines capables de provoquer des nécroses similaires à celles du BDA par application sur des disques foliaires à une concentration de 3µg/mL.

3 Apoplexie

Surico *et al.* (2006) soulignent que dans les vieilles vignes touchées d'apoplexie, la pourriture blanche et la nécrose noire affectent le plus souvent de larges portions du bois, y compris le cerne de vaisseaux le plus récent et donc le plus actif dans le transport de la sève. L'apoplexie résulterait alors d'une rupture complète du flux de sève dans les vaisseaux restant fonctionnels, suite à une trop forte demande évaporatoire transitoire, entraînant ainsi une trop grande différence de potentiel hydrique entre les parties aériennes (feuilles) et les parties racinaires.

C Une extrême variabilité d'expression encore majoritairement non expliquée

1 Notions « d'Esca silencieux » et « d'Esca explicite »

Une des caractéristiques majeures des maladies du bois réside dans la fluctuation d'apparition des symptômes foliaires à la fois dans l'espace (entre région, entre parcelles, entre ceps d'une même parcelle), et dans le temps (d'une année à l'autre).

Les symptômes foliaires traduisant l'Esca sont visibles de façon intermittente, (Marchi *et al.* 2006) : ils n'apparaissent pas rigoureusement tous les ans sur les ceps malades. Ainsi un cep qui exprime une année donnée, peut sembler sain l'année suivante, et éventuellement ré-exprimer des symptômes au cours d'une année ultérieure. Ces fluctuations rendent difficile la détermination de l'incidence réelle de l'Esca dans un vignoble donné. Il n'est pas possible de parler de cep malade ou de ceps sain à partir d'une simple observation externe de la plante vivante. Marchi *et al.* (2006) proposent d'utiliser les termes « d'Esca explicite » (« *manifest Esca* ») et « d'Esca Silencieux » (« *hidden Esca* »). On parlera « d'Esca explicite » pour les plantes exprimant des symptômes visibles une année donnée et « d'Esca silencieux » pour les vignes qui n'expriment pas de symptôme une année donnée bien qu'elles aient déjà été identifiées comme malades les années précédentes. Enfin, on emploie le terme « d'Esca total » (« *cumulative Esca* ») pour désigner l'ensemble des plantes exprimant ou ayant déjà exprimé des symptômes.

On cherche à identifier non seulement les facteurs expliquant les variations « d'Esca total » et mais aussi ceux qui participent aux variations de la proportion entre « Esca silencieux » et « Esca explicite ».

2 Facteurs éventuellement impliqués dans l'expression des symptômes

a Facteurs intrinsèques à la plante (génome et âge)

i Cépage /Régions de France

Les cépages Ugni Blanc et Cabernet Sauvignon sont plus sensibles à l'Esca, tandis que le Merlot et le Sémillon sont plus tolérants (Dubos, 2002). Ce constat a été vérifié par les résultats 2003 de l'Observatoire National des Maladies du Bois (coordonné par le Service Régional de la Protection des Végétaux) qui montrent que les cépages Sauvignon, Cabernet Sauvignon, Chenin, Ugni Blanc et Auxerrois présentent les plus forts taux d'expression de maladies. Au contraire, les cépages Pinot noir, Grenache et Muscat, seraient plus résistants à ces maladies (Dubos, 2002). En Californie, des expériences d'inoculation avec *Pch* et *Pal* sur différents cépages confirment qu'il existe une différence de sensibilité entre génotype (Ascunia *et al.*, 2004).

Il est à noter que les facteurs cépage – région géographique sont intimement liés dans le système AOC français (Fussler *et al.*, 2008) et que les différences de sensibilité observées peuvent également être attribuées au contexte environnemental local (pédoclimat et mode de conduite).

ii Age du vignoble

L'Esca et le BDA ont longtemps été considérées comme des maladies affectant seulement les vieilles vignes. On pensait alors que des taux d'incidence de l'ordre 70-80% ne se rencontraient que dans des vignobles de 25-30 ans. Mais de tels niveaux de maladies sont maintenant observables sur des vignes beaucoup plus jeunes. Des symptômes foliaires peuvent être observés sur de jeunes ceps de moins de 5 ans et même sur de jeunes plants de pépinières, où se produit certainement une infection au moment du greffage. Les travaux de Vignes et Larignon (2008) ont montré que *Pch* et *Pal* étaient capables de contaminer les plants, respectivement lors de la stratification, par les plaies d'éborgnage et de talon, et lors de l'élevage, par la partie aérienne.

Par contre, les cas d'apoplexie toucheraient presque exclusivement les vignes de plus de 20 ans (Surico *et al.*, 2006).

b Génome de la cohorte de pathogènes

Plusieurs souches de *Pch*, *El*, *F punct* et de *Botryosphaeriae* ont été isolées sur les ceps atteints d'Esca. Des différences de virulence entre ces souches pourraient être en partie à l'origine de la variabilité d'expression des symptômes observée. Laveau *et al.* (2009) ont testé par inoculation le pouvoir pathogène de dix isolats de chacune des six espèces suivantes : *Pal*, *Pch*, *El*, *F med.* *B. parva* et *B. obtusa*. Une grande diversité de réponses a été observée entre espèce (taille des nécroses, précocité d'apparition), et entre souches d'une même espèce, en particulier pour les deux espèces de *Botryosphaeriaceae*. Néanmoins, seules les nécroses du bois ont pu être reproduites au cours de cette étude et aucune relation entre la nature des pathogènes et l'expression de symptômes foliaires n'a pu être mise en évidence.

c Facteurs du milieu

i Incidence du climat :

En 2000 Surico *et al.* montrent qu'un climat frais et humide semble plus propice à l'expression de la forme lente de l'Esca. Un été chaud et sec favoriserait la forme apoplectique. Galet (1977) observait déjà que la plupart des cas d'apoplexie survenaient en été, lors de périodes très sèches succédant à des pluies. Des travaux plus récents ont permis d'affiner la relation entre le climat et l'apparition des symptômes de la forme lente de l'Esca (décolorations foliaires). Les travaux de Surico *et al.* (2006) suggèrent que l'apparition de décolorations ne serait pas seulement liée au nombre de précipitations ou à l'intensité de celles-ci mais plutôt au schéma de distribution des précipitations tout au long de l'année. Effectivement Marchi *et al.* (2006) montrent que le rapport entre « Esca explicite » et « Esca total » augmente significativement les années où les précipitations sont plus abondantes durant mai-juin ou juillet. Cette relation a été vérifiée sur 4 parcelles différentes, suivies séparément pendant 6 ans. Cependant, comme le souligne Surico (2006), il n'existe pas de consensus dans la littérature sur l'effet du climat sur l'expression des symptômes. Effectivement, c'est dans les années 1980, période extrêmement sèche en Italie qu'une augmentation sévère des symptômes de l'Esca, aussi bien de la forme lente que de la forme apoplectique a été observée en Toscane, ce qui est contradictoire avec les affirmations précédentes.

Néanmoins, ces observations répétées encouragent à orienter les recherches vers l'existence d'une possible relation entre le statut hydrique de la vigne et l'expression des symptômes, de la forme lente, comme de la forme apoplectique.

ii Incidence de la réserve utile en eau du sol

L'étude des relations entre les propriétés texturales et structurales des sols de vignoble et l'expression des symptômes des maladies du bois viennent étayer cette hypothèse.

Surico *et al.* observent une plus forte incidence des symptômes de la forme lente de l'Esca sur les sols denses et humides (2004). Ce constat a été vérifié dans le vignoble Bordelais par Destrac (2004) qui relève une corrélation positive entre le taux d'expression des maladies et la réserve utile du sol calculée avec la teneur du sol en argile selon le modèle de Saxton (Saxton *et al.*, 1986) sur une profondeur de 1m.

iii Incidence de la disponibilité en nutriment dans le sol

Les travaux de Destrac *et al.* (2007) sur le vignoble Bordelais suggèrent que le taux d'expression de symptômes (deux formes confondues) serait lié au statut azoté de la parcelle. Calzarano *et al.* (2009) montrent que les années au cours desquelles la disponibilité en nutriments (azote et potassium) est abondante pendant la phase de croissance de la vigne se caractérisent par un fort pourcentage « d'Esca explicite » et une baisse de « l'Esca silencieux ». Au contraire, les années où la ressource minérale est plus faible, la proportion de plantes asymptomatiques augmente. Deux interprétations sont proposées : (1) l'abondance en nutriments est défavorable à la production de lignine et de molécules de défense par la plante, et la rend donc plus vulnérable, (2) l'abondance en nutriments est aussi bénéfique aux pathogènes capables d'exploiter les nutriments accumulés par la plante et qui deviendraient plus virulents.

Les plantes asymptomatiques bien que contaminées (« Esca silencieux ») auraient en moyenne des taux de calcium foliaires plus élevés. Calzarano *et al.* (2009) avancent que l'accumulation de cet élément minéral qui participe au renforcement des lamelles moyennes intercellulaires pourrait rendre les plantes plus résistantes à l'Esca.

d Facteurs anthropiques : mode de conduite

De façon générale, il semblerait que les systèmes de taille qui causent de grosses plaies favorisent le développement de l'Esca. D'après Lafont (1921), les vignes conduites en Guyot double ou Guyot simple seraient plus souvent atteintes d'Esca que les vignes conduites en Gobelet ou Royat. La taille mécanique serait également un facteur favorisant le développement des maladies du bois, en permettant une taille plus rase (altération du bourrelet annulaire de cicatrisation).

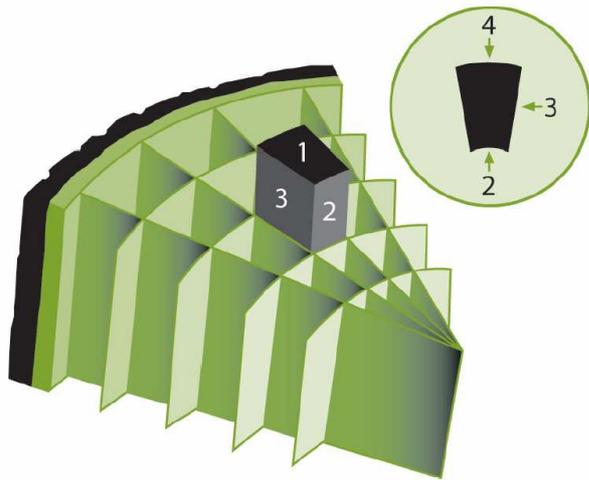
IV Quelques éléments de physiologie de la vigne : comprendre les voies physiologiques sollicitées par les facteurs favorisant

A Les mécanismes de défense de la vigne

1 Le CODIT : des barrières physiques pour limiter la progression des champignons dans le xylème ?

Les agents pathogènes responsables de l'Esca et du BDA sont des champignons capables de dégrader les tissus du bois de la vigne, et en particulier le xylème. Chez les plantes vasculaires, le xylème occupe trois rôles majeurs : c'est à la fois un réseau de conduction de la sève brute, un tissu de soutien, et un tissu de réserve. Le xylème est généré à partir d'une assise de cellules indifférenciées : le cambium, qui fonctionne de façon discontinue dans nos climats tempérés. Chaque année, pendant la phase végétative, une nouvelle assise de cellules du xylème vient se positionner à l'extérieur du précédent. L'emboîtement des cylindres de xylème produits annuellement (stèles) correspond à la structure en cernes concentriques visibles en coupe transversale d'un tronc ou d'un rameau.

En situation d'agression ou de blessure, la vigne met en place divers mécanismes de défense, pour limiter la progression des pathogènes dans le bois et maintenir la circulation de la sève brute, selon le modèle de compartimentage CODIT (Compartmentalization of Decay in Trees) de Shigo et



Schématisation du modèle CODIT, adapté de Shigo et Marx (1977)
 Le mur 1 (M1) est formé par les occlusions dans les vaisseaux. Le mur 2 (M2) est constitué des fins de cerne annuel. Le mur 3 (M3) est discontinu par définition car il est formé par les cellules de rayons. Le mur 4 (M4) est nouvellement formé après la blessure par le cambium avec des cellules spécialisées. C'est le mur le plus fort du modèle.

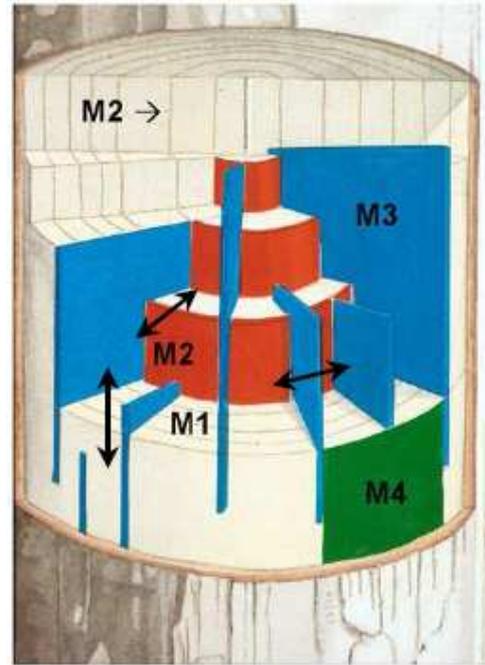


Fig.I. 5: Modèle de compartimentation de Shigo et Max (1977). Source : Jousse, (2006); Shigo et Max (1977)

Max (1977). Ce modèle représente l'arbre comme un système compartimenté, et fait apparaître quatre types de barrières, appelées « murs » :

Les murs 1, 2, 3 servent à restreindre la progression des microorganismes dans le bois au moment de la blessure (**Fig.I. 5**) :

- **Mur 1** : occlusion des vaisseaux par des thylls et des substances gommeuses (barrière longitudinale). Il limite la progression longitudinale (verticale) des microorganismes. C'est la barrière la plus faible ; elle est discontinue.
- **Mur 2** : épaissement des dernières couches de cellules de chaque anneau de croissance. Il limite la progression radiale des microorganismes (de la périphérie vers le centre du tronc). Il est continu sur toute la longueur du tronc.
- **Mur 3** : Caractères physiologiques des cellules des rayons parenchymateux qui contiennent des molécules de défense de la plante. Il limite la progression tangentielle des microorganismes (perpendiculairement aux rayons). C'est la barrière la plus forte, mais elle est discontinue, par définition.

Le **Mur 4**, appelé « mur d'arrêt » est formé par le cambium après la blessure. C'est la plus importante des barrières.

Parmi les champignons impliqués dans les maladies du bois, seuls *El* et *Pal* sont capables de franchir les murs 2 et 4 (Larignon, communication personnelle).

2 Les molécules impliquées dans la réponse de la vigne aux agressions de pathogènes

Au niveau moléculaire, l'activation des mécanismes des défenses de la vigne face aux agents des maladies du bois met en jeu l'accumulation de molécules de défense, en particulier des composés phénoliques. Ceux-ci peuvent participer au renforcement des barrières physiques limitant la progression des agresseurs ou bien avoir une action directe sur les agresseurs et leur pouvoir pathogène. De nombreuses autres fonctions sont attribuées à cette catégorie de molécules telles que des fonctions de communication ou de protection contre le stress oxydatif et les UV (Meyer *et al.*, 2006).

La production de composés phénoliques par la vigne est à la fois constitutive (production continue, modulée par la disponibilité des ressources) et induite par un stress biotique ou abiotique (Meyer *et al.*, 2006). On retrouve ces molécules dans tous les tissus de la plante à des concentrations variables selon le cépage (Bruno et Sparapano, 2006).

Pour plus de détails sur les molécules de défense de la vigne, se reporter à l'*Annexe II*.

Des différences de concentration en composés phénoliques ont été mise en évidence chez la vigne, entre les plants sains et les plants atteints d'Esca (nécrose du bois avec ou sans décoloration foliaire). Amalfito *et al.* (2000) ont mis en évidence une augmentation locale de la concentration en trans-resveratrol et de ϵ -viniferine dans le bois nécrosé chez les plantes atteints d'Esca. Au contraire, dans le bois sain, la concentration en composés phénoliques n'augmente pas systématiquement et uniquement si l'accumulation de ces composés au sein des nécroses est elle-même très marquée. L'accumulation de ces composés serait à l'origine de la coloration brun-rose des nécroses ou des ponctuations noires. Des travaux complémentaires ont permis de mettre en évidence que l'accumulation de tanins hydrolysables et de stilbènes serait liée à la formation de thylls obstruant les vaisseaux endommagés, participant ainsi au renforcement du mur 1 du CODIT (Del Rio *et al.*, 2001; Troccoli *et al.*, 2001).

Par ailleurs, à l'échelle de la plante entière, Bruno et Sparapano (2007) ont mis en évidence des concentrations totales de composés phénoliques dans la sève des plantes saines (absence de nécrose du bois) supérieures à celles mesurées sur les plantes présentant des nécroses. Des variations de la concentration de quatre composés ont été mises en évidence entre plantes saines et les plantes atteintes : l'acide gallique, l'acide protocatechuique, le trans-resveratrol et la quercitine. L'évolution au cours du temps de la concentration de ces composés dans la sève de plantes atteintes d'Esca montre que le trans-resveratrol, l'acide gallique et la quercitine peuvent être métabolisés par les

champignons de l'Esca (*Pal*). Au contraire, la concentration en acide protocatechique augmente au cours de l'infection par les champignons (Bruno et Sparapano, 2007).

Ces observations suggèrent que la capacité de la plante à produire des composés phénoliques efficaces contre les champignons concernés et en quantité suffisante est un déterminant de l'expression de la maladie. L'expression de la maladie dépendrait d'une part de la dotation de base de la plante en molécules de défense au moment de l'agression, et d'autre part du rapport entre la vitesse de progression du champignon et la vitesse à laquelle la plante est capable d'activer ses défenses pour mettre en place un système de compartimentage (CODIT) efficace.

Cet équilibre peut être influencé par un grand nombre de facteurs environnementaux et techniques, ou encore génétiques (génomés de la plante et du pathogène). De nombreux points restent encore à éclaircir concernant les relations hôte – pathogène afin d'identifier ceux qui conditionnent l'efficacité de la réponse de défense mise en place par la plante.

B Relation entre vigueur et défenses de la vigne

1 Le concept de vigueur : une réponse physiologique de la vigne à la présence/absence de contrainte du milieu

La « vigueur » de la vigne est un concept fréquemment employé en viticulture bien qu'aucune définition universelle ne soit reconnue à ce jour. On peut dire qu'une plante est vigoureuse si sa vitesse de croissance végétative est élevée et si ce rythme de croissance est maintenu sur une période longue, conduisant ainsi à une production de biomasse abondante. La structure de cette biomasse (longueur et diamètre des sarments, des racines et du tronc) entre également en ligne de compte dans l'estimation de la vigueur de la plante (Champagnol, 1984). La vigueur de la vigne ainsi décrite n'est autre que le résultat macroscopique de l'activité métabolique (activité photosynthétique, intensité respiratoire, synthèse de protéine) et de l'activité des méristèmes en réponse aux ressources caractérisées par l'abondance en eau, en carbone (CO₂), en énergie lumineuse et en éléments minéraux (prioritairement l'azote). Un ou plusieurs facteurs limitant ces ressources entraînent une réduction de la croissance.

Plusieurs indicateurs écophysologiques peuvent être proposés pour évaluer la vigueur d'un cep de vigne. Classiquement, le poids de bois de taille, la surface foliaire, la porosité et le Leaf Area Index (LAI) sont mesurés. Mais depuis ces dernières années, de nouvelles technologies ont été développées, comme les mesures de la réflectance dans le rouge et l'infrarouge du feuillage, traduisant la concentration en azote dans le feuillage (NDVI - Normalised Difference Vegetation Index ; Goutouly *et.al.*, 2006 ; Goutouly et Van Leuwen, 2008). Ces innovations permettent de s'affranchir des acquisitions de terrain lourdes et contraignantes.

2 Vigueur et défense : deux processus en compétition pour le carbone

a Les modèles d'allocation du carbone

Les variations des facteurs du milieu perturbent de façon différentielle la croissance et le développement de la plante d'une part, et son activité photosynthétique d'autre part. Ces changements se traduisent chez la vigne par une modification du partage pour l'allocation du carbone assimilé entre les trois grandes fonctions suivantes :

- Protéosynthèse et production de polymères de structures (polysaccharides et lignine) participant à la croissance et au développement de la plante (Métabolisme I)
- Production de polymères de résistance aux divers stress biotiques et abiotiques : tanins, terpènes et polyphénols (Métabolisme II)
- Production de polymères de stockage et de leurs précurseurs : polysaccharides de stockage, lipides, tanins.

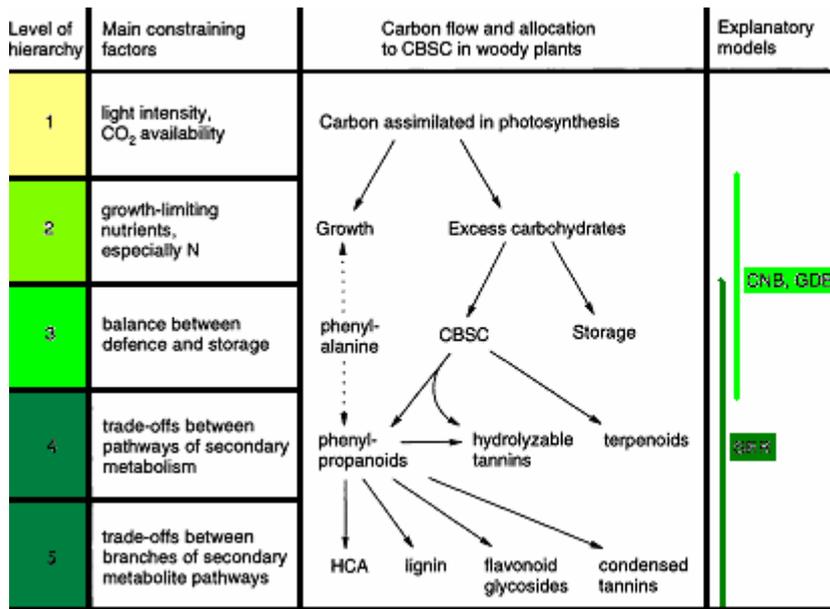


Fig. 2. Proposed hierarchical model of carbon secondary metabolism regulation in plants. CBSC: carbon-based secondary compounds, HCA: hydroxycinnamic acids, CNB: carbon-nutrient balance hypothesis, GDB: growth-differentiation balance hypothesis, SER: specific evolutionary responses. Vertical lines indicate the hierarchical levels at which the above-mentioned hypotheses make specific predictions. Solid arrows show carbon flow in plants. Dashed arrow indicates competition between protein and phenylpropanoid synthesis for their common precursor, phenylalanine.

Fig.I. 6: Modèle hiérarchique de régulation du métabolisme secondaire (Source : Koricheva *et al.*,1998)

Wery (2005) montre que le développement végétatif est plus sensible au stress hydrique que la photosynthèse et la translocation d'assimilats carbonés. Dans cette situation, la quantité d'assimilats carbonés photosynthétisés et accumulés dans la plante dépasse la quantité nécessaire pour saturer la croissance. Il existe plusieurs modèles écophysiologicals reliant cet excès de carbone et la production constitutive de molécules de défense par la plante.

i Le modèle de « Carbon Nutrient Balance » (CNB ; Bryant et al., 1983)

Le CNB établit une relation entre la disponibilité du milieu en nutriments, en particulier en azote, le rapport C/N, et la concentration en composés carbonés du métabolisme secondaire (Carbon Based Secondary Compounds -CBSCs) dans les tissus de la plante. Les CBSCs regroupent les composés phénoliques et les terpénoïdes et sont assimilés à des composés de défense de la plante.

Lorsque les conditions du milieu favorisent davantage la photosynthèse que le développement ou bien lorsque elles sont plus limitantes pour le développement que pour la photosynthèse, la demande en carbone pour la croissance est faible : elle est saturée par les assimilats issus de la photosynthèse (Koricheva *et al.*, 1998). Le carbone excédentaire est utilisé pour la synthèse de CBSCs. Les CBSCs, en particulier les composés phénoliques sont des composés très riches en carbone : ils contiennent en moyenne 30% de carbone en plus par rapport aux protéines (Meyer *et al.*, 2006). Leur accumulation dans les tissus se traduit par une augmentation du rapport C/N.

A contrario, lorsque la disponibilité en azote ou en eau n'est pas limitante, la demande en carbone pour la croissance et le développement est élevée. La majorité du carbone assimilé est utilisé pour la synthèse de protéines et de polysaccharides, aux dépens du métabolisme secondaire. En conséquence, le rapport C/N diminue. Ce modèle permet donc de prédire la concentration en molécules de défense en fonction des facteurs du milieu.

ii Modèle de Growth Differentiation Balance (GDB, Herms and Matson, 1992)

Le modèle GDB oppose différenciation et croissance cellulaire dans la compétition pour le carbone assimilé. La différenciation cellulaire désigne l'ensemble des processus morphologiques et physicochimiques aboutissant à la maturité des cellules : elle inclut la production de CBSCs (Koricheva *et al.*, 1998). Selon le modèle GDB, la croissance est sensible aux conditions du milieu (déficit hydrique et azoté). La différenciation cellulaire, elle, est seulement contrôlée par la quantité d'hydrocarbures disponibles à partir de la photosynthèse.

En conséquence, en situation de forte activité photosynthétique, la différenciation cellulaire et donc la production de CBSCs est favorisée par rapport à la croissance. Au contraire, lorsque le facteur limitant est le carbone (activité photosynthétique faible), la concentration de CBSCs est faible, d'autant plus que la croissance est forte et produit un effet de dilution des CBSCs dans la biomasse.

iii Modèle hiérarchique de régulation du métabolisme secondaire.

Ce modèle prend en compte les deux précédents et permet d'expliquer étape par étape les mécanismes d'allocation du carbone, depuis la photosynthèse jusqu'à la différenciation entre CBSC (Koricheva *et al.*, 1998). Il fait intervenir 5 étapes (**Fig.I. 6**) :

- Etape 1 : La quantité totale de carbone assimilé par la plante est déterminée par l'efficacité de la photosynthèse, qui dépend principalement de l'intensité lumineuse et de la concentration en CO₂ de l'air (en l'absence de stress hydrique ou thermique prononcé),
- Etape 2 : Le partage du carbone entre la croissance et les autres utilisations du carbone est majoritairement déterminé par la disponibilité en nutriments, principalement l'azote,

Tableau I. 1: Ffacteurs du milieu influençant l'équilibre entre vigueur et synthèse de composés phénoliques ; D'après Estiarte *et al.*(1999) ; Koricheva *et al.* (1998).

Facteur	Vigueur		Production de composés de défense
	Composés hydrocarbonés	N et acides aminés	
Disponibilité en N	0	+	- : CBSC dérivés de la phénylalanine 0 : acides phénoliques
Disponibilité en P	0	0	0
Déficit hydrique	- (amidon)	+	0 / ?
Ombrage	-	0	-
Enrichissement de l'air en CO ₂	+	-	+

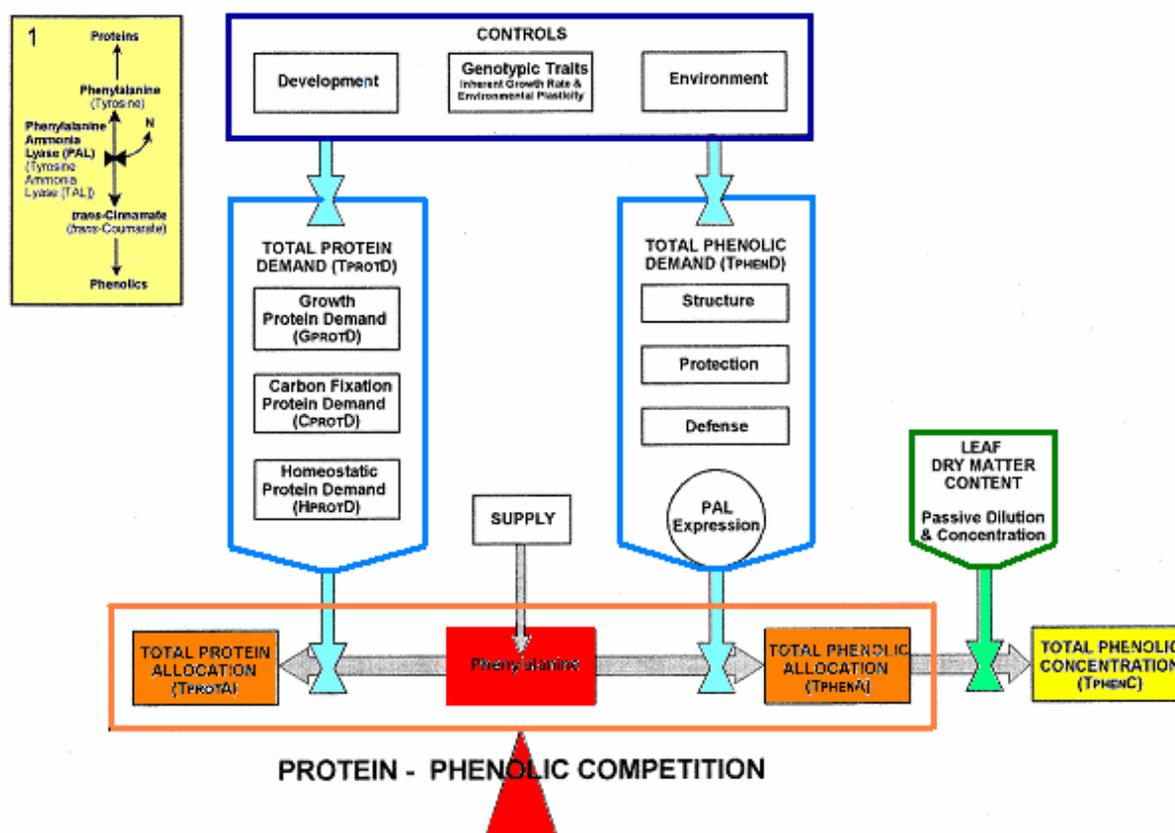


Fig. 1. The Protein Competition Model of phenolic allocation. Numbers refer to text sections on model general principles. Control points: \rightleftharpoons . Phenylalanine (PHE) is committed either to phenolic synthesis, via the phenylalanine ammonia lyase (PAL) step, or to protein synthesis (1). PHE demand for proteins or phenolics exceeds PHE supply (2), resulting in process level competition and an inverse relationship between total protein allocation (TPROTA) and total phenolic allocation (TPHENA) (11). Allocation is determined by the balance between total protein demand (TPROTD, 7) and total phenolic demand (TPHEND, 9). Total protein demand is comprised of component protein demands (3) for growth (GPROTD), carbon fixation (CPROTD) and homeostasis (HPROTD). Total phenolic demand for structure, protection and defense (8) is integrated via PAL expression (9). Total demands are controlled by development, by genetic traits associated with inherent growth rate and environmental plasticity, and by the environment (4-6, 10). Passive dilution or concentration of phenolics by dry matter content (12) is used to translate total phenolic allocation into total phenolic concentration (TPHENC), expressed as the total concentration of PHE-derived phenolics.

Fig.I. 7: Modèle de Protein Competition (PCM). Source : Jones et Hartley,1999

- Etape 3 : le carbone excédentaire est utilisé pour la production de CBSCs ou pour la synthèse de composés de stockage. Le rapport entre les deux utilisations dépend de la taille du pool de carbone excédentaire.
- Etape 4 Le carbone destiné à la production de CBSCs est investi dans différentes voies métaboliques. La proportion de carbone alloué à chaque voie métabolique peut être influencée par d'éventuelles agressions au niveau des tissus.
- Etape 5 : le dédoublement des voies de synthèse conduisant à des composés différents se poursuit. Des voies transversales de régulation permettent de rééquilibrer la proportion entre les différentes molécules.

b Les facteurs du milieu déterminants de la compétition vigueur/défense

Le **Tableau I. 1** résume l'effet des facteurs du milieu sur la balance entre vigueur et molécules de défense.

Alors que le modèle GDB prévoit l'augmentation de la production de CBSCs en situation de sécheresse, les concentrations effectives de CBSCs mesurées en situation de stress hydrique ne font pas l'objet d'un consensus entre les auteurs (Estiarte *et al.*, 1999). Ce constat pourrait découler d'un schéma de réponse de la concentration en CBSC à la contrainte hydrique non linéaire. Koricheva *et al.* (1998) suggèrent qu'un stress hydrique modéré réduirait la concentration de CBSCs alors qu'en situation de stress extrême, on observerait une augmentation des CBSCs. Par ailleurs, Pellegrino *et al.* (2005) montrent que la croissance végétative est beaucoup plus sensible au stress hydrique que l'activité photosynthétique : une baisse de la FTSW (Fraction of Transpirable Soil Water) provoque une chute du rythme d'émergence des ramifications de premier et de second ordre pouvant atteindre 60% du contrôle (FTSW=1), alors que l'assimilation nette du carbone n'est pas affectée. Ce résultat suggère un effet du stress hydrique en faveur de la production de CBSCs.

c Les mécanismes enzymatiques sous-jacents

Il faut cependant préciser que tous les CBSCs ne satisfont pas à ces modèles. Les composés phénoliques sont des composés de défense de la réponse constitutive et leur concentration augmente lorsque la disponibilité en nutriments dans le milieu est faible, conformément aux modèles de CNB et GDB. Ce n'est pas le cas des terpénoïdes et des tanins hydrolysables.

Le Modèle de Protein Competition (PCM) proposé par Jones et Hartley (1999) apporte un éclairage sur les mécanismes de compétition entre croissance et métabolisme secondaire à l'échelle moléculaire. Ce modèle est centré sur la compétition pour la phénylalanine (PHE) entre la voie de biosynthèse des composés phénoliques d'une part et la protéosynthèse d'autre part (**Fig.I. 7**). La réaction de dé-amination de la phénylalanine qui débute la voie de synthèse des composés phénoliques est catalysée par la Phénylalanine amonialyase (PAL). L'utilisation de la phénylalanine pour la synthèse protéique débute par une réaction catalysée par la Nitrate réductase.

L'équilibre entre ces deux voies métaboliques est contrôlé par la demande de la plante en protéines et en composés phénoliques. La taille de chacun de ces deux puits dépend du stade de développement de la feuille (initiation, expansion, maturation), du génome de la plante et de l'environnement. Lorsque les facteurs de l'environnement sont favorables à la croissance, la demande en protéines est forte, et la phénylalanine est préférentiellement allouée à la protéosynthèse (). Lorsque la croissance est limitée par les facteurs du milieu (faible demande en protéines), ou lorsque la plante est soumise à une agression (forte demande en composés de défense), la phénylalanine est alors préférentiellement utilisée par PAL pour la synthèse de CBSCs. La concentration en CBSCs sera d'autant plus élevée dans les tissus foliaires que la croissance est limitée, par effet de concentration des CBSCs dans une biomasse produite faible.

d Bilan : antagonisme vigueur / défense et fluctuation des symptômes des maladies du bois :

A la lumière de cette approche du métabolisme de la vigne, on voit se dessiner une chaîne de relations depuis les facteurs environnementaux à la vigueur de la plante, et de la vigueur à l'expression des symptômes.

Selon ce schéma, les années favorables à la croissance conduiraient à une baisse des capacités de défense de la plante aux maladies de dépérissement (système CODIT et réactions chimique et biochimique moins efficaces). Au contraire, quand les conditions du milieu sont limitantes pour la croissance, l'abondance en composés phénoliques dans les tissus de la plante lui permettrait de mettre en place des barrières plus solides limitant la progression du complexe de pathogènes dans le bois (système CODIT plus efficace). Le cantonnement du complexe de champignons à une portion restreinte du bois, le maintien d'un faible niveau de mycélium et/ou encore le blocage de la circulation de toxines se traduiraient par une absence de symptôme.

V Contribution du stage

A Problématique et limites de la présente étude

L'apparition des symptômes de maladies du bois peut être considérée comme la traduction externe de la balance entre la réaction de défense mise en place par la plante et la vitesse de progression du champignon. Elle est soumise à l'influence d'une large gamme de facteurs d'ordre environnemental, moléculaire (génome de la plante et des pathogènes), et physiologique.

Cette étude a pour objectif de contribuer à la compréhension du rôle joué par ces facteurs dans l'expression de symptômes des maladies du bois. On se restreindra à l'analyse des facteurs physiologiques et environnementaux agissant sur la plante. On n'étudiera pas l'influence du génome de la plante (un seul cépage introduit dans l'étude) ni du complexe de pathogènes.

Ce travail devrait permettre d'identifier l'effet des pratiques et les conditions pédoclimatiques permettant de réduire l'impact des maladies du bois. On essaiera de dégager des préconisations concrètes pour les acteurs de la profession viticole.

Cette étude sera conduite à deux échelles : dans un premier temps à l'échelle de la parcelle, puis dans un second temps, à l'échelle du cep.

Dans la seconde phase, on se concentrera sur la caractérisation du vécu hydrique et des conditions édaphiques rencontrées par le cep. On mesurera la teneur globale en composés phénoliques dans la plante afin de préciser la chaîne de facteur explicatif conduisant à l'expression des symptômes. De nouvelles technologies d'acquisition à haut débit permettent de réaliser des mesures non destructives et d'obtenir une information intégrée sur la totalité du cep. La technologie Multiplex® (Cerovic, 2006) sera utilisée pour estimer la concentration en flavonoïdes, anthocyanes, et composés azotés et chlorophylle (cf. *Annexe X*).

On réintroduira les autres déterminants du contrôle au moment de la discussion.

B Cadre institutionnel du stage

La compréhension des maladies du bois fait partie des sujets d'études investigués par un certain nombre d'équipes de recherche en France. Celles-ci s'appuient sur des suivis de parcelles assurés par les instituts techniques, les chambres d'agriculture et organisations viticoles (**Fig. I.12**).

Depuis 2002, plusieurs mesures ont été prises pour favoriser la communication et la collaboration entre équipe dans la recherche sur les maladies du bois :

- La création d'un groupe de travail, « Maladies du Bois », coordonné par la Direction Générale de l'Agriculture et de la Pêche (DGAP) et ViniFIHor, incitant la communication entre les différentes unités concernées par des réunions annuelles d'échange et de concertation.

Groupe de travail Maladies du Bois

Coordination : Viniflor
DGAP-SDQPV

Recherche sur le fonctionnement des communautés fongiques

- IFV Rhône Méditerranée
- IFV Alsace
- UMR DGPC
- University of Fribourg
- CNRS Poitiers

- *Génétique des populations*
- *Biologie (toxines, déterminant du pouvoir pathogène)*
- *cycle biologique*
- *Recherche de méthodes de lutte*

Recherche sur les relations plante - pathogène

- UMR Santé Végétale (INRA ENITA)
- Unité DAPC (INRA Montpellier)
- IFV Rhône Méditerranée
- IFV (Alsace)
- Université Louis Pasteur Strasbourg
- UFR Sciences Reims-Moët et Chandon
- ACW Changins-Wadenswil

- *Cycle biologique des pathogène*
- *Relation souche – expression de symptômes foliaires*
- *Reproduction des symptômes in- vitro*
- *Recherche de méthodes de lutte*

Recherche sur les relations plantes-environnement (écophysiologie)

- UMR EGFV (INRA ENITA)
- Université Louis Pasteur Strasbourg

- *Relation environnement – vigueur*
- *Relation niveau d'expression – facteurs environnementaux*

Appui Technique

ITV
DRAF – SRPV (Région)
FREDON, GRAB
CTV, BNIC, CIVB, BIVB, CIVC, LVMH, CTVJ
Chambres d'Agriculture
Syndicats, CIVAM

*Suivi de réseaux de parcelles,
Notations épidémiologiques*

Fig.I. 8: Organigramme synthétisant le cadre institutionnel de la recherche sur les maladies du bois

- La mise en place de l'Observatoire National des maladies du Bois et de son réseau d'observation témoigne de cette volonté de cohésion.

Néanmoins, un certain cloisonnement des travaux transparait dans l'organisation du groupe de travail maladies du bois : non seulement les acteurs mobilisés sur cette problématique sont disséminés dans divers organismes, ou dans différentes unités au sein du même organisme, mais très peu d'équipes regroupent des spécialistes de plusieurs disciplines.

Très peu d'études, en dehors des travaux initiés à l'INRA de Bordeaux, considèrent simultanément les facteurs environnementaux, physiologiques et pathologiques pour la compréhension des déterminants de l'expression des maladies du bois. Cette lacune reste à combler puisque les études sectorielles ne parviennent pas à proposer d'explications satisfaisantes au problème.

Ce stage se veut vecteur d'échanges. Il vise aussi à inviter les différentes parties impliquées à confronter leurs données et leurs visions du sujet pour aboutir à une meilleure compréhension du problème.

Trois équipes différentes sont impliquées dans son bon déroulement :

- IFV Aquitaine (commanditaire) et Languedoc Roussillon,
- INRA Bordeaux, UMR EGFV,
- INRA Bordeaux UMR Santé végétale.

CHAPITRE II : ARTICLE SCIENTIFIQUE

I Introduction

L'Esca et le Black Dead Arm sont des maladies de la vigne capables de réduire de façon alarmante la durée de vie des vignobles (Mugnai *et al.*, 1999, Chiappara *et al.*, 2000). En France, l'Esca et le BDA toucheraient quatre parcelles sur cinq et seraient responsables d'une surface improductive atteignant 10,4% de la surface totale du vignoble (Observatoire National des Maladies du Bois, DGAP-SDQPV, 2007). Depuis l'interdiction en 2001 de l'Arsenite de Sodium, seul produit phytosanitaire ayant une efficacité reconnue (Larignon *et al.*, 2008), l'incidence de ces deux maladies sur le vignoble français augmente progressivement (+3% de la surface du vignoble français concernée entre 2003 et 2007, Observatoire National des Maladies du Bois, 2007). Cette évolution, dans un contexte où aucun moyen de lutte alternatif n'a été encore trouvé suscite l'inquiétude des viticulteurs.

Ces maladies du bois de la vigne sont des maladies de dépérissement résultant de l'action de plusieurs champignons : *Ph. Chlamidosporum*, *Ph. aleophilum*, *E. lata*, divers *Botryosphaeria*, *F. punctuata*. (Larignon et Dubos *et al.* 1997, Mugnai *et al.* 1999, Larignon et al, 2009. Ces champignons pénètrent dans la plante par des plaies (tailles, blessures...) et progressent dans le bois jusqu'à envahir les vaisseaux du xylème, les rendant non fonctionnels. Les nécroses du bois peuvent s'accompagner au niveau externe de décolorations du feuillage (forme lente), ou par le dessèchement de certains rameaux ou du cep entier entraînant la mort de celui-ci (apoplexie ou « forme aiguë »). Aucune relation entre l'expression de symptômes foliaires et les lésions internes du bois n'a cependant encore pu être mise en évidence (Calzarano *et al.* 2007, Peros *et al.*, 2008).

Ces maladies se caractérisent par une forte variabilité de l'expression des symptômes : dans le temps (d'un millésime à l'autre) et dans l'espace (entre parcelles, et entre ceps au sein

d'une même parcelle) (Mugnai *et al.*, 1999 ; Surico *et al.*, 2000 ; Stefanini *et al.*, 2000 ; Surico *et al.* 2004 ; Redondo *et al.*, 2004 ; Marchi *et al.*, 2006 ; Surico et al 2006).

La bibliographie suggère que ces fluctuations résulteraient de l'action conjointe de nombreux facteurs d'origine diverse. La composition du complexe de pathogènes impliqué (espèces et souches) pourrait influencer la manifestation de ces maladies par les plants de vigne infectés (Surico *et al.*, 2006 ; Martin *et al.*, 2007 ; Peros *et al.*, 2008, Laveau *et al.*, 2009). Les différences de sensibilité observées entre cépages suggèrent également une influence du génome de la plante (Dubos 1997 ; Fussler *et al.*, 2008 ; Ascuria *et al.*, 2004 ; Larigon *et al.*, 2009). L'âge de la parcelle pourrait également être un facteur déterminant (Surico *et al.*, 2004) : alors que l'Esca a longtemps été considérée comme une maladie des vignes âgées, des symptômes sont aussi observés aujourd'hui sur des vignes de moins de dix ans, mais avec une proportion de la forme apoplectique beaucoup plus faible (Mugnai *et al.*, 1999 ; Pollastro *et al.*, 2000 ; Surico *et al.*, 2004). L'âge de la vigne à l'apparition des symptômes peut également être interprétée comme un indicateur de la durée de cohabitation silencieuse entre la plante et le pathogène avant que la plante ne soit dépassée. Il traduirait alors la capacité de la plante à freiner le développement du champignon.

Enfin, le rôle des facteurs environnementaux dans l'expression des symptômes foliaires des maladies du bois a été mis en évidence à plusieurs reprises. Un climat frais et humide pendant le cycle de production serait favorable à l'apparition des décolorations foliaires (Redondo *et al.*, 2004 ; Surico *et al.*, 2000, Surico *et al.*, 2006). Les travaux de Marchi (2006) ont également permis de cerner une probable phase sensible du cycle de la vigne : des précipitations abondantes pendant les mois de mai et juin-juillet seraient favorables à l'expression de symptômes foliaires de la forme lente. En outre, des études préliminaires conduites sur le vignoble bordelais ont mis en évidence que les vignes exprimant le plus de symptômes foliaires sont installées sur des sols à

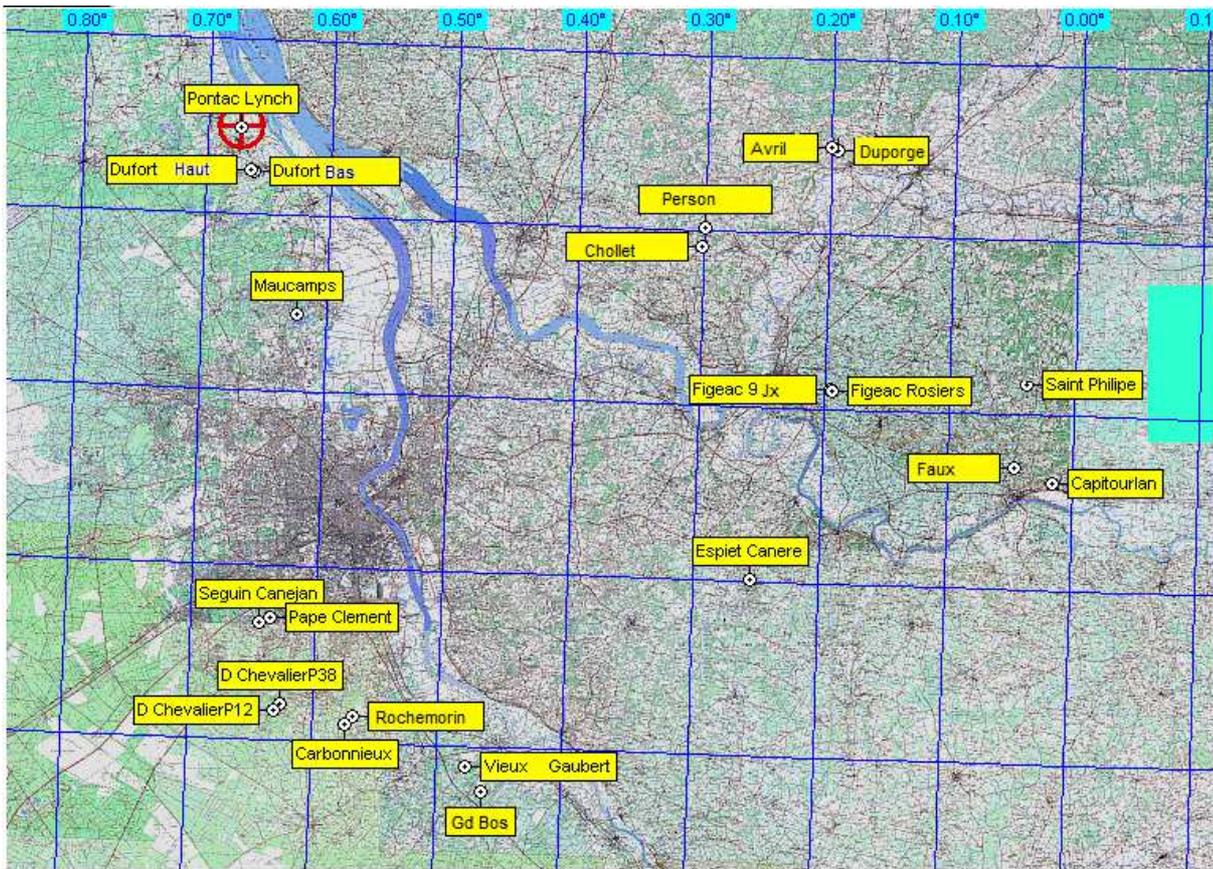


Fig.II. 1 : Carte du réseau INRA 33

forte réserve utile en eau (Destrac *et al.*, 2007 ; Goutouly 2007). Ce résultat a aussi été observé dans les vignobles italiens (Surico *et al.*, 2004 ; Marchi *et al.*, 2006).

Le modèle de compartimentage de Shigo et Max (1977) offre un cadre conceptuel pour décrire les relations hôte – pathogène entre la vigne et les champignons de l'Esca et du BDA : la plante réagit à l'invasion du champignon en renforçant des barrières physiques internes qui limitent la progression du pathogène. Au niveau moléculaire, la réponse immunitaire de la vigne met notamment en jeu une accumulation de composés phénoliques (Compant, 2007 ; Meyer *et al.*, 2006). Des concentrations plus élevées en composés phénoliques totaux circulant dans la sève ont été mesurées chez les plantes saines par rapport aux plantes nécrosées (Bruno et Sparapano, 2007).

D'autre part, les modèles de compétition entre la croissance et la synthèse de composés du métabolisme pour l'utilisation du carbone assimilé (Carbon Balance Model, Bryant *et al.*, 1983 ; Growth Differentiation Balance Model, Herms et Matson, 1992 ; Protein Competition Model, Jones et Hartley, 1999) soutiennent l'hypothèse de l'existence d'une relation antagoniste entre la capacité de la vigne à se défendre vis-à-vis des champignons agresseurs et sa vigueur. Le terme de vigueur désigne la capacité de la vigne à convertir les ressources en carbone, eau, et azote du milieu en assimilats utiles à la croissance (Haukioja *et al.*, 1998 ; Koricheva *et al.*, 1998 ; Estiarte et Penuelas, 1999 ; Meyer *et al.*, 2006). Lorsque les ressources du milieu, principalement en éléments nutritifs et en eau sont limitantes pour la croissance, l'équilibre est déplacé vers la synthèse de métabolites secondaires qui permettent de résister aux divers stress. Ces composés ont aussi un rôle de molécules de défense. A l'inverse, chez les plantes à forte vigueur poussant dans un environnement favorable à la croissance, le carbone assimilé est capitalisé pour la croissance, aux dépens de la production de composés du métabolisme secondaire.

Ainsi, l'expression des symptômes sous l'effet du pédoclimat pourrait être le résultat apparent d'une rupture de l'équilibre plante-pathogène suite à une orientation du métabolisme de la vigne en faveur de la croissance, et ce au détriment des molécules de défense.

Dans cette étude nous chercherons donc à expliquer la fluctuation de l'occurrence et de la gravité des symptômes associés aux maladies du bois entre millésimes et entre parcelles, en se concentrant sur les facteurs environnementaux traduisant la disponibilité des ressources contrôlant la croissance (eau et azote) : pédoclimat, bilan hydrique, et bilan azoté. La vigueur de la vigne sera estimée à partir de son Leaf Area Index (LAI) et de sa production totale de biomasse végétative.

Une approche multifactorielle permettra d'étudier l'action conjointe de larges combinaisons de facteurs. Plusieurs catégorisations des parcelles selon des critères d'ordre différent seront proposées grâce à des méthodes statistiques de classification. Nous confronterons ensuite ces classifications dans l'idée de mettre en évidence des concomitances et de dégager d'éventuelles relations entre facteurs pédoclimatiques, écophysologiques et sanitaires.

II Matériel et méthode

A Matériel végétal et localisation du réseau de parcelles

L'étude a été conduite dans le vignoble bordelais à partir d'observations réalisées depuis 2004 sur un réseau de 22 parcelles plantées avec le même cépage : Cabernet Sauvignon (cépage intermédiaire en terme de sensibilité à l'Esca et au BDA) et d'âge similaire : toutes les parcelles du réseau ont été plantées entre 1985 et 1990.

Une placette d'environ 2000 ceps a été délimitée à l'intérieur de chaque parcelle, et chaque plant a été identifié par emplacement : numéro de rang et numéro de cep au sein du rang. Si le cep meurt ou est remplacé au cours de l'étude, le cep de remplacement se voit attribuer la référence du cep sortant.

Les parcelles du réseau sont réparties sur une zone géographique explorant une large gamme de conditions pédoclimatiques (**Fig.II. 1**). Trois grands types de sols sont représentés : les sols dits de « graves » (peyrosol à teneur en éléments grossiers siliceux supérieure à 50-60%), les sols dits de « boulbènes » (luvisols limoneux à forte réserve utile en eau), et des sols argilocalcaires (calcosol argileux ou sableux sur calcaire à astéries ou sol calcaire superficiel sur calcaire dur).

B Nature et source des données mobilisées

1 Données sanitaires

Les 22 parcelles ont fait l'objet d'un suivi sanitaire cep à cep annuel. Les données ont été collectées sur 5 ans, de 2004 à 2008.

Pour chaque cep, on dispose d'une information sur l'état sanitaire de chacun des deux bras qui peuvent se trouver dans l'un des trois états suivants : pas de symptôme, décolorations foliaires de type Esca et/ou BDA, apoplexie ou dessèchement du bras. On ne sépare pas les symptômes de l'Esca et du BDA car leur distinction est jugée délicate. Les deux bras d'un cep ne sont pas identifiés et ne peuvent pas être tracés d'une année à l'autre.

Les notations de maladie ont été réalisées à la fin de l'été (entre le 20 août et le 10 septembre). Un état des lieux de chaque parcelle a été effectué cep à cep au début de chaque année de mesure (stade 5-6 feuilles). Il répertorie :

- les complants (code 7),
- les ceps manquants (code 8),
- les ceps morts (code 9),
- les ceps avec un bras mort ou manquant (code 10),
- les ceps recépés (code 11),
- les jeunes ceps en production (code 12),
- Les ceps marcottés (code 13),
- Les ceps présentant des cicatrices d'un ancien bras coupé et remplacé (code 14).

L'état des lieux permet de repérer les ceps remplacés entre deux saisons de production.

2 Données pédoclimatiques et écophysologiques

a Caractéristiques pédologiques

En 2004, les analyses pédologiques classiques effectuées sur chacune des 22 parcelles ont été traitées au laboratoire LCA Aquitaine à Blanquefort (33) : analyse granulométrique, dosage du carbone et de l'azote total, taux de matière organique, et dosage du calcaire total.

Les échantillons ont été prélevés dans les horizons 0-50cm et 50-100cm, à la tarière à raison de 9 prélèvements par parcelle, selon un parcours en maille carré. Après mélange et homogénéisation des neuf prélèvements, seule la

quantité nécessaire à l'analyse a été conservée et traitée.

La réserve utile en eau a été calculée selon la méthode de Saxton (1986) pour une profondeur d'enracinement de 1m, où l'on considère que se concentrent 80 à 90% du système racinaire de la vigne (Gaudillère, 2004).

b Données météorologiques

La pluviométrie et les températures minimales et maximales de l'air ont été enregistrées chaque jour pour chaque parcelle à partir de la station météorologique la plus proche (réseau DEMETER, INRA ou château). Lorsque aucune station météorologique n'était disponible à moins de 3km de la parcelle, les données climatiques ont été interpolées à l'aide du modèle météorologique prévisionnel de B. Bois (2006). Le modèle interpole la température de l'air sur maille de 3km à partir d'un réseau de 65 stations météorologiques réparties en Gironde, par la méthode des Splines. Pour la pluviométrie, le modèle utilise la méthode d'interpolation par Krigeage ordinaire à partir d'un réseau de 79 pluviomètres (calcul des données interpolées réalisé par B. Bois). Les températures moyennes journalières sont calculées selon la formule $T_{moy} = (T_{min} + T_{max}) / 2$.

Le rayonnement global (RG) et l'évapotranspiration potentielle (ETP) ne sont pas disponibles sur toutes les stations du réseau. Ils ont été considérés comme invariant sur l'ensemble du réseau, égaux aux valeurs mesurées sur la station météo INRA du domaine de la Grande Ferrade (Villenave d'Ornon). Afin de vérifier la pertinence de cette simplification, on a réalisé pour chaque parcelle une régression linéaire entre les valeurs journalières de RG mesurées sur le site de la Ferrade et les valeurs journalières de RG calculées par la méthode de Hartgreaves à partir des données météo correspondant à la parcelle, sur 5 ans d'une part et pour chaque année prise séparément d'autre part. Les coefficients de détermination R^2 restent toujours compris entre 0.655 et 0.845, pour les régressions annuelles, et entre 0.768 et 0.809 pour la régression sur 5 ans, quelque soit la parcelle. L'approximation est jugée satisfaisante.

On effectue le même travail pour l'ETP : les coefficients de détermination R^2 restent compris entre 0.655 et 0.845 pour les régressions annuelles. Lorsque l'on considère l'ensemble des données (de 2004 à 2008), le R^2 de la régression

reste compris entre 0.797 et 0.847 pour la régression sur 5 ans, quelque soit la parcelle. L'approximation est jugée satisfaisante.

c Modélisation du fonctionnement écophysiologique

i Bilan Hydrique

Les variables du bilan hydrique ont été calculées pour chaque parcelle avec un pas de temps journalier en utilisant le modèle construit sur le bilan radiatif par P. Pieri et B. Bois (2006), et la feuille de calcul à usage interne de l'INRA - UMR Ecav des mêmes auteurs.

Le modèle utilise comme paramètres d'entrée les caractéristiques climatiques journalières (température, pluviométrie, rayonnement, ETP), et les caractéristiques physiques et géométriques de la parcelle (latitude, orientation des rangs, distance inter-rang, hauteur maximale du feuillage, largeur maximale du feuillage, porosité minimale du feuillage, albédo du sol, réserve utile accessible à la vigne). Il fournit en sortie la valeur journalière de l'indice de stress hydrique ISv ($ISv = 1$ - stomates totalement ouverts (stress hydrique nul) ; $ISv = 0$ - stomates totalement fermés (stress maximal)).

Le modèle a été paramétré pour la zone géographique du vignoble bordelais en 2006 (Bois, 2006).

L'albédo et la porosité du feuillage étant des paramètres non disponibles au moment de l'étude, ils ont été estimés de la façon suivante : l'albédo du sol a été considéré constant sur l'ensemble des parcelles de la zone de graves d'une part et sur l'ensemble des parcelles de la zone de boulbènes d'autre part, respectivement égal à 0.25 et 0.15. L'albédo des parcelles sur sol argilo-calcaire est assimilé à celui du groupe des graves (cas d'une seule parcelle) ou des boulbènes (cas de 2 parcelles). La porosité du feuillage a été considérée comme variant dans la gamme 0.068 à 0.3, de façon inversement proportionnelle au poids de bois de taille moyen mesuré en 2004 et 2005 sur les parcelles du réseau.

La pertinence de ces estimations a été vérifiée par une analyse de sensibilité du modèle aux paramètres albédo et porosité. Pour l'albédo, on simule le bilan hydrique sur 3 parcelles de la zone de graves et 3 parcelles de la zone de boulbènes, en faisant varier le paramètre albédo

de manière linéaire respectivement entre 0.19 et 0.21 et entre 0.09 et 0.21, avec un pas de 0.02.

La réponse du modèle à une variation de l'albédo dans cette gamme n'excède pas 1.5% de la valeur maximale pour l'ISv et la déformation se limite à la période estivale (pas de variation linéaire de 0.02, répétition sur 3 parcelles de chaque zone). On note cependant que l'amplitude des déformations est plus importante en zone de boulbènes. On considère que le modèle est peu sensible à l'albédo et l'approximation est validée.

Pour la porosité, on simule le bilan hydrique sur trois parcelles peu vigoureuses et trois parcelles vigoureuses, en faisant varier le paramètre porosité de manière linéaire respectivement entre 0.20 et 0.32, et entre 0.10 et 0.22, à raison de sept simulations par parcelle.

La réponse du modèle à une variation linéaire de la porosité du feuillage dans cette gamme n'excède pas 1% de la valeur maximale pour l'ISv. Comme pour l'albédo, on remarque que les déformations sont plus accentuées sur les parcelles très vigoureuses, à faible porosité. On considère que le modèle est peu sensible à la porosité et l'approximation est validée.

ii Bilan azoté

Le bilan de minéralisation est calculé pour chaque parcelle avec un pas journalier à partir du bilan hydrique à l'aide de la feuille de calcul mise au point par J.P. Gaudillère (2002). Les variables d'entrée du modèle sont les données climatiques journalières, la texture du sol, l'architecture (densité, écartement, hauteur feuillée...) et la latitude du vignoble. On considère que la vigne exploite de façon homogène le sol sur 1m de profondeur (Gaudillère, 2004).

Les variables de sortie sont la vitesse de minéralisation journalière de l'azote et la quantité d'azote minéralisée cumulée depuis le début de la période d'étude.

iii LAI

L'évolution du Leaf Area Index (LAI) de chaque parcelle est simulé avec pas de temps journalier à l'aide du modèle de culture STICS® (Simulateur de mulTIdisciplinaire pour les Cultures Standard), développé à l'INRA depuis 1996. Ce modèle de culture décrit un grand nombre de processus écophysiologiques et agronomiques représentatifs du fonctionnement de la plupart des espèces cultivées, en grande

Tableau II. 1: Tableau de correspondance entre note et symptômes observés à l'échelle du cep

Note	Code	Signification
0	0*0	le cep est sain,
1	0*SF	un bras est sain, 1 bras présente des symptômes foliaires,
2	SF*SF	les deux bras présentent des symptômes foliaires,
3	A*0	un bras est sain, l'autre est mort,
4	A*SF	un bras présente des symptômes foliaires et l'autre est mort,
5	A*A	les deux bras sont morts

partie annuelles (Brisson et al., 1998 ; Brisson et al., 2002). L'adaptation de ce modèle à la vigne a été faite par Garcia (2006). Les variables d'entrée sont relatives au climat, au sol et à l'itinéraire de culture. Les variables de sortie sont relatives notamment à la production de biomasse (comme le LAI ou le rendement).

d Mesures de la biomasse produite et composition des tissus végétaux à la récolte

En 2004 et en 2005, des analyses de la composition des limbes (%N, %P, %Mg), et des bois (%N, %P, %Mg, %Arginine et %sucre totaux) ont été effectuées sur chacune des parcelles du réseau. Les prélèvements ont respectivement été réalisés à mi-véraison et en décembre sur 50 et 15 ceps sans symptôme choisis au hasard dans les parcelles. Les analyses ont été effectuées par le laboratoire LCA Aquitaine à Blanquefort (33) et le laboratoire INRA, UMR EGFV à Villenave d'Ornon (33). En 2004 et 2005, les poids de bois de taille ont également été mesurés en décembre sur les 15 ceps retenus parmi les 50 utilisés pour la composition des limbes (poids de bois frais à 40% d'humidité, en g/cep). Certaines parcelles n'ont pas été échantillonnées en 2005.

La teneur en azote assimilable des moûts (méthode classique, cf. J. Blouin, 1992) et le $\delta^{13}\text{C}$ des moûts de raisins ont été analysés sur les moûts de raisins à maturité en 2004, 2005 et 2006 (analyses effectuées au laboratoire INRA UMR EGFV Bordeaux). Le $\delta^{13}\text{C}$ est révélateur du stress hydrique subi pendant la phase véraison - maturité : plus la valeur absolue du $\delta^{13}\text{C}$ (grandeur négative) est faible, plus le stress a été fort.

Le poids de 100 baies à maturité a été calculé à partir du poids total mesuré de 200 baies (4 baies prélevées sur chacun des 50 ceps utilisés pour l'analyse des limbes).

C Construction de variables

Des transformations mathématiques ont été appliquées aux données sanitaires brutes collectées sur le réseau de parcelles, ainsi que sur les grandeurs journalières calculées par les modèles climatiques et les modèles écophysiologicals afin de construire des variables utilisables pour le traitement statistique.

1 Pré-traitement des données sanitaires

a Echelle de gravité des symptômes observés à l'échelle du cep

A partir des données disponibles issues des notations annuelles, on a retenu cinq états sanitaires possibles pour les ceps. Une note a été attribuée en conséquence à chaque cep, qui correspond à une gradation de la gravité de symptômes sur une échelle allant de 1 à 5, selon le tableau de correspondance (Tableau II. 1):

b Corrections des notes de gravité sur la base de l'état des lieux

i Différenciation des « ceps historiques »

Les ceps repérés par les codes 7, 8, 9, 11, 12, 13 à l'état des lieux en 2004 ne reçoivent jamais de note sanitaire sur les cinq ans : ils sont retirés de l'étude de l'apparition des symptômes pour toutes les années suivantes car ils présentent des caractéristiques singulières (jeune âge, mort, absent) pouvant fortement influencer l'expression de symptômes. Cependant, ils sont comptabilisés et conservés dans la description de la parcelle. On considère que tous ces ceps (ou leurs prédécesseurs) sont morts de maladies du bois, principale cause de mortalité dans le vignoble bordelais (les accidents de culture, comme le « déchaussage » sont considérés comme négligeables). Les années suivantes, on applique le même traitement aux nouveaux ceps repérés par ces codes à l'état des lieux de l'année considérée. Dans la suite on désignera cette catégorie de ceps sous le terme de « **ceps historiques** ».

Lorsqu'un cep meurt, il n'est pas remplacé dans la base de données par le cep éventuellement replanté physiquement à sa place dans la parcelle ; il devient un cep historique à partir de l'année suivante. On ne peut donc pas observer de transition de la note 5 (cep mort) à une note inférieure entre deux années pour un cep donné.

Tous les ceps recevant la note sanitaire 5 une année donnée apparaissent comme mort à l'état des lieux l'année suivante (code 9, cep historique). Les erreurs de notation dues à des ceps très desséchés mais non morts ont été repérées : dans ce cas, la note du cep a été rétrogradée à 4 l'année N. Ce type de correction ne concerne jamais plus de 2.4% des ceps de la parcelle.

Tableau II. 2: Table de conversion des notes pour les ceps ayant un bras morts

Note correction	avant	Note correction	après
0	⇒⇒⇒	3	
1	⇒⇒⇒	4	
2	⇒⇒⇒	4	
3	⇒⇒⇒	5	
4	⇒⇒⇒	5	
5	⇒⇒⇒	5	

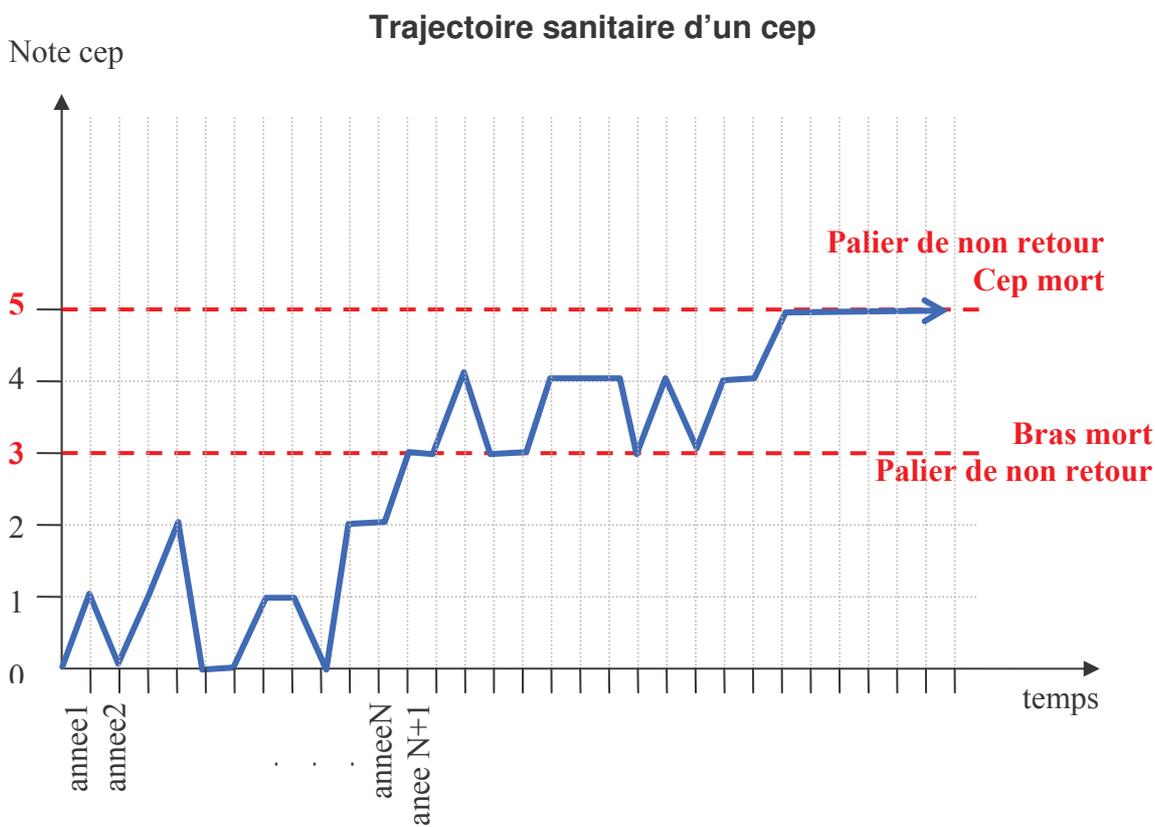


Fig.II. 2: Evolution de la note d'un cep au cours du temps. Les « paliers de non-retour » correspondent à des états sanitaires « non réversibles » : mort d'un bras (note = 3) ou de la totalité du cep (note=5)

ii Conservation de la mémoire
des bras morts

De même que la mort du cep, la mort d'un bras est considérée comme un phénomène irréversible dans la base de données. L'attribution d'une note à un cep ayant perdu un bras ne peut pas se faire sur la base de l'observation du seul bras restant ou sur l'observation de l'état d'un nouveau bras jeune dans le cas éventuel où le viticulteur conserve un sarment de l'année pour remplacer le bras coupé. Pour cette raison, tous les ceps repérés avec le code 10 à l'état des lieux ont vu leur note sanitaire automatiquement modifiée selon le tableau de conversion **Tableau II. 2**.

Lorsque la note du cep avant correction indique deux états différents pour les deux bras du cep (cas où le viticulteur a laissé pousser un sarment de remplacement donnant ainsi un nouveau bras au cep), on garde inchangé le bras présentant les symptômes les plus graves, et on considère que l'autre est apoplectique pour calculer la nouvelle note du cep. Cette conversion repose sur l'hypothèse que le jeune sarment de remplacement est le bras le moins atteint. Il serait moins susceptible de présenter des symptômes qu'un bras âgé de 18 ans ou plus, éventuellement porteur de plaies de tailles et ayant potentiellement déjà montré des symptômes foliaires dans le passé.

Toutefois, cette transformation augmente légèrement le pourcentage de ceps apoplectiques pour une année donnée et le nombre de ceps historiques à partir de l'année suivante. Ce type de correction concerne en moyenne 5.7% des ceps par parcelle, et n'excède jamais 16% des ceps de la parcelle.

Suite à cette transformation, tous les ceps ayant perdu un bras à l'état des lieux ont une note sanitaire au moins égale à 3 (un bras mort, un bras sain).

Ainsi définie, la note d'un cep évolue d'année en année sous contrainte : les paliers note=3 et note=5 sont des points de non retour après lesquels la note ne peut plus diminuer (**Fig II.2**). Le palier « note 3 » marque l'apparition de symptômes de type apoplexie (forme foudroyante).

c Le concept de Note Sanitaire à l'échelle de la parcelle

A l'échelle de la parcelle, sept variables sanitaires caractérisent l'état moyen des ceps de la parcelle pour une année donnée.

- **% de ceps historiques (X.historiques)** : cep morts, manquants ou récemment remplacés, repérés à l'état des lieux.
- **% de ceps exprimants (X. exprimants)** : rapport entre le nombre de ceps ayant une note supérieure ou égale à 1 et le nombre de ceps qui ne sont pas des ceps historiques.
- **% de ceps exprimant des symptômes de type décoloration foliaire uniquement (X.SFfolaire)** : rapport entre le nombre de ceps ayant une note égale à 1 ou 2, et le nombre de ceps qui ne sont pas des ceps historiques.
- **% de ceps exprimant des symptômes de type apoplexie, au sens large (X.apolarge)** : rapport entre le nombre de ceps ayant une note égale à 3, 4 ou 5 (au moins quelques rameaux entièrement desséchés) et le nombre de ceps qui ne sont pas des ceps historiques.
- **La note sanitaire des ceps qui ne sont pas des ceps historiques (NSvx)** : moyenne pondérée des notes attribuées à tous les ceps qui ne sont pas des ceps historiques (multipliée par 10).
- **La note sanitaire de l'ensemble de la parcelle (NStot)** : $NStot = (NSvx/10) * \% \text{ de ceps historiques}$. Elle décrit la parcelle dans son ensemble ; elle est d'autant plus élevée que la parcelle compte beaucoup de ceps historiques et / ou compte beaucoup de ceps exprimant des symptômes parmi les ceps dits « non historiques ».
- **Le cumul de ceps potentiellement porteurs de la maladie (X.cumul)** : pourcentage de ceps historiques ou ayant déjà exprimé des symptômes depuis le début de l'étude, pour une année donnée. Au bout de cinq ans de suivi, X.cumul constituerait une bonne approximation de l'incidence réelle des maladies du bois sur la parcelle (Marchi *et al.* 2006).

2 Construction de variables pédoclimatiques et écophysologiques à l'échelle de l'année et de la parcelle

Cf. Tableau récapitulatif de variables sur feuille volante.

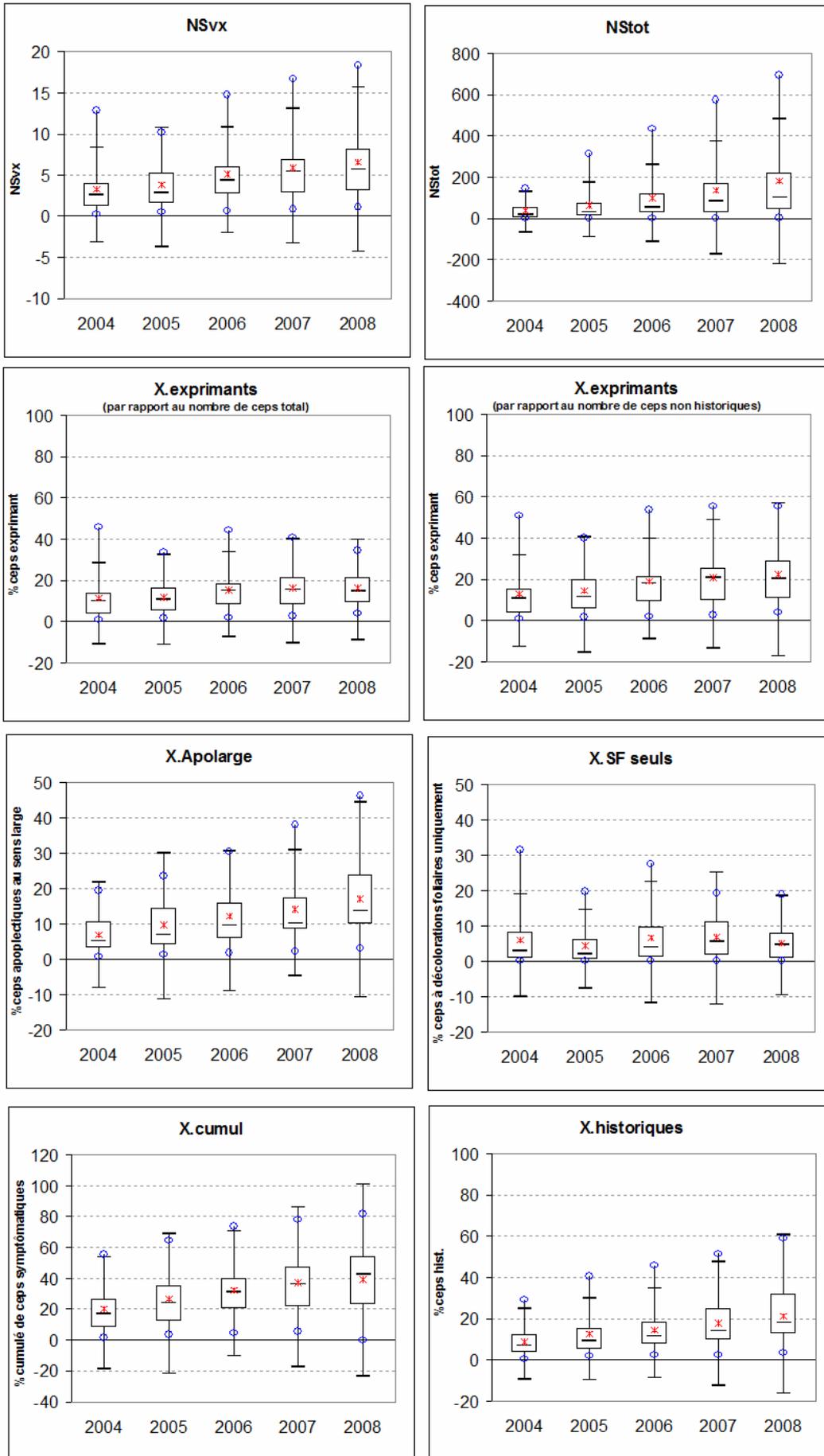


Fig.II. 3 : Description de l'état sanitaire du réseau. Les box plots indiquent respectivement la moyenne (croix rouge), la médiane (tiret noir), le premier quantile (Q1, limite inférieure de la boîte), le troisième quantile (Q3, limite supérieure de la boîte), les limites de l'intervalle $[Q1 - 1.5 \cdot (Q3 - Q1) ; Q3 + 1.5 \cdot (Q3 - Q1)]$ (moustaches), le minimum et le maximum (cercles bleus) de la variable sanitaire correspondante sur l'ensemble des parcelles du réseau

a Variables pédologiques

A partir des résultats fournis par les analyses de sols, les variables suivantes ont été extraites pour caractériser les parcelles en analyse statistique :

- **%argile (horizon 0-50cm) (Argile_0.50)**
- **%sable (horizon 0-50cm) (Sable_0.50)**
- **%argile (horizon 50 – 100 cm) (Argile_50.100)**
- **%sable (horizon 50 – 100 cm) (Sable_50.100)**
- **Réserve Utile en eau (en mm) (RU)**

Le taux de limons, corrélé par définition aux variables argile et sable n'est pas utilisé.

NB : D'autres caractéristiques des sols issues des analyses sont employées comme paramètres d'entrée des modèles utilisés pour évaluer les indicateurs calculés : % de matière organique, % de calcaire, % d'éléments grossiers.

b Variables climatiques :

A partir des données climatiques mesurées en station ou interpolées, trois grands types d'indicateurs intégrés sur une période définie et non plus journaliers sont extraits. Ils décrivent le climat sur une parcelle donnée pour une année donnée.

- Indicateurs hydriques : **SomP** traduit l'**abondance des précipitations** sur une période donnée (cumul des pluies en mm) ; **NBjP** qui traduit la **fréquence des pluies** sur une période donnée (nombre de jours où les précipitations sont non nulles sur une période donnée).
- Indicateurs thermiques moyens : **Tmoy** représente la **moyenne des températures journalières moyennes** sur une période donnée.

Les dates d'atteinte des **stades phénologiques** (en jour calendaire) **Débourrement (DD)**, **Floraison (DF)**, **Véraison (DV)**, et **Maturité(DM)** ont été estimées chaque année en prenant pour convention les sommes de température suivantes (en base 10°C) : Débourrement : 80°Cj, Floraison : 400°Cj, Véraison : 1100°Cj, Maturité : 1500°Cj. Elles sont considérées comme des variables indicatrices des conditions de température au cours du cycle de développement.

- Indicateur de contrainte thermique ponctuel : Pour chaque année, on a calculé la **température moyenne journalière maximale (Tmax)**, le **nombre de jours où la température**

moyenne dépasse 25°C (NBjTM25), et le **nombre de jours où la température journalière maximale est supérieure à 30°C (NBjTX30)**. Une température moyenne journalière de 25°C correspond à la température de croissance optimale pour la vigne (Nigond,1957 ; Buttrose, 1968 ; Alleweldt et al., 1982, Stoev et Slavtcheva, 1982, cités par I. Garcia de Cortazar Aauri, 2006). A partir de 30°C, la croissance est freinée (Kriedemann et Smart, 1971 ; Champagnol, 1984 ; Hugglin et Schneider, 1998, cités par I. Garcia de Cortazar Aauri, 2006). La température moyenne du jour ne dépassant pas 30°C sur l'ensemble du jeu de données climatiques considéré pour cette étude, on définit ce seuil sur les températures maximales du jour.

Les variables SomP, NBjP, est Tmoy ont été intégrées sur plusieurs échelles de temps :

- sur chaque phase de développement phénologique entre le **débourrement** et la **maturité** : 3 variables sont ainsi obtenues à partir de chaque indicateur. Elles sont utilisées pour caractériser le climat des années de la période d'étude. (Nomenclature : cf.Table des variables)
- sur des micro-phases d'une durée de 100°Cj, entre 0 et 1500°Cj. La durée de 100°Cj a été sélectionnée après comparaison de la variabilité inter-phase des indicateurs intégrés sur des durées de 50°C, 100°C, et 200°Cj. (Nomenclature : cf.Table des variables)

c Indicateurs de stress

A partir des sorties journalières des modèles de bilan hydrique et de bilan azoté, des indicateurs représentatifs de l'année sont calculés en intégrant l'**indice de stress ISv** et la **quantité d'azote minéralisée (en grammes) par plante (VNPL) sur des intervalles de temps d'une durée de 100°Cj entre 0 et 1500°Cj**. On obtient ainsi 15 variables de stress hydrique et 15 variables de vitesse de minéralisation pour décrire une parcelle, une année donnée (Nomenclature : cf.Table des variables).

d Indicateurs de vigueur

A partir des courbes de LAI fournies par STICS, on extrait deux variables permettant de caractériser la vigueur d'une parcelle, une année donnée : le **LAI maximum (LAI_max)** atteint chaque année qui traduit la quantité de biomasse végétative produite par la vigne ; et la **pente de**

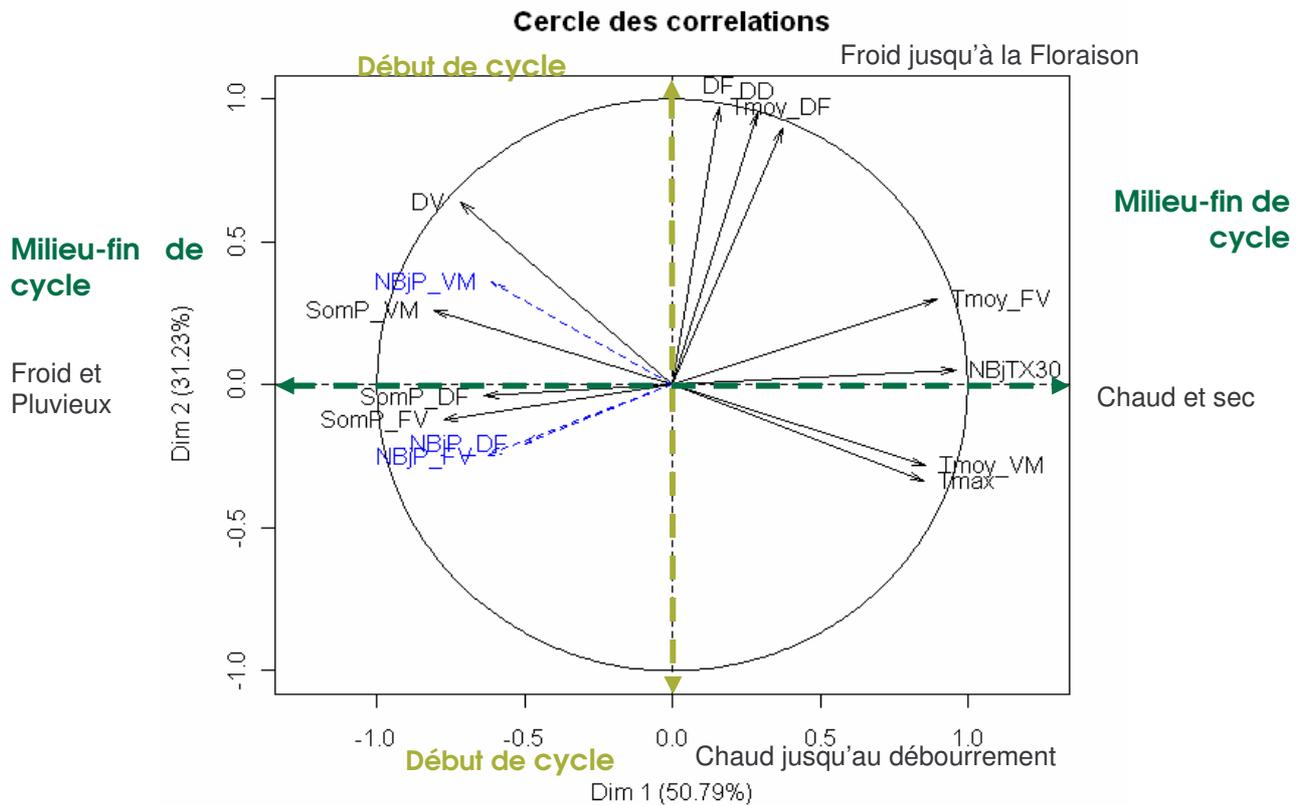
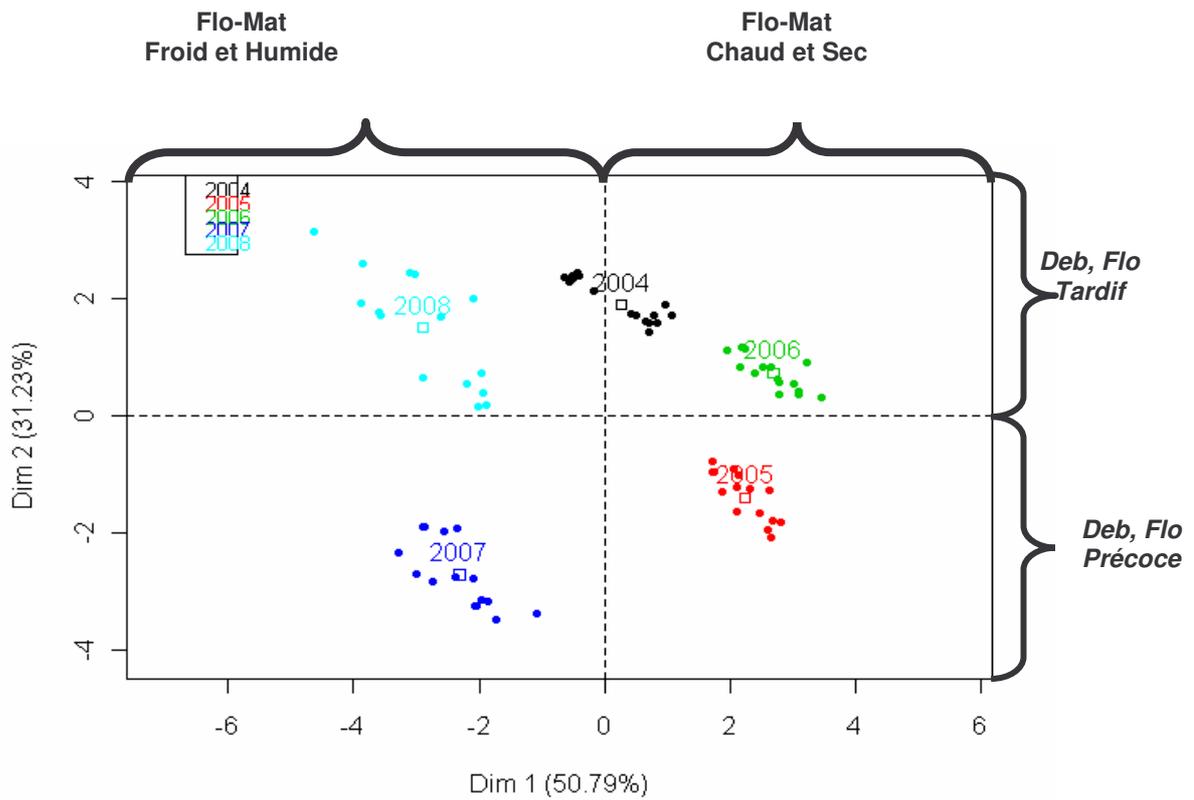


Fig.II. 4: ACP permettant la caractérisation climatique des années. (a)Représentation des individus et (b)cercle des corrélations représentation des variables)

la courbe de LAI pendant la phase de croissance active calculée entre la date de déploiement complet de la première feuille après le débourrement et la date d'atteinte du palier de LAI (**LAI_pente**). LAI_pente traduit la vitesse de production de la biomasse.

Les résultats des mesures et des analyses effectuées sur des échantillons de ceps en 2004 et 2005 sont également traduits sous forme de variables : on utilise en particulier le $\delta^{13}\text{C}$ des **moûts de raisins** et le **poids de bois de taille ramené à l'unité de surface (1m²) de vignoble (Pds_bt_surf)**.

D Méthodologie statistique

1 Exploration de la variabilité des variables construites selon les deux dimensions de l'étude

Cette étude a pour objectif d'étudier la fluctuation bidirectionnelle de l'expression des symptômes des maladies du bois : l'ensemble des variables mobilisées (descripteurs du comportement sanitaire, du fonctionnement écophysio-physiologique, ou des facteurs du milieu) fluctuent à la fois dans l'espace (entre parcelles) et dans le temps (entre années).

a Etude des fluctuations des variables sanitaires entre années et entre parcelles

Des ANOVA à deux facteurs sur les variables sanitaires X, exprimants, NStot et NSvx, sont utilisées pour tester l'effet des facteurs « année » et « parcelle » sur ces variables. L'hypothèse d'homosédasticité du modèle d'ANOVA est testée avec le test de Levene, sur chaque facteur. L'hypothèse de normalité de résidus est testée par Shapiro-Wilk pour un risque α de 1%.

Les valeurs moyennes de X, exprimants, NStot et NSvx sont comparées entre années d'une part et entre parcelles d'autre part avec le test de comparaisons de moyennes Least Significant Differences (LSD), pour un risque $\alpha = 5\%$ après application de la correction de Bonferroni.

Le dispositif expérimental ne permet pas de tester l'interaction entre années et parcelles et nous force à considérer les notations effectuées sur une même parcelle comme étant indépendantes entre elles.

Afin de tester cette hypothèse de travail qui semble *a priori* abusive dans le cas de maladies de dépérissement, on découpe la variable NStot en cinq variables annuelles X.NStot_2004, X.NStot_2005, X.NStot_2006, X.NStot_2007, X.NStot_2008. Chacune de ces variables stocke la valeur prise par la variable pour l'année correspondant au suffixe ajouté. On applique la même transformation aux variables X.NSvx et X.exprimants. On dit que l'on a « annualisé » les variables.

On calcule les coefficients de corrélation entre les variables X.NStot_2004, X.NStot_2005, X.NStot_2006, X.NStot_2007, et X.NStot_2008, puis entre les variables X.NSvx_2004, X.NSvx_2005, X.NSvx_2006, X.NSvx_2007, et X.NSvx_2008, et enfin entre les variables X.exprimants_2004, X.exprimants_2005, X.exprimants_2006, X.exprimants_2007, et X.exprimants_2008.

b Caractérisation de la variabilité entre année liée au climat

Les 5 années d'étude sont caractérisées en fonction des facteurs du milieu variant dans le temps : on considère uniquement les variables climatiques, les variables pédologiques gardant des valeurs constantes d'une année à l'autre. Pour cela, on réalise des Analyses en Composantes Principales (ACP) en utilisant différentes combinaisons de variables climatiques. On recherche l'ACP permettant de séparer au mieux les nuages de points correspondant aux 5 années, tout en conservant une bonne représentation de la variabilité dans le plan. On privilégie les ACP mobilisant un nombre modéré de variables afin de faciliter l'interprétation des axes.

La caractérisation climatique des années d'étude permet d'orienter la sélection des facteurs du milieu à cibler pour l'étude des relations entre milieu et comportement sanitaire.

2 Recherche de liaisons entre état sanitaire, facteurs du milieu, et état physiologique par une approche classification – confrontation

La méthodologie déployée pour mettre en évidence les relations existant entre comportement sanitaire d'une part, et fonctionnement écophysio-physiologique et conditions du milieu d'autre part repose sur une stratégie de classification – confrontation.

Tableau II. 3 : table d'ANOVA. Effet des des facteurs Année et Parcelles sur les variables climatiques DD, DF, DV, DM, SomP_DF, SomP_FV, SOMP_VM

<p>DD Anova Table (Type II tests)</p> <p>Response: dataset[, i]</p> <table border="1"> <tr><th>Sum Sq</th><th>DF</th><th>F value</th><th>Pr(>F)</th></tr> <tr><td>33866</td><td>4</td><td>786.8694</td><td>< 2.2e-16 ***</td></tr> <tr><td>Parcelle</td><td>1019</td><td>21</td><td>4.5112 3.509e-07 ***</td></tr> <tr><td>Residuals</td><td>904</td><td>84</td><td></td></tr> </table> <p>Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1</p>	Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)	33866	4	786.8694	< 2.2e-16 ***	Parcelle	1019	21	4.5112 3.509e-07 ***	Residuals	904	84		<p>SomP_DF Anova Table (Type II tests)</p> <p>Response: dataset[, i]</p> <table border="1"> <tr><th>Sum Sq</th><th>DF</th><th>F value</th><th>Pr(>F)</th></tr> <tr><td>27931</td><td>4</td><td>23.420</td><td>5.005e-13 ***</td></tr> <tr><td>Parcelle</td><td>381881</td><td>21</td><td>44.911 < 2.2e-16 ***</td></tr> <tr><td>Residuals</td><td>34012</td><td>84</td><td></td></tr> </table> <p>Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1</p>	Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)	27931	4	23.420	5.005e-13 ***	Parcelle	381881	21	44.911 < 2.2e-16 ***	Residuals	34012	84	
Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)																														
33866	4	786.8694	< 2.2e-16 ***																														
Parcelle	1019	21	4.5112 3.509e-07 ***																														
Residuals	904	84																															
Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)																														
27931	4	23.420	5.005e-13 ***																														
Parcelle	381881	21	44.911 < 2.2e-16 ***																														
Residuals	34012	84																															
<p>DF Anova Table (Type II tests)</p> <p>Response: dataset[, i]</p> <table border="1"> <tr><th>Sum Sq</th><th>DF</th><th>F value</th><th>Pr(>F)</th></tr> <tr><td>7523.2</td><td>4</td><td>1646.016</td><td>< 2.2e-16 ***</td></tr> <tr><td>Parcelle</td><td>372.2</td><td>21</td><td>15.509 < 2.2e-16 ***</td></tr> <tr><td>Residuals</td><td>96.0</td><td>84</td><td></td></tr> </table> <p>Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1</p>	Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)	7523.2	4	1646.016	< 2.2e-16 ***	Parcelle	372.2	21	15.509 < 2.2e-16 ***	Residuals	96.0	84		<p>SomP_FV Anova Table (Type II tests)</p> <p>Response: dataset[, i]</p> <table border="1"> <tr><th>Sum Sq</th><th>DF</th><th>F value</th><th>Pr(>F)</th></tr> <tr><td>152151</td><td>4</td><td>129.4854</td><td><2e-16 ***</td></tr> <tr><td>Parcelle</td><td>8856</td><td>21</td><td>1.3691 0.1581</td></tr> <tr><td>Residuals</td><td>26875</td><td>84</td><td></td></tr> </table> <p>Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1</p>	Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)	152151	4	129.4854	<2e-16 ***	Parcelle	8856	21	1.3691 0.1581	Residuals	26875	84	
Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)																														
7523.2	4	1646.016	< 2.2e-16 ***																														
Parcelle	372.2	21	15.509 < 2.2e-16 ***																														
Residuals	96.0	84																															
Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)																														
152151	4	129.4854	<2e-16 ***																														
Parcelle	8856	21	1.3691 0.1581																														
Residuals	26875	84																															
<p>DV Anova Table (Type II tests)</p> <p>Response: dataset[, i]</p> <table border="1"> <tr><th>Sum Sq</th><th>DF</th><th>F value</th><th>Pr(>F)</th></tr> <tr><td>6818.4</td><td>4</td><td>778.266</td><td>< 2.2e-16 ***</td></tr> <tr><td>Parcelle</td><td>938.0</td><td>21</td><td>20.399 < 2.2e-16 ***</td></tr> <tr><td>Residuals</td><td>184.0</td><td>84</td><td></td></tr> </table> <p>Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1</p>	Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)	6818.4	4	778.266	< 2.2e-16 ***	Parcelle	938.0	21	20.399 < 2.2e-16 ***	Residuals	184.0	84		<p>SomP_VM Anova Table (Type II tests)</p> <p>Response: dataset[, i]</p> <table border="1"> <tr><th>Sum Sq</th><th>DF</th><th>F value</th><th>Pr(>F)</th></tr> <tr><td>115624</td><td>4</td><td>47.2254</td><td><2e-16 ***</td></tr> <tr><td>Parcelle</td><td>17413</td><td>21</td><td>1.3547 0.166</td></tr> <tr><td>Residuals</td><td>51415</td><td>84</td><td></td></tr> </table> <p>Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1</p>	Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)	115624	4	47.2254	<2e-16 ***	Parcelle	17413	21	1.3547 0.166	Residuals	51415	84	
Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)																														
6818.4	4	778.266	< 2.2e-16 ***																														
Parcelle	938.0	21	20.399 < 2.2e-16 ***																														
Residuals	184.0	84																															
Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)																														
115624	4	47.2254	<2e-16 ***																														
Parcelle	17413	21	1.3547 0.166																														
Residuals	51415	84																															
<p>DM Anova Table (Type II tests)</p> <p>Response: dataset[, i]</p> <table border="1"> <tr><th>Sum Sq</th><th>DF</th><th>F value</th><th>Pr(>F)</th></tr> <tr><td>32736</td><td>4</td><td>108.1025</td><td>< 2.2e-16 ***</td></tr> <tr><td>Parcelle</td><td>6139</td><td>21</td><td>3.8612 4.975e-06 ***</td></tr> <tr><td>Residuals</td><td>6359</td><td>84</td><td></td></tr> </table> <p>Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1</p>	Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)	32736	4	108.1025	< 2.2e-16 ***	Parcelle	6139	21	3.8612 4.975e-06 ***	Residuals	6359	84																		
Sum Sq	DF	F value	Pr(>F)																														
32736	4	108.1025	< 2.2e-16 ***																														
Parcelle	6139	21	3.8612 4.975e-06 ***																														
Residuals	6359	84																															

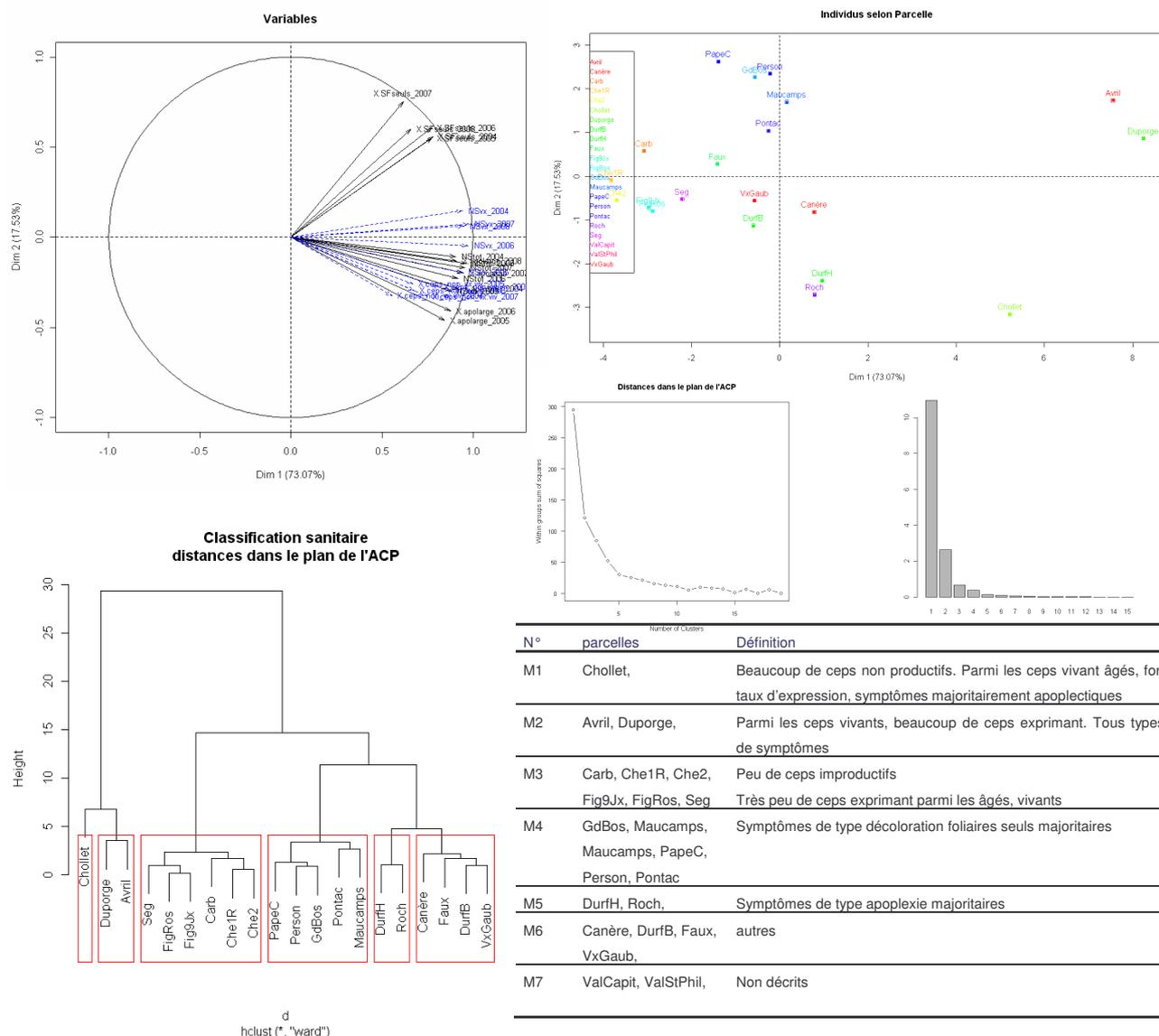


Fig.II. 5. : ACP et classification correspondante sur les variables sanitaires

a Classification des parcelles selon leur « vécus » sanitaires, pédologiques, climatiques et écophysiologicals

i Annualisation des variables pour l'ACP

Les variables impliquées dans l'étude appartiennent à 5 grands groupes : les variables sanitaires (groupe M), les variables pédologiques (S), les variables climatiques (C), les indicateurs de stress (I) et les indicateurs de vigueur (B) (cf §C.2).

Pour chacun de ces groupes de variables, on réalise une ACP. Cette analyse nécessite d'avoir au préalable annualisé les variables selon le même procédé que celui déjà appliqué aux variables sanitaires pour l'étude des corrélations entre années (cette étape ne s'applique pas aux variables pédologiques). Le comportement sanitaire et écophysiological des plantes, ainsi que les caractéristiques du milieu sont désormais représentés par des variables différentes pour chaque année. Les individus, dont le nombre est réduit à 22 par cette transformation correspondent aux 22 parcelles. Elles sont alors décrites par la combinaison des 5 états pédo-climatiques, écophysiologicals ou sanitaires rencontrés au cours des 5 ans. Ces états ne sont pas ordonnés chronologiquement dans cette approche.

Dans le cas de la classification sanitaire, on exclut les deux parcelles « ValCapit » et « ValSt Phil » de la population de parcelles. En effet, ces deux parcelles font l'objet de pratiques prophylactiques particulières (application systématique d'un mastic sur les plaies de taille depuis la plantation). On préfère les traiter séparément en faisant l'hypothèse qu'elles ont un schéma d'expression différent, influencé par cette pratique forte.

Pour les catégories correspondant aux variables climatiques et aux indicateurs de stress, on utilise les variables intégrées sur les micro-phases de 100°Cj. En raison du très grand nombre de variables disponibles, avant l'annualisation des variables, on effectue une présélection des variables à utiliser pour l'ACP en calculant les coefficients de corrélation entre chacun des 15 indicateurs et les variables sanitaires NStot, NSvx et X.exprimant. On considère que les variables fournissant les coefficients de corrélation les plus élevés correspondent aux périodes du cycle critiques ou

le lien entre climat et expression de symptômes semble le plus marqué. Ce sont les seules que l'on retient : elles sont ensuite annualisées et utilisées pour l'ACP.

Afin de préciser la relation entre les variables sanitaires d'une part, et les variables climatiques ou indicateurs de stress intégrés sur 100°Cj d'autre part, on réalise également des régressions linéaires et polynomiales d'ordre deux entre ces deux catégories de variables (non annualisées) sur les différentes micro-phases du cycle.

ii Classification hiérarchique ascendante

Afin de délimiter des groupes de parcelles, à la suite de chaque ACP, on effectue une classification hiérarchique ascendante basée sur le calcul des distances selon la méthode de Ward à partir de coordonnées des individus dans le plan de l'ACP. Le nombre de clusters pertinent est déterminé par le point de chute lu sur la courbe des sommes des carrés des écarts à la moyenne intra groupe en fonction du nombre de clusters.

b Confrontation des classifications et recherche de concomitances

Les cinq classifications de parcelles obtenues sont traduites par 5 variables qualitatives discrètes (Maladie, Sol, Climat, Indic_Stress, Biomasse) dont le nombre de modalités est égal au nombre de clusters délimités. Ces cinq variables sont soumises à une Analyse Factorielle des Correspondances Multiples (AFCM). Les axes du plan retenu pour la représentation des variables sont interprétés en utilisant les modalités de variables contribuant le plus fortement à chaque axe.

Afin de délimiter des groupes de modalités (Mod) d'une part, et des groupes de parcelles (P) d'autre part, deux classifications ascendantes sont réalisées sur les modalités des variables et sur les individus, en utilisant les distances entre leurs coordonnées dans le plan de l'AFCM. La première classification permet d'identifier les caractéristiques pédo-climatiques sanitaires et écophysiological observées concomitamment sur les mêmes parcelles. La deuxième classification permet de délimiter des ensembles de parcelles ayant un même profil à la fois sanitaire, climatique, pédologique et écophysiological. Les deux classifications sont ensuite comparées à l'aide de tableaux de fréquence.

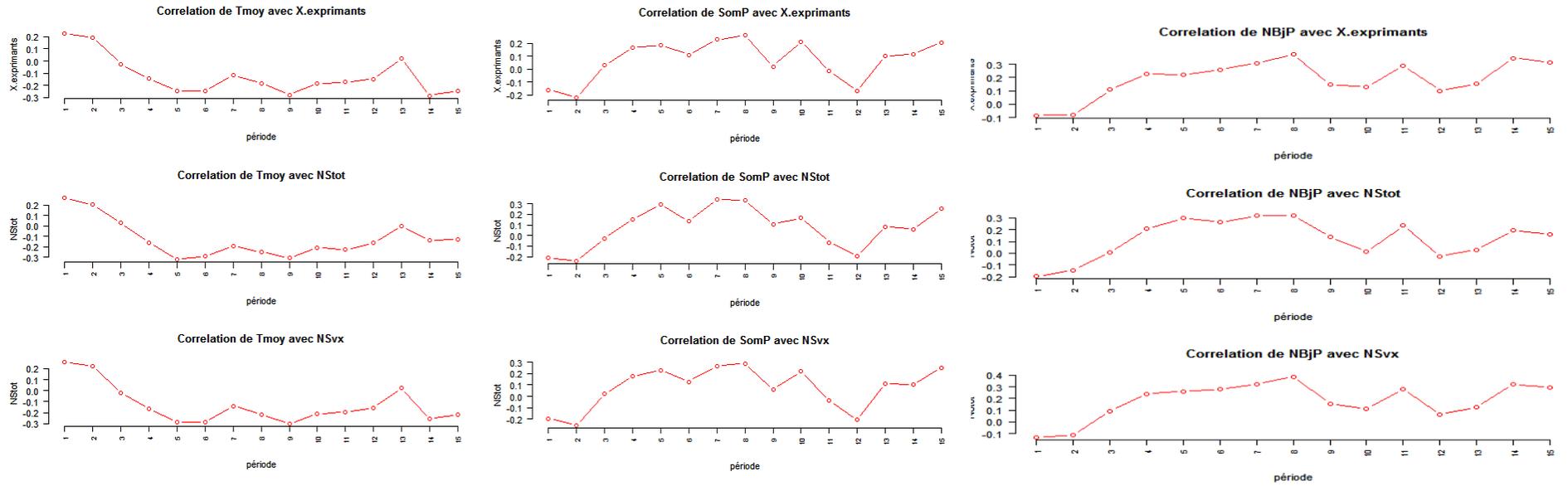


Fig.II. 6: Evolution des coefficients de corrélation entre les variables sanitaires et les variables du climat intégrées sur 100°Cj au cours du cycle. Nbjp : Nombre de jours de pluies ; SomP : somme des précipitations ; Tmoy : Température moyenne (sur 100°Cj).

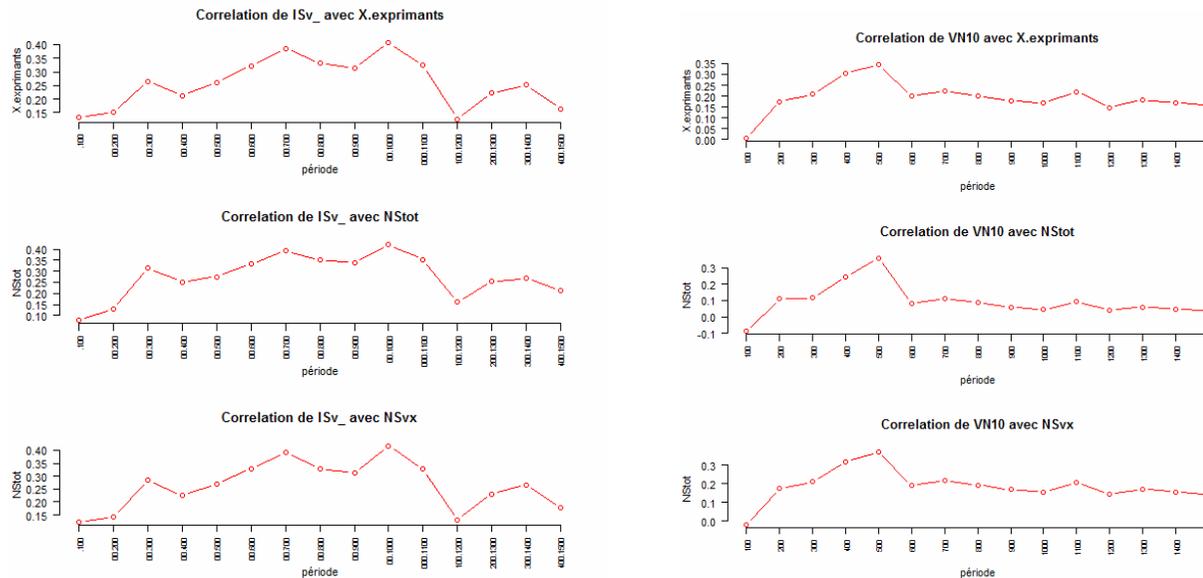


Fig.II. 7 : Evolution des coefficients de corrélation entre les variables sanitaires et les indicateurs de stress intégrés sur 100°Cj , au cours du cycle. ISv : Indice de stress Hydrique, VN10 : vitesse de minéralisation (gN/pl/j)

III Résultats

A Etat sanitaire du réseau INRA 33

Les parcelles du réseau INRA 33 présentent des proportions de ceps historiques variables au début de l'étude, allant de 0.47% à 30% (moyenne 8,7%) (Fig.II. 3). La proportion de ceps historiques augmente sur l'ensemble du réseau à raison de 3% par an en moyenne. En 2008, ce pourcentage atteint 21% en moyenne (3.4 à 59%) (cf. Annexe III).

La proportion de ceps exprimant augmente de 12,87% en 2004 à 22.26% en 2008. Si l'on rapporte ce pourcentage au nombre total (et constant) de ceps sur la parcelle (ceps historiques+ceps non historiques) on obtient un pourcentage de ceps exprimant des symptômes augmentant de 11.36% à 16.1% en moyenne entre 2004 et 2008 sur le réseau INRA 33. Il est à noter que si on observe une progression du nombre de ceps exprimant sur toutes les parcelles, on remarque également une forte variabilité entre parcelles : en 2008, le pourcentage de ceps exprimant est compris entre 4.6% et 55.6%.

Alors que le pourcentage de ceps exprimant augmente fortement de 2005 à 2006, il retrouve des marges de progression plus faibles entre 2006 et 2007, et entre 2007 et 2008.

Le cumul de ceps exprimant indique que 4 à 70% des ceps non historiques des parcelles seraient atteints de maladies du bois en 2008.

Les notes sanitaires attribuées aux parcelles croissent également de 2004 à 2008. La note sanitaire des ceps vivants et âgés de plus de 18 ans suit une allure semblable au % de ceps exprimant : il ne semble pas y avoir de modification forte de la proportion des différents types de symptômes observés au sein des parcelles au cours de la période d'étude. La note sanitaire de l'ensemble de la parcelle progresse régulièrement sur l'ensemble du réseau (+30 tous les ans), mais les pentes sont très variables d'une parcelle à l'autre (+3 à +570).

Les ANOVA sur les variables sanitaires % de ceps exprimant, % de ceps exprimant uniquement des symptômes foliaires, % de ceps exprimant des symptômes d'apoplexie partielle (seulement sur un bras) ou totale (mort du cep), NSvx, et NStot révèlent toutes un effet significatif de l'année et de la parcelle. L'hypothèse d'homoscédasticité des facteurs est

toujours satisfaite, sauf dans le cas d'effet du facteur parcelle sur % SF seuls.

La normalité des résidus est vérifiée selon Shapiro Wilk avec un risque de première espèce $\alpha = 5\%$ sauf pour les ANOVA sur %SFseuls et %Apolarge (cf. tables)

B Caractérisation climatique des années

L'ACP utilisant la combinaison de variables climatiques ci-après est retenue comme étant la plus satisfaisante : le pourcentage de variabilité représentée dans le plan est de 80% et les nuages de points correspondant aux 5 années de mesures sont bien individualisés dans le plan :

- DD, DF, DV, DM
- Tmax
- Tmoy_DF, Tmoy_FV, Tmoy_VM,
- SomP_DF, SomP_FV, SomP_VM,

L'utilisation d'indicateurs climatiques intégrés sur des micro phases de 100°CJ, qui décrivent plus finement le profil climatique annuel, n'est donc pas nécessaire pour obtenir une bonne séparation des années.

La répartition des points dans le plan de l'ACP, confronté au cercle des corrélations permet de proposer la caractérisation suivante des années climatiques, à l'aide du cercle des corrélations (

Fig.II. 4) :

- 2004, 2008 et 2006 sont des années à débourrement et floraison tardif : le début du cycle est ralenti par des températures fraîches. En revanche, 2005 et 2007 sont des années à début de cycle précoce (Débourrement et Floraison) .
- 2005, et 2006 ont un climat sec et chaud de la floraison à la maturité. Au contraire en 2007 et 2008, le climat reste froid et humide au cours de cette période ; 2004 est en situation intermédiaire.

Parallèlement, les graphiques des effets « année » des ANOVA et les tests de comparaison de moyennes sur les variables sanitaires (cf ci-dessus) soulignent que :

- Le pourcentage de ceps vivants, âgés de plus de 18 ans exprimant de symptômes est significativement plus élevé en {2006, 2007, 2008} par rapport à {2004-2005}. NSvx suit la même évolution.
- Le pourcentage de ceps exprimant uniquement des symptômes foliaires est significativement plus faible en 2005 par rapport à {2006-2007}.

Fig.II. 6 : ACP et classification correspondante sur les variables climatiques

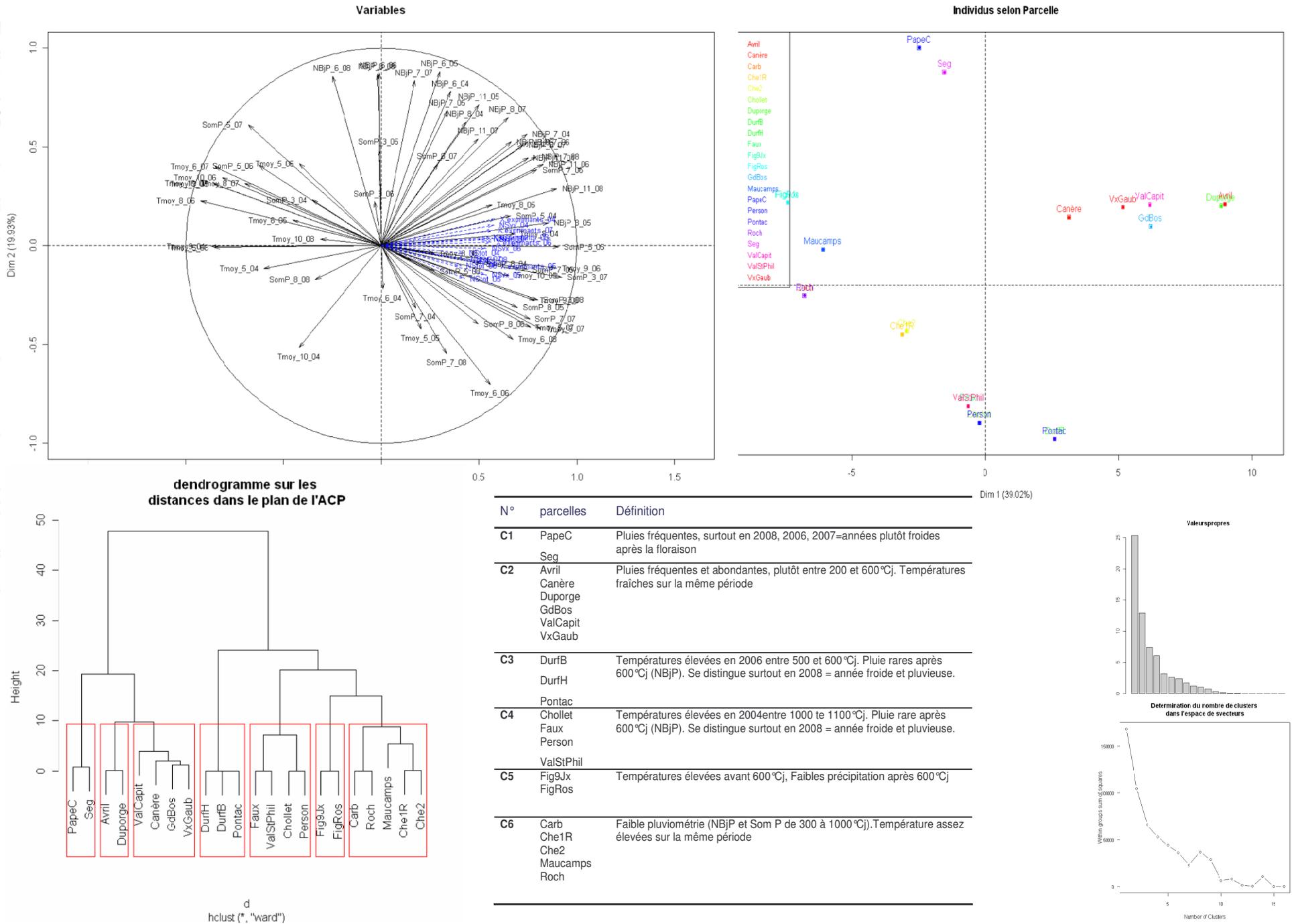
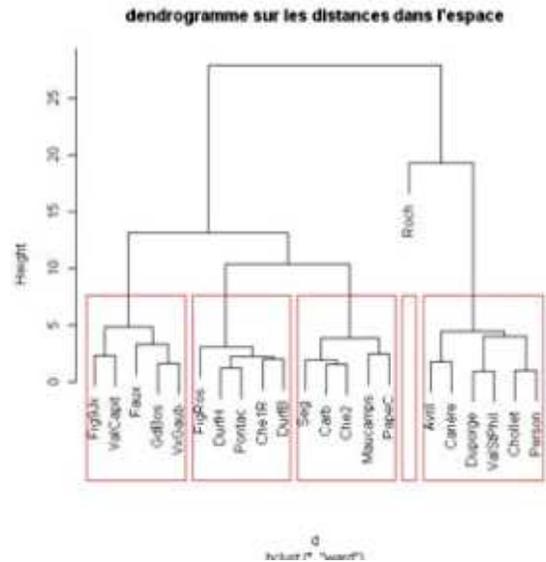
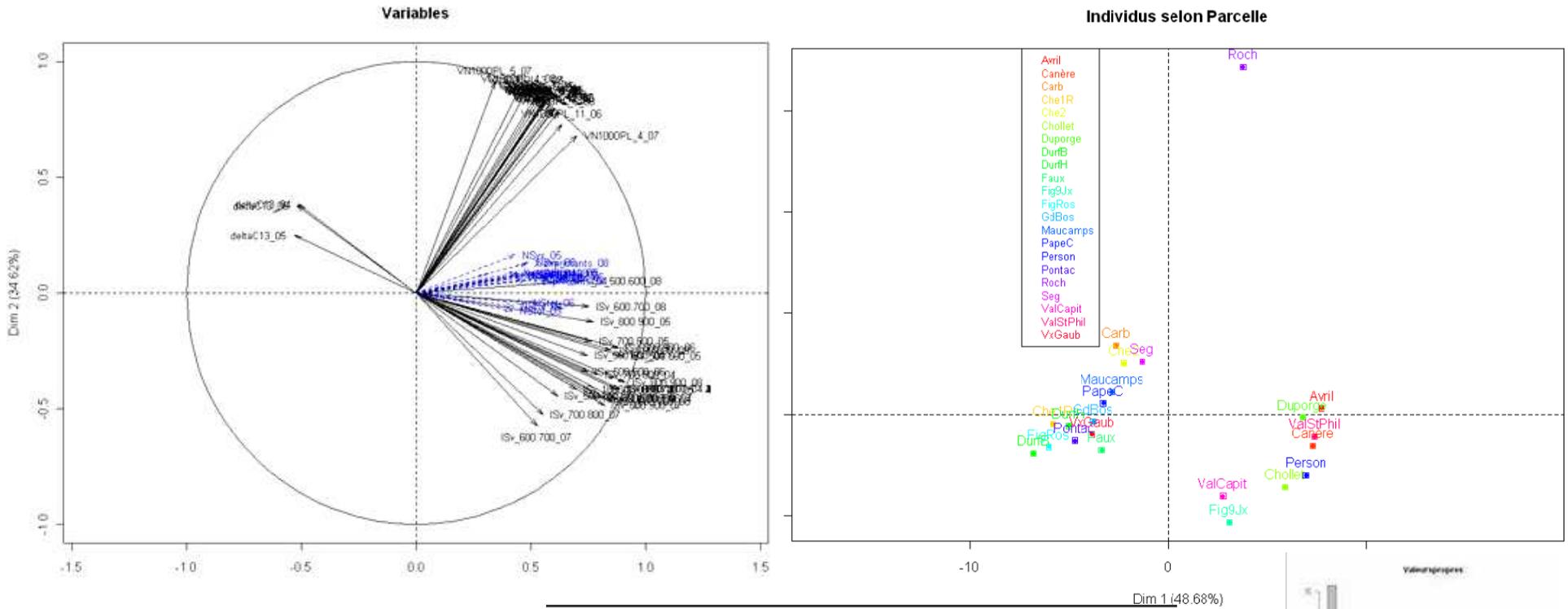
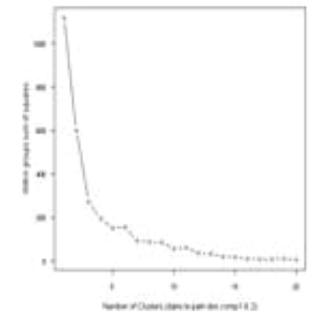
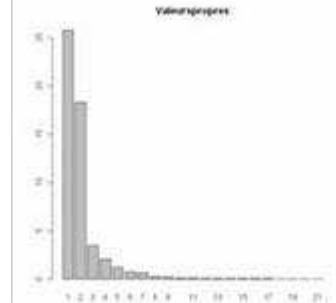


Fig. 7 : ACP et classification correspondante sur les indicateurs de stress



N° classe	Parcelle	Description
11	Fig9Jx	Faible vitesse de minéralisation
	ValCapit	Absence de stress hydrique entre 600 et 700 °C, en 2007=année froide à partir de la floraison
12	Avril, Canère	Absence de stress hydrique, quelque soit l'année, entre 600 et 1100 °C]
	Chollet, Duporge	
	Person, ValStPhil	
13	Roch	Très forte vitesse de minéralisation
14	Carb, Che2	Stress hydrique modéré, y compris les années pluvieuses (2004, 2007, 2008)
	Maucamps	
	PapeC, Seg	
15	Che1R	Stress hydrique modéré, y compris les années pluvieuses (2004, 2007, 2008)
	GdBos	
	VxGaub	
16	DurfB, DurfH	Stress hydrique modéré, y compris les années pluvieuses (2004, 2007, 2008). Vitesse de minéralisation à tendance faible
	Faux, FigRos	
	Pontac	



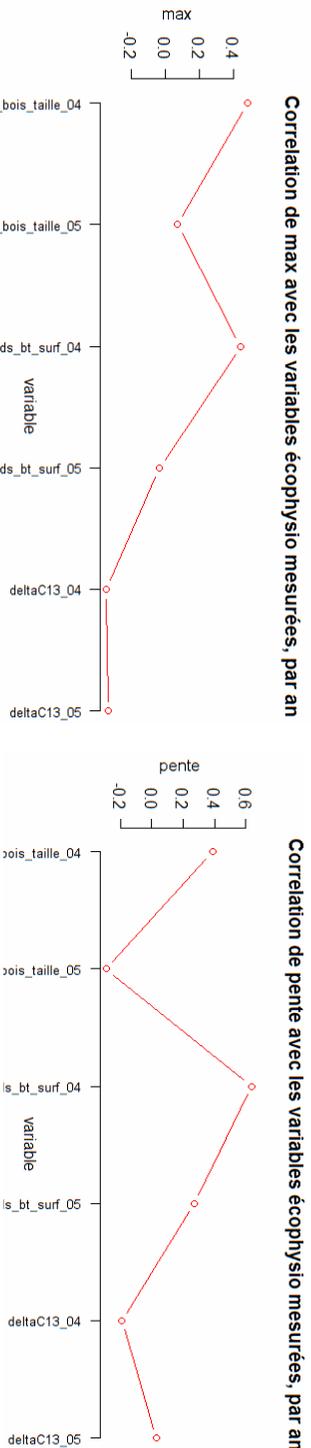
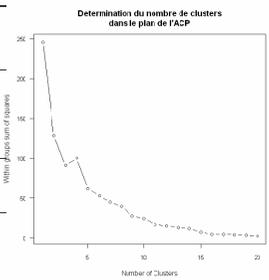
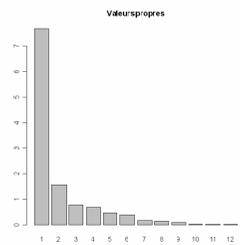
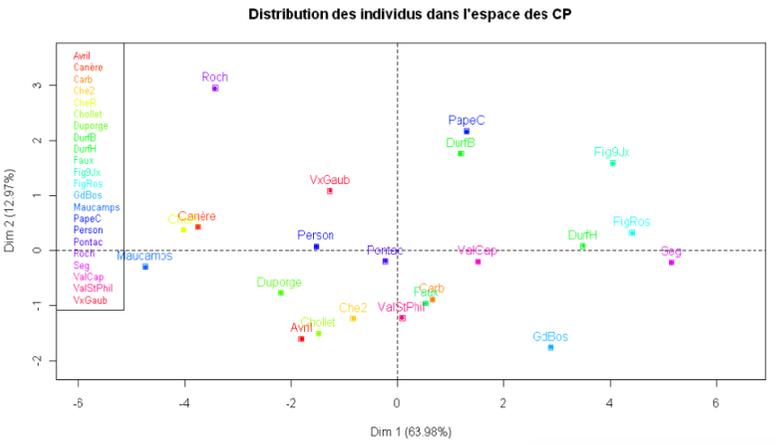


Fig.II. 8 : coefficients de corrélation entre indicateurs de biomasse mesurés et calculés. Pds_Bois_Taille : Poids de bois de taille mesuré par cep (g/cep) ; Pds_bt surf : poids de bois de taille par unité de surface du vignoble (g/m²) ; max : LAI maximum simulé avec STICS ; pente : pente de la courbe de LAI simulé avec STICS



Biomasse	Parcelle	Description
B1	GdBos	Forte accumulation de biomasse (haut palier de LAI)
B2	DurfH, Fig9Jx FigRos, Seg	Production rapide de biomasse (forte pente de LAI)
B3	Roch	Faible production de biomasse (palier de LAI bas), mais production rapide
B4	Canère, Che1R Maucamps	Production de biomasse lente te faible
B5	Avril, Che2 Chollet, Duporge Person, VxGaub	Production de biomasse plutôt lente te faible
B6	DurfB PapeC	Production de biomasse plutôt rapide mais modérée (palier de LAI moyen faible)
B7	Carb, Faux Pontac ValCapit, ValSiPhil	Production de biomasse plutôt élevé (haut palier, mais faibles bois de taille)

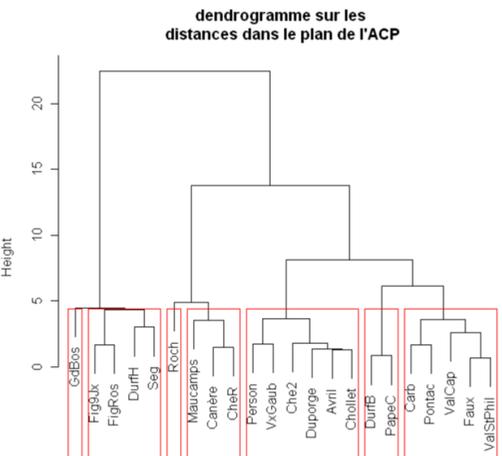
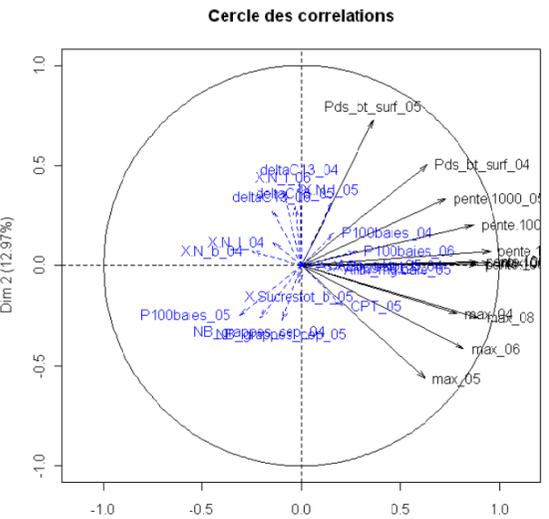


Fig.II. 9 : ACP et classification correspondante sur les indicateurs de vigueur

C Classification des parcelles

1 Justification de l'utilisation de variables annualisées

Le traitement en ACP des 110 observations (22 parcelles x 5 ans) ne permet pas de mettre en évidence des nuages de points distincts (résultats non montrés). Effectivement, pour toutes les variables agro climatiques considérées, les ANOVA révèlent que la variabilité expliquée par le facteur année est très supérieure à la variabilité expliquée par le facteur parcelle. Ces variables ne permettent donc pas de séparer les parcelles ni des combinaisons « parcelle » x « année » (Tableau II. 1).

D'autre part l'étude des corrélations sur les variables sanitaires entre année, montre que l'expression de symptômes une année N est liée à l'état sanitaire de la parcelle l'année N-1 : les 110 observations ne peuvent donc pas être traitées comme 110 individus indépendants (cf matrices de corrélation).

Ces résultats viennent appuyer l'utilisation de variables annualisées pour les classifications.

2 Classification des parcelles selon 5 types de critères

a Classification sanitaire

Les variables retenues après annualisation pour la classification sanitaire sont :

- La note sanitaire de l'ensemble de la parcelle NStot. C'est l'indicateur qui intègre le plus d'informations : il prend en compte la proportion totale des ceps touchés par les maladies du bois (proportion de ceps historiques et proportion de ceps exprimant) ainsi que la gravité des symptômes répertoriés parmi les ceps vivants exprimant et leur proportion.
- Les variables %Apolarge et %SFseuls

L'intégration de ces deux variables permet de donner plus de poids aux ceps non historiques et de distinguer les symptômes de type forme lente (décolorations foliaires) d'une part et forme aiguë (apoplexie totale ou partielle) d'autre part, (Hypothèse : les mécanismes écophysologiques conduisant à l'apoplexie et aux décolorations foliaires sont de nature et d'origine différente).

Les deux premiers facteurs de l'ACP permettent de représenter 90,6% de la variabilité dans le plan. La classification hiérarchique sur les coordonnées des parcelles dans le plan de l'ACP fournit les 6 classes présentées sur la (Fig.II. 1).

b Classification climat

L'étude des corrélations entre variable sanitaire et variables climatiques au cours du cycle de culture fournit des résultats similaires quelle que soit la variable sanitaire considérée. Les corrélations entre les deux types de variables restent toujours inférieures à 0,39, quelle que soit la période du cycle et la grandeur considérée (Pluie ou température)

Les corrélations maximales sont obtenues entre 600 et 800°Cj pour SomP, et NbjP, et entre sur les phases 400-500 et 800-900°Cj pour la température. (Corrélation négative)

L'abondance des pluies sur la phase végétative post Floraison et la faible température de l'air à la floraison et en pré-véraison semblent donc être des facteurs favorisant l'expression des symptômes (Fig.II. 6).

On retient les variables SomP, NbjP, et Tmoy, sur les phases où les coefficients de corrélation avec NStot sont respectivement supérieurs ou égal à 0.28, 0.23 et 0.21 (sauts).

La représentation des parcelles dans le plan des deux premiers facteurs de l'ACP permet d'exprimer 59% de la variabilité observée. La qualité de la représentation est nettement moins bonne que pour la classification sanitaire mais ceci s'explique essentiellement par le grand nombre de variables utilisées (65 au total).

La classification hiérarchique ascendante sur les coordonnées des parcelles dans le plan de l'ACP dégage six classes (Fig.II. 6).

c Classification sur les indices de stress

L'étude des corrélations entre les variables sanitaires et l'indice de stress hydrique au cours du cycle de culture fournit des résultats similaires quelle que soit la variable sanitaire considérée. Les corrélations entre les deux types de variables restent toujours positives et inférieures à 0.42, quelle que soit la période, mais on observe que les coefficients de corrélation sont toujours supérieurs à 0.3 entre 500 et 1100°Cj (Fig.II.7).

Il semble qu'une absence de stress hydrique dans la phase de croissance active et jusqu'au début de la véraison soit favorable à l'expression de symptômes.

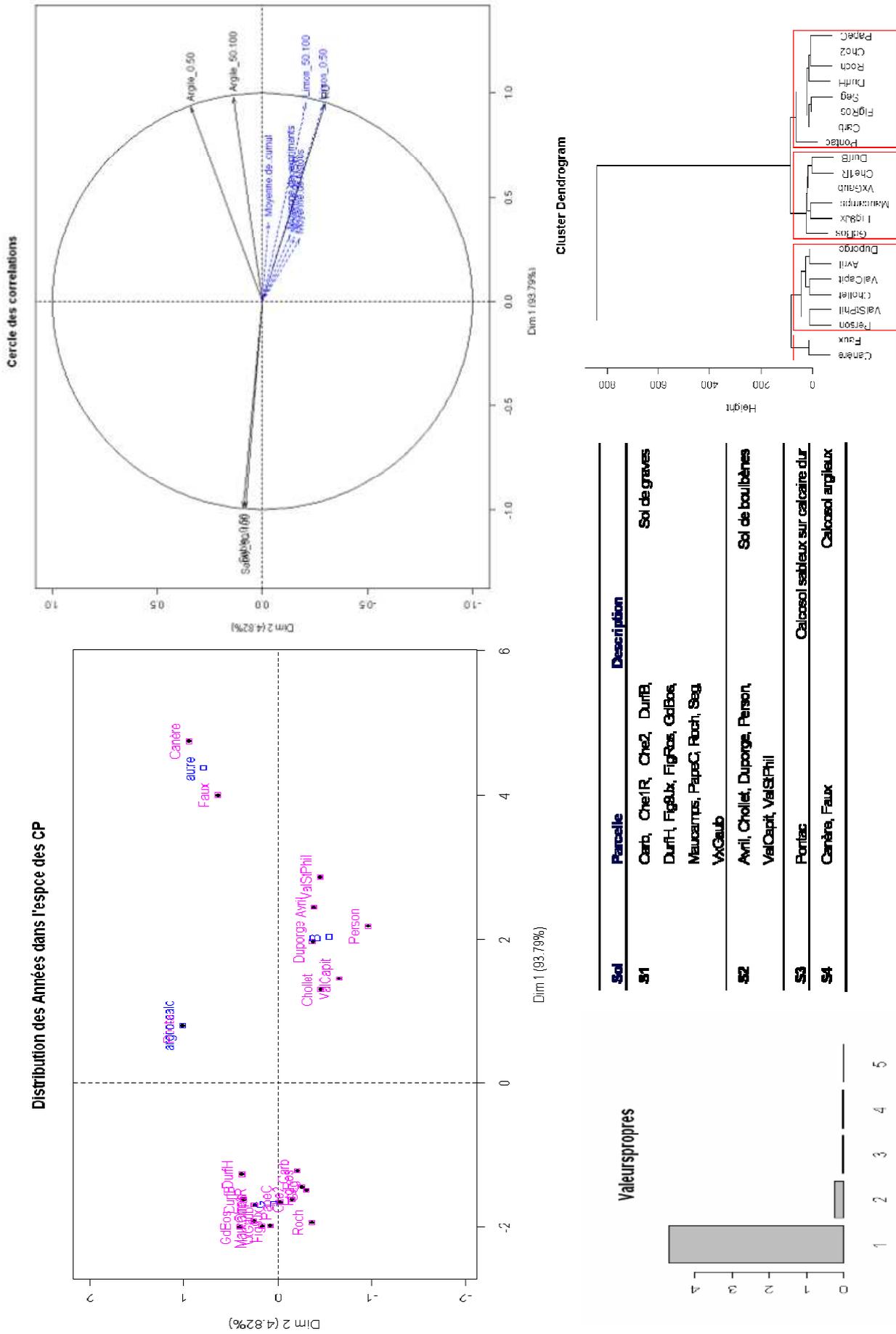


Fig.II. 10 : ACP et classification correspondante sur les variables du sol

En ce qui concerne la vitesse de minéralisation, le coefficient de corrélation avec NStot reste inférieur à 0.37 tout au long du cycle. Des coefficients de corrélation seulement supérieurs à 0.2 sont observés entre 200 et 500°Cj et entre 1000 et 1100°Cj.

Les corrélations entre la vitesse de minéralisation et l'indice de stress hydrique sur une période donnée ne dépassent jamais 0.31. Le maximum est atteint entre 400 et 500°Cj. On note que la corrélation est nulle entre 500 et 700°Cj. On utilisera donc à la fois la vitesse de minéralisation et l'indice de stress hydrique pour l'ACP.

Les coefficients de corrélation entre l'indice de stress sur 100°Cj et le $\delta^{13}\text{C}$ mesuré dans les moûts à la récolte dépassent en valeur absolue 0.5 à partir de la véraison (1000-1100°Cj). Ce résultat conforte la bonne calibration du bilan hydrique et radiatif utilisé pour le calcul de l'indice de stress.

On retient les variables ISv, et VN1000PI sur les phases où le coefficient de corrélation avec NStot sont respectivement supérieurs à 0.3 et 0.2 :

- ISv_6, ISv_7, ISv_8, ISv_9, ISv_10, ISv_11,
- VNPL_3, VNPL_4, VNPL_5, VNPL_11.

La représentation des parcelles dans le plan des deux premiers facteurs de l'ACP permet d'exprimer 86% de la variabilité observée.

La classification hiérarchique ascendante sur les coordonnées des parcelles dans le plan de l'ACP dégage six classes (**Fig.II. 7**).

d Classification Biomasse

La corrélation calculée entre les variables LAI_max le Pds_bt_surf est positive, égale à 0.44 en 2004 mais est nulle en 2005 (**Fig.II. 8**). En revanche la LAI_pente est fortement corrélée positivement au poids de bois de taille en 2004 (+0.63), et toujours plus faiblement en 2005 (+0.27). On explique la faiblesse des corrélations calculées en 2005 par les conditions climatiques extrêmes (canicule) qui ont pu stopper brutalement la production de biomasse totale, sans affecter nettement la vitesse d'accumulation. La perte de biomasse (de l'ordre de 5%) due aux opérations de rognage après lesquelles on n'a pas pu récupérer les sarments coupés peut aussi participer à l'affaiblissement de coefficients de

corrélation. Les données modélisées par STICS semblent donc assez satisfaisantes, mais uniquement en situation d'année climatique moyenne.

Les variables utilisées pour l'ACP sont LAI_max et LAI_pente annualisé, ainsi que les Poids de bois de taille mesurés, en 2004 et en 2005 (2 variables annualisées) Pds_bt_surf_04 et Pds_bt_surf_05.

La représentation des parcelles dans le plan des deux premiers facteurs de l'ACP permet d'exprimer 77% de la variabilité observée. La classification hiérarchique ascendante sur les coordonnées des parcelles dans le plan de l'ACP dégage sept classes (**Fig.II. 9**).

e Classification sol

Pour cette classification, on utilise les variables de texture %Argile et %Sable mesurées sur les horizons 0-50 et 50-100cm, et la RU : elle apporte à la classification des éléments sur la teneur en éléments grossiers, en calcaire et en matière organique des sols des parcelles.

La représentation des parcelles dans le plan des deux premiers facteurs de l'ACP permet d'exprimer 98% de la variabilité observée (**Fig.II. 10**).

La classification hiérarchique ascendante sur les coordonnées des parcelles dans le plan de l'ACP dégage quatre classes.

D Comparaison et co-évolution des classifications

La distribution des modalités dans le plan des deux premiers facteurs de l'AFCM met en évidence un effet Guttman (nuage de points en forme de corne), qui correspond à une structure ordonnée de chaque variable de classification et suggère l'existence d'un trait dominant, c'est-à-dire que les 5 classifications soumises à l'AFCM sont liées entre elle (**Fig.II. 11**).

L'étude des contributions des modalités de chaque classification aux axes de l'AFCM montre que

- **l'axe1** (axe de dispersion dominant) oppose les modalités extrêmes des classifications sur les critères sanitaires, pédologiques, et écophysiologicals :
 - à gauche : Forte note sanitaire (M1, M2), sol lourd (S2), absence de stress hydrique entre 600 et 700°Cj (I2), accumulation de biomasse lente (B5)

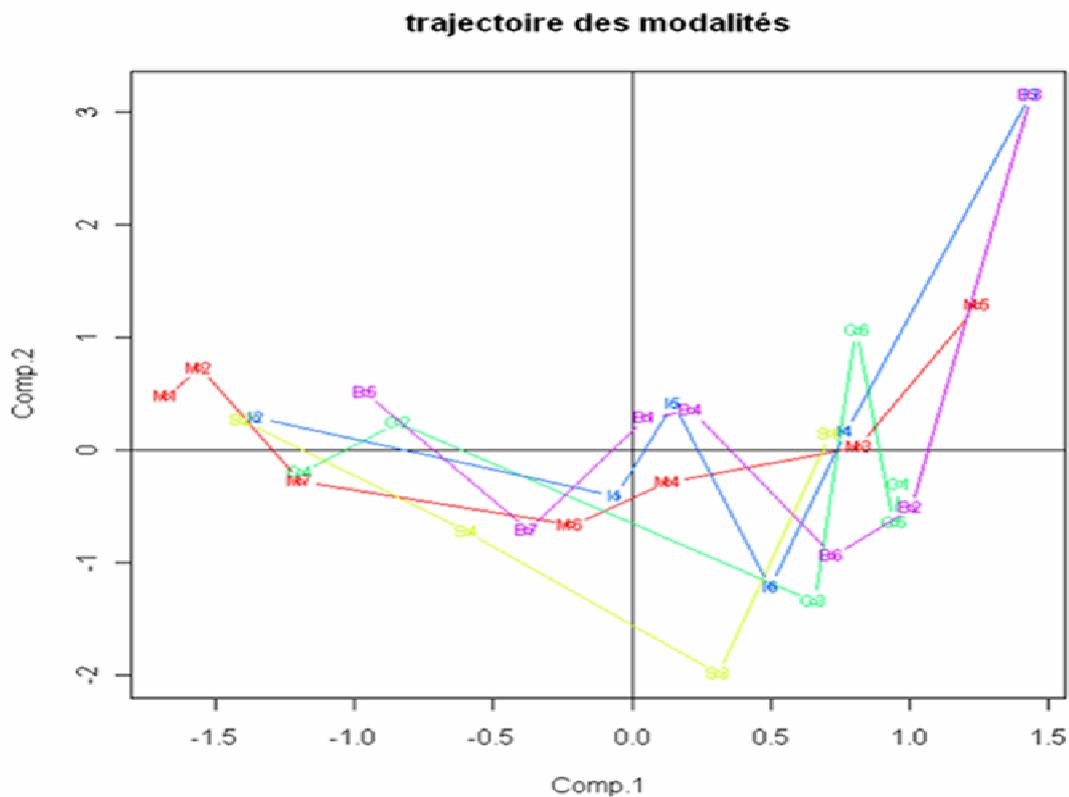


Fig.II. 11. : Représentation des modalités de classification dans le plan de l’AFCM. Les courbes de couleurs différentes représentent des classifications différentes. Chaque point correspond à une modalité, traduisant type de sol, un type de microclimat, un régime de stress, un état sanitaire moyen, ou une activité de production de biomasse donnée.

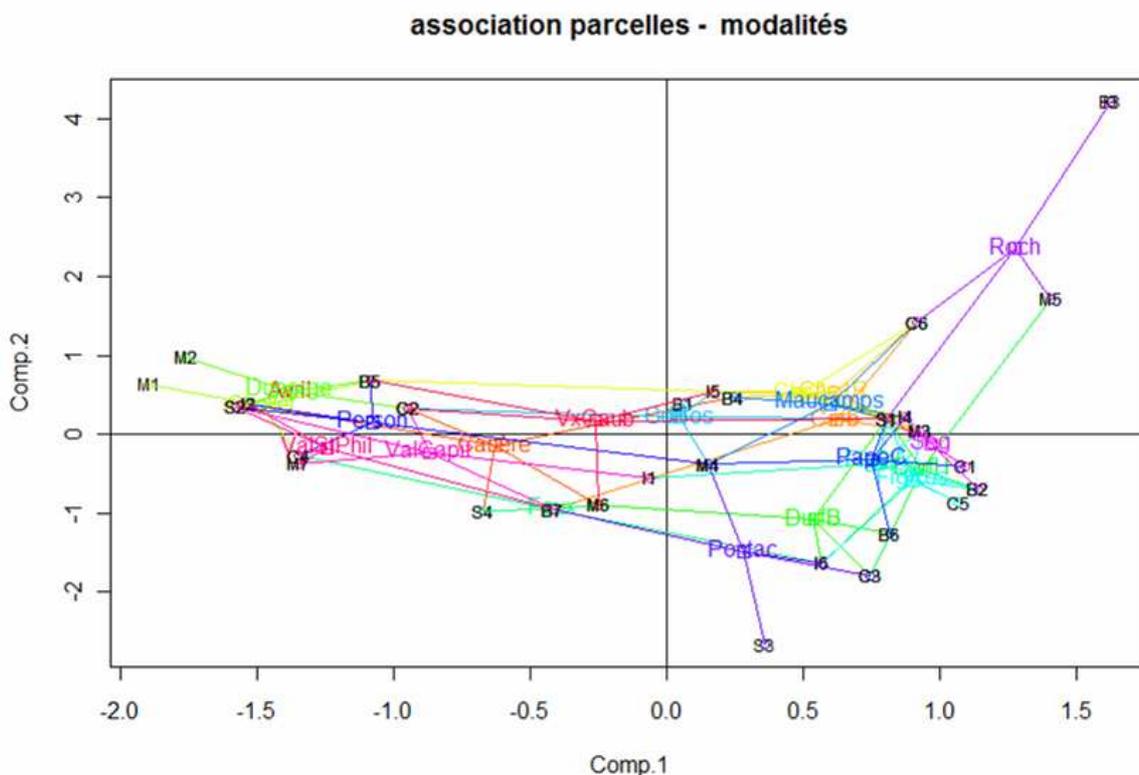


Fig.II. 12 : représentation de la dispersion des choix de modalité liées à une même parcelle, dans le plan de l’AFCM, (composantes réduites pour les parcelles)

- à droite : Peu de ceps expriment, symptômes majoritairement de type apoplexie (M3, M5), sol léger et drainant (S1), stress hydrique modéré (I3, I4), accumulation de biomasse rapide mais biomasse totale faible (B6, B2, B3).
- **L'axe 2** est plus difficilement interprétable. Il oppose les modalités des classifications sur les critères climatiques et pédologiques essentiellement :
 - En bas : sol calcaire (S3, S4), rareté des pluies après 600°Cj (C3)
 - En haut : rareté des pluies avant 600°Cj (C6)

Entre ces deux extrêmes, la classification hiérarchique ascendante sur les coordonnées de modalités dans le premier plan de l'AFCM dégage 4 groupes de modalités (Erreur ! Source du renvoi introuvable.). Le regroupement des modalités au sein d'une même classe ne signifie pas qu'elle sont corrélées entre elles, ou qu'il existe des relations de cause à effet entre l'une et l'autre. En revanche, il y a bien concomitance des choix : ces modalités sont observées sur les mêmes parcelles.

La classification hiérarchique ascendante sur les coordonnées des individus (=parcelles) dans le premier plan de l'AFCM met en évidence 5 groupes de parcelles, qui partagent majoritairement les mêmes modalités (Erreur ! Source du renvoi introuvable.).

Les deux classifications semblent liées (**Tableau II. 4**). En moyenne,

- Les parcelles du groupe P1 choisissent à 80% des modalités du groupe Mod1
- Les parcelles du groupe P2 choisissent à 76% des modalités du groupe Mod3
- Les parcelles du groupe P3 choisissent à 60% des modalités du groupe Mod4
- Les parcelles du groupe P4 choisissent à 85% des modalités du groupe Mod3
- La parcelle Rochemorin (groupe P5), est la seule à choisir les modalités rares du groupe Mod2 (40%), ainsi que des modalités du groupe Mod3 (60%).

On remarque par ailleurs que les parcelles qui se positionnent ensemble dans le premier plan de l'AFCM autour du barycentre (VxGaub et GdBos), sont en réalité caractérisées par des choix de modalités très différents (**Fig.II. 12**). Bien qu'étant rattachées au groupe P4, ces deux parcelles ont en réalité des profils

écophysiologicals et sanitaires particuliers : elles ont des climats de type C2, froid et pluvieux sur la première partie du cycle, jusqu'à 600°Cj mais connaissent un stress hydrique non négligeable après cette date. D'un point de vue sanitaire, ces parcelles présentent un schéma d'expression des symptômes plutôt fluctuant et mal défini. Pour ces raisons, on les apparente plutôt au groupe de parcelles P3.

Les résultats de la confrontation sont synthétisés dans le tableau (**Tableau II. 5**).

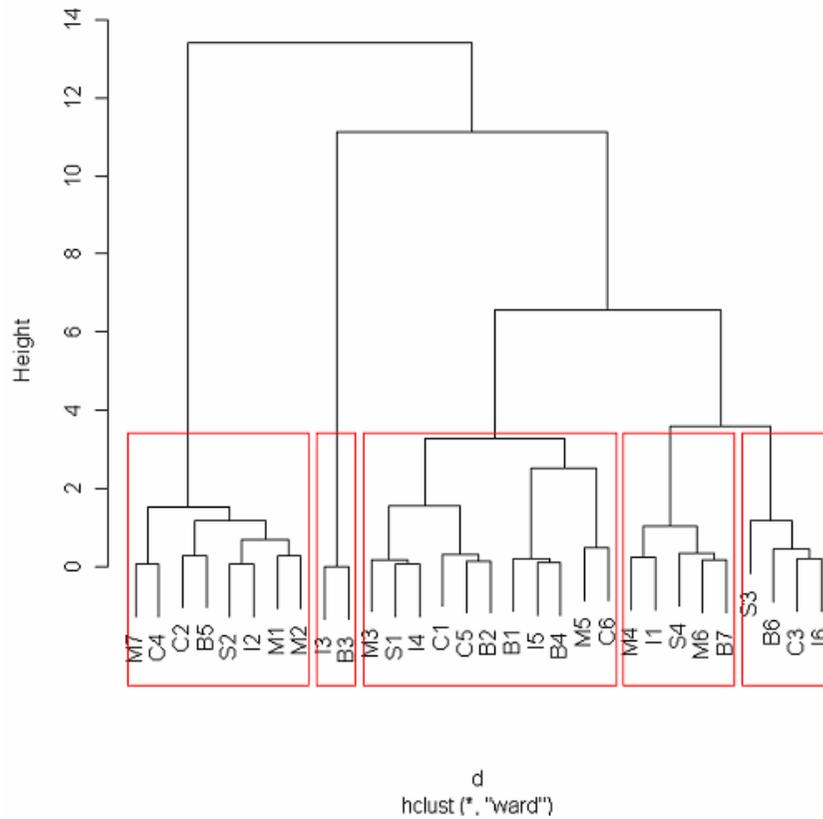
E Approfondissement : modèle linéaire de prédiction des variables sanitaires à partir des variables climatiques et des indicateurs de stress hydrique intégrés sur 100°Cj

La comparaison avec les résultats de Marchi (2006) et les observations de Larignon nous incite à étudier plus précisément la nature des relations entre le climat et le régime hydrique et les variables sanitaires sur la période située entre 400°C et 1200°Cj.

Parcelle par parcelle, les modèles de régression linéaire entre NBJP intégré sur 100°Cj et NStot sont jugés très satisfaisants pour les phases comprises entre 400 et 600°Cj d'une part et entre 700 et 800°Cj d'autre part (**Fig.II. 15 ; Annexe IV**). Sur ces deux périodes, les coefficients de détermination sont en moyenne supérieurs à 0.6 et peuvent atteindre plus de 0.9 ; 17 parcelles sur 22, soit plus de 80% des parcelles fournissent des coefficients de détermination supérieurs à 0.5. Avant 400°Cj et au-delà de 900°Cj, les coefficients de détermination des régressions linéaires sont toujours inférieurs à 0.5, quelle que soit la parcelle. Les régressions linéaires entre SomP intégré sur 100°Cj et NStot donnent aussi de bonnes appréciations ($R^2 > 0.6$ en moyenne) entre 500 et 800°Cj, mais le pourcentage de parcelles ayant un R^2 supérieur à 0.5 n'atteint pas 70% (**Annexe IV**). Les régressions linéaires entre Tmoy intégrée sur 100°C et NStot sont de très bonne qualité entre 400 et 600°Cj et entre 800 et 900°Cj (**Fig.II. 17 ; Annexe IV**). Les coefficients R^2 dépassent 0.75 en moyenne ; ils sont supérieurs à 0.5 pour 95 à 100% des parcelles.

Au contraire, tous les modèles de régression linéaire entre les variables climatiques et la variable NSvx sont rejetés, quelle que soit la phase du cycle étudié.

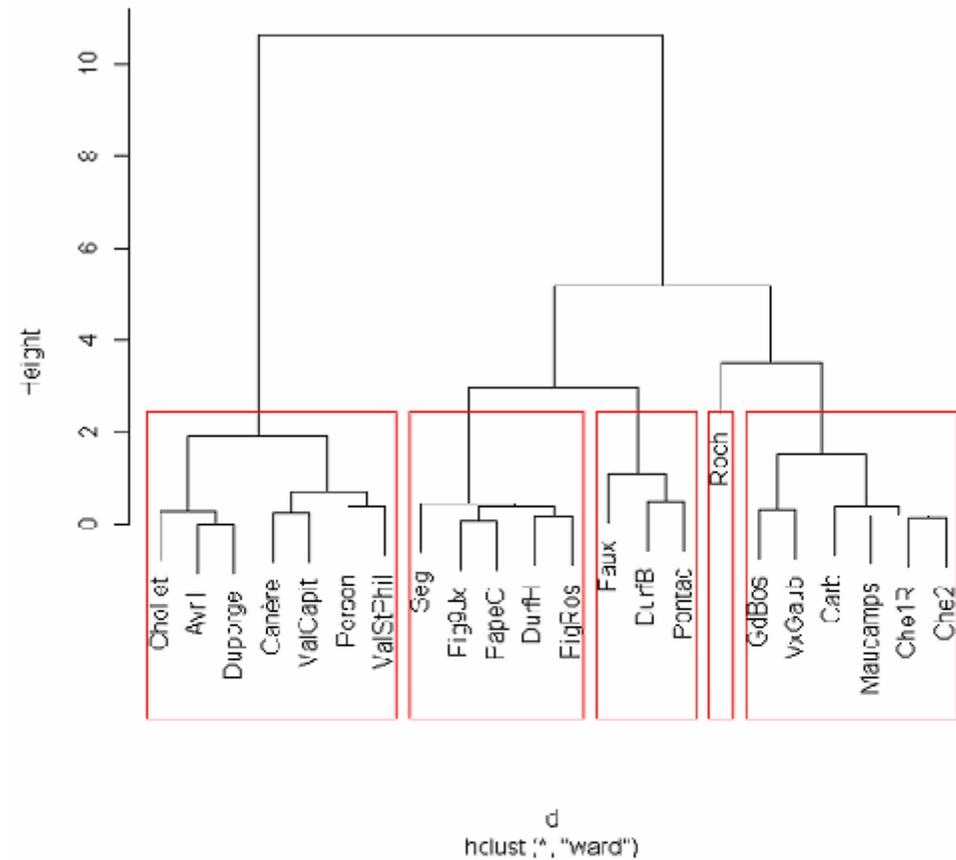
classification des modalités



Groupe	Modalités	Signification
Groupe Mod1	M1, M2, M7 C2, C4, I2, B5, S2	Fort niveaux d'expression, et/ou fort historique de maladie Climat pluvieux et froid, en particulier avant 600°Cj Pas de stress hydrique pendant la phase 600-1100°Cj Faible production de biomasse Sol de boulbène
Groupe Mod2	I3, B3	Modalités Rares (prises par la parcelle Rochemorin), pas de caractérisation de l'état sanitaire . (Faible production de biomasse, Forte minéralisation de l'azote)
Groupe Mod3	M3, M5 C1, C5, C6 I4, I5 B1, B2, B4 S1	Faible niveaux d'expression, symptômes de la forme rapide majoritaires Climat chaud et sec de 300°C à 600°Cj et/ou de 600°Cj à 11000°Cj Stress hydrique modérés entre 600°Cj et 700°Cj Accumulation de biomasse rapide, masi palier de LAI fabas Sol de Graves
Groupe Mod4	M4, M6 C3, I1, I6, B6, B7 S3, S4	Etat sanitaire variable Climat froid et pluvieux jusqu'à 500°Cj, pouvant se réchauffer sur la suite du cycle Production de biomasse variable, tout type de sol =Situations intermédiaires, mal définies

Fig.II. 14 : Classification des modalités selon leurs coordonnées dans le plan de l'AFCM

classification des parcelles



Groupe	Parcelle
Groupe P1	Chollet, Avril, Duporge, Canere, ValCapit, Person, Val St Phil
Groupe P2	Seguin, FigRos, Fig9Jx, PapeC, DurfH
Groupe P3	Faux, DurfB, Pontac,
Groupe P4	GdBos, Vieux Gaubert, Carb, Maucamps,, Che1R, Che2
Groupe P5	Rochemorin

Fig.II. 13 : Classification des parcelles selon leurs coordonnées dans le plan de l'AFCM

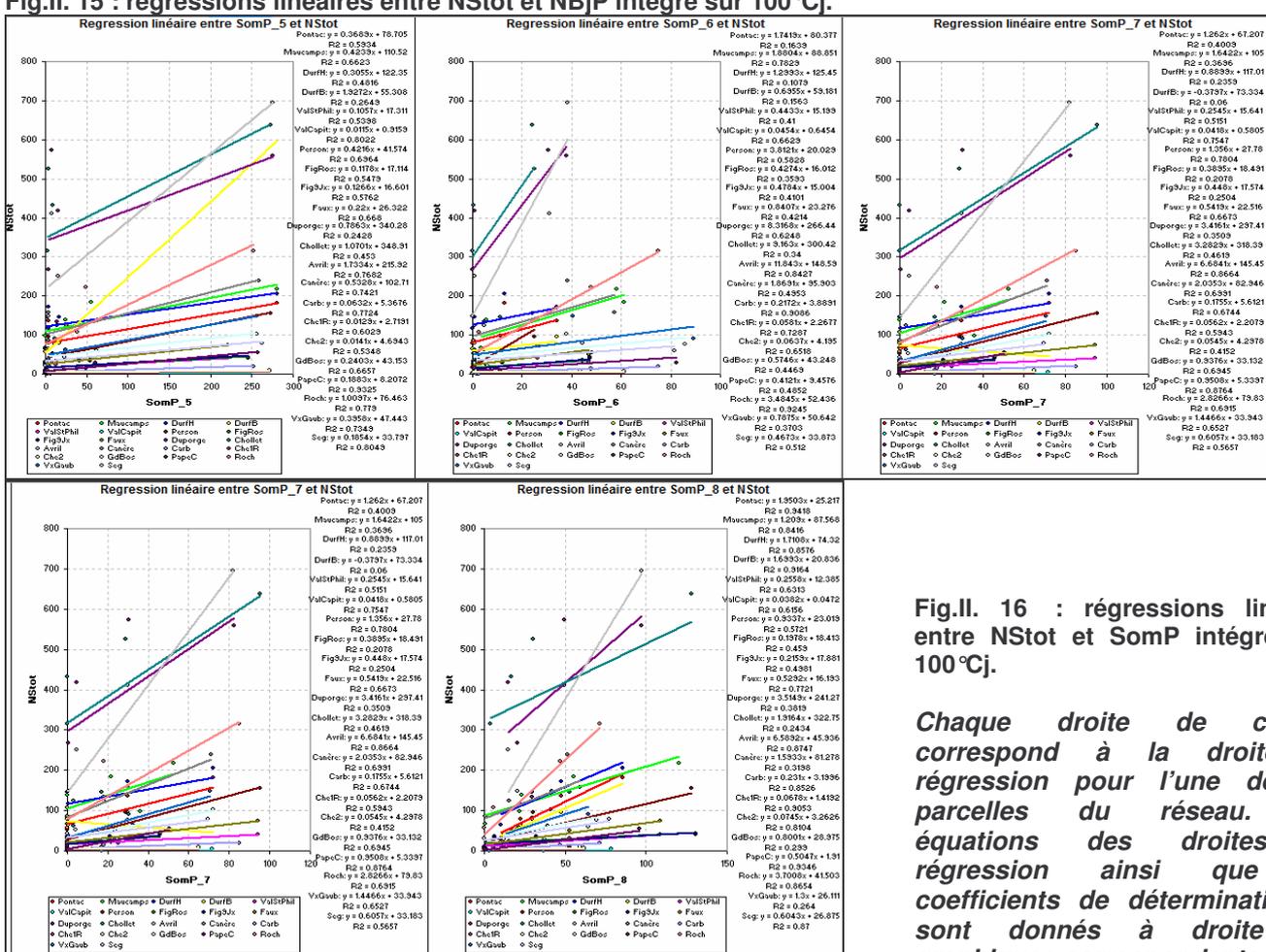
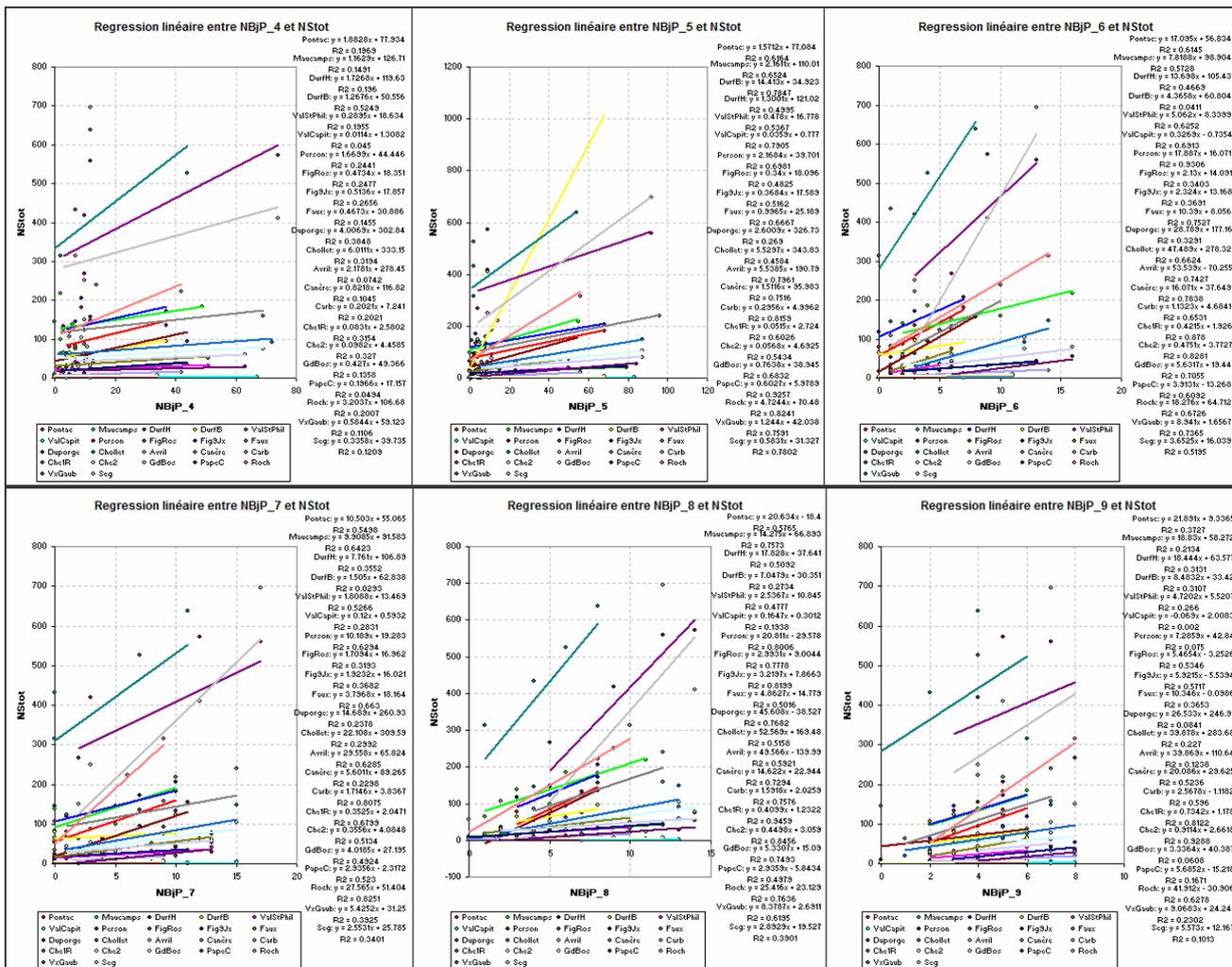
Tableau II. 4 : Effectifs croisés sur les classifications parcelles et modalités issues de l'AFCM

groupe AFCM	Parcelle	NB Mod1	NB Mod2	NB Mod3	NB Mod4	Total
P1	Avril	5	0	0	0	5
P1	Canère	2	0	1	2	5
P1	Chollet	5	0	0	0	5
P1	Duporge	5	0	0	0	5
P1	Person	4	0	0	1	5
P1	ValCapit	3	0	0	2	5
P1	ValStPhil	4	0	0	1	5
P2	DurfH	0	0	3	2	5
P2	Fig9Jx	0	0	4	1	5
P2	FigRos	0	0	4	1	5
P2	PapeC	0	0	3	2	5
P2	Seg	0	0	5	0	5
P3	DurfB	0	0	1	4	5
P3	Faux	1	0	0	4	5
P3	Pontac	0	0	0	5	5
P3-4	GdBos	1	0	3	1	5
P3-4	VxGaub	2	0	2	1	5
P4	Carb	0	0	4	1	5
P4	Che1R	0	0	5	0	5
P4	Che2	1	0	4	0	5
P4	Maucamps	0	0	4	1	5
P5	Roch	0	2	3	0	5
Total		33	2	46	29	110

	Mod1	Mod2	Mod3	Mod4	Total Mod
P1	4.0	0.0	0.1	0.9	5.0
	80.0	0.0	2.9	17.1	100.0
P2	0.0	0.0	3.8	1.2	5.0
	0.0	0.0	76.0	24.0	100.0
P3	0.8	0.0	1.2	3.0	5.0
	16.0	0.0	24.0	60.0	100.0
P4	0.3	0.0	4.3	0.5	5.0
	5.0	0.0	85.0	10.0	100.0
P5	0.0	2.0	3.0	0.0	5.0
	0.0	40.0	60.0	0.0	100.0
Total P	5.1	2.0	9.4	5.6	20.0

Tableau II. 5 : tableau de synthèse de l'AFCM

Profil Pédoclimatique, écophysologique et sanitaire	Parcelle
Fort niveaux d'expression, et/ou fort historique de maladie Climat pluvieux et froid, en particulier avant 600°Cj Pas de stress hydrique pendant la phase 600-1100°Cj Faible production de biomasse Sol de bouldène	Chollet, Avril, Duporge, Canère, Person, (ValCapit, Val St Phil)
Modalités Rares pas de caractérisation de l'état sanitaire (Faible production de biomasse, Forte minéralisation de l'azote des sols)	Rochemorin
Faible niveaux d'expression, symptômes de la forme rapide majoritaires Climat chaud et sec de 300°C à 600°Cj et/ou de 600°Cj à 11000°Cj Stress hydrique modérés entre 600°Cj et 700°Cj Accumulation de biomasse rapide, mais palier de LAI bas Sol de graves	Seguin, FigRos, Fig9Jx, PapeC, DurfH Carb, Maucamps, Che1R, Che2 (Rochemorin)
Etat sanitaire variable Climat froid et pluvieux jusqu'à 500°Cj, pouvant se réchauffer sur la suite du cycle Production de biomasse variable, tout type de sol =Situations intermédiaires, ml définies	Faux,, DurfB, Pontac, GdBos, VxGaub,



Chaque droite de couleur correspond à la droite de régression pour l'une des 22 parcelles du réseau. Les équations des droites de régression ainsi que les coefficients de détermination R^2 sont donnés à droite des graphiques correspondants.

Lorsque l'on utilise la variable X.cumul comme variable à expliquer et NbjP comme variable explicative, on obtient des ajustements de type polynomial de degré 2 de très bonne qualité ($R^2 > 0,65$, en moyenne, $R^2 > 0,5$ chez 90% des parcelles) entre 600 et 900°Cj (Fig.II. 18 ; Annexe IV).

Les modèles de régression linéaire entre les variables sanitaires et l'ISv intégré sur 100°Cj sont de beaucoup moins bonne qualité. Ceci s'explique certainement en partie par le fait que trop de parcelles ont un ISv proche de 1 sur cette période (pas de stress). C'est seulement entre 500 et 600°Cj que la régression linéaire entre ISv et NStot donne un coefficient de détermination supérieur à 0.5 pour 80% des parcelles (R^2 moyen=0.65). (Fig.II. 19; Annexe IV).

Enfin, aucune régression linéaire ne permet de prédire l'évolution des variables sanitaires (NStot, X. cumul ou NSvx) sur l'ensemble des parcelles du réseau en utilisant les variables climatiques SomP, NbjP ou l'indice de stress ISv intégré sur 100°Cj (Fig.II. 20 ; Annexe IV). Les régressions linéaires entre ces mêmes variables ont des pentes différentes selon la parcelle à laquelle elles se rapportent. La pente des droites de régression entre NbjP et NStot sur 400-550°C, et 700-800°Cj augmente linéairement avec NStot ($R^2 = 0,82$ et $0,93$ respectivement) (Fig.II. 21).

IV Discussion :

A Impact du régime hydrique moyen annuel sur le niveau d'expression de la parcelle.

Les ANOVA sur les variables sanitaires montrent que le taux d'expression des symptômes sur une même parcelle varie significativement entre années. Ce résultat confirme que le climat local de la parcelle participe effectivement à l'expression des symptômes, aussi bien pour les symptômes de la forme lente que ceux de la forme foudroyante. Les comparaisons de moyennes sur les valeurs des variables sanitaires entre années mettent en évidence que le climat des années 2006-2007-2008 favoriserait davantage l'expression de symptômes, toute forme confondue que le climat des années 2004-2005. En revanche, l'expression des symptômes foliaires de la forme lente (décoloration foliaire) est favorisée uniquement en 2006 et 2007. L'utilisation des températures et

de la pluviométrie moyennes sur les 3 grandes phases de développement phénologique pour caractériser les années de l'étude permet de proposer les interprétations suivantes :

- Un climat chaud et sec tout au long du cycle serait défavorable à l'apparition de symptômes, en moyenne.
- Un climat froid et humide, surtout s'il survient en début de cycle, retardant le débourrement et la floraison, serait favorable à l'apparition des symptômes.

Ces résultats mettent en avant le rôle du fonctionnement hydrique et thermique de la parcelle dans l'expression des symptômes des maladies du bois. Néanmoins cette approche climatique moyenne ne suffit pas à cerner le processus d'expression des symptômes : les années 2004 et 2005 ont des caractéristiques climatiques relativement différentes (cf. ACP, Fig. II.4) alors que les ANOVA montre que ces deux années correspondent à un effet similaire sur les variables sanitaires (Fig. II.3). A l'inverse, les années 2007 et 2008 ont des caractérisations climatiques moyennes très différentes, alors que les niveaux d'expression des symptômes ne sont pas significativement différents entre ces deux années.

Par ailleurs, l'historique de maladie de la parcelle, en plus du climat pèse sur les variations du pourcentage de ceps exprimant et de la note sanitaire d'une année à l'autre. Compte tenu des conventions prises pour établir la base de données sanitaire, les forts pourcentages de ceps exprimant en 2007 et 2008 peuvent résulter (i) des conditions climatiques de 2007 et 2008 qui seraient aussi favorables à l'expression des symptômes que celles de 2006, (ii) du fait que de nombreux ceps ont exprimé des symptômes en 2006 et maintiennent cet état en 2007 soit parce qu'ils ont atteint un niveau de gravité irréversible en 2006 (note supérieure ou égale à 3), soit parce que l'expression de symptôme foliaire en 2006 a entraîné une fragilisation de la vigne et que la quantité de pathogènes installés dans le bois est élevée, rendant ainsi la plante plus susceptible d'exprimer des symptômes même si le climat de 2007 et 2008 n'y est pas particulièrement propice.

L'approche classification-confrontation qui utilise des variables annualisées permet de s'affranchir en partie de l'effet historique. Les résultats de l'AFCM soutiennent l'hypothèse d'une relation entre le régime hydrique des parcelles et leur propension à exprimer des symptômes des maladies du bois. 80% des

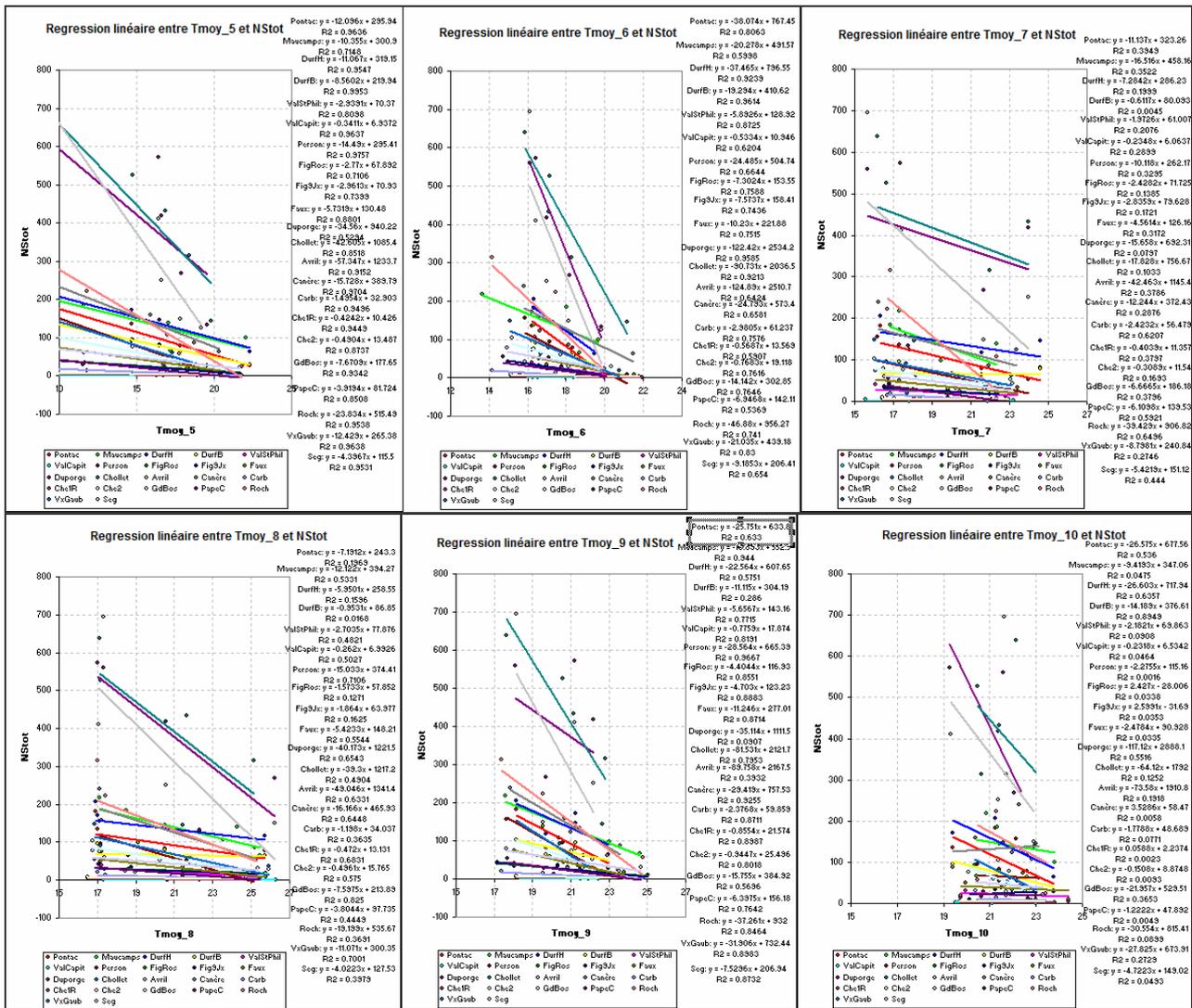


Fig.II. 17 : régressions linéaires entre NStot et Tmoy intégrée sur 100°Cj.

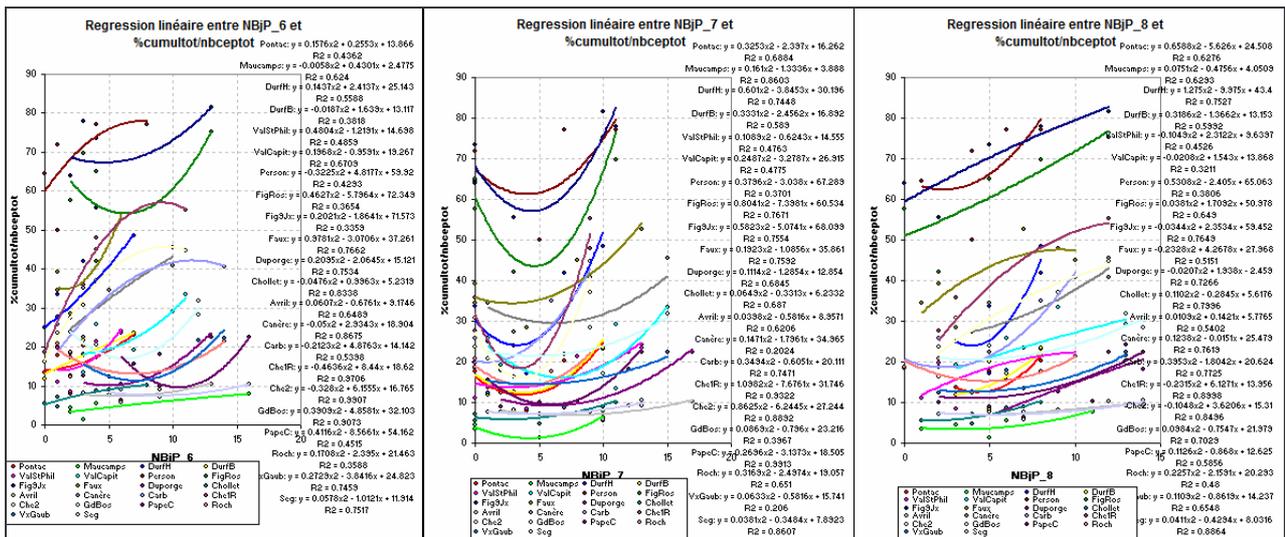


Fig.II. 18 : régressions polynomiales entre Xcumulot et NBJP intégrée sur 100°Cj.

parcelles présentant une forte proportion de ceps exprimant de symptômes, ou qui comptent beaucoup de ceps historiques (parcelles Chollet, Avril, Duporge, Canere, Person du groupe P1), sont aussi caractérisées par un climat plutôt pluvieux et froid-humide (C4 et C2). Elles sont toujours situées sur des sols lourds, de type boulbènes ou Argilo Calcaire (**Fig. II.13**, **Fig. II.14**).

Ce résultat concorde avec ceux de Surico et al (2000) qui montrent qu'un climat froid et humide favoriserait l'apparition de symptômes. Surico et al (2004) observent également que les taux d'expression de l'Esca au sein d'une même parcelle sont plus élevés dans les zones où le taux d'argile et l'humidité du sol sont plus importantes. En conséquence les plantes ne semblent pas subir de stress hydrique pendant le cycle de production.

Les parcelles du groupe P1 sont des parcelles à faible production de biomasse alors que les conditions pédoclimatiques ne sont pas limitantes : on attribue ce faible développement végétatif sur l'ensemble de la parcelle à la forte proportion de ceps affaiblis par des symptômes aigus (14 à 20% de ceps apoplectiques au sens large en 2004). La probabilité que les ceps utilisés pour la mesure du poids de bois de taille en 2004 et en 2005 soient porteurs de la maladie (Esca silencieux) est plus élevée que sur les autres parcelles. Dans ce cas, la variable Pds_bt_surf rendrait effectivement compte de la vigueur d'une parcelle dont une large proportion de ceps est malade. En revanche, le LAI max estimé par le modèle STICS qui est paramétré pour simuler le fonctionnement d'un peuplement de ceps sains est surestimé par rapport à la production réelle de biomasse. Cette explication est confortée par la position de ces parcelles dans le plan de l'ACP « Vigueur » : elles sont situées dans le quart du plan où le poids de bois est faible, alors que LAI max est fort (**Fig. II.11**).

A l'opposé, les parcelles qui comptent peu de ceps historiques et peu de ceps exprimant des symptômes (parcelles Seguin, FigRos, Fig9Jx, PapeC, DurfH, Carb, Maucamps, Che1R, Che2, appartenant aux groupes P2 et P4) sont à 75% des parcelles caractérisées par un climat local plutôt chaud et sec sur tout ou une partie du cycle de production. Elles sont toujours situées sur des sols drainant de type graves. Les plantes subissent un stress hydrique au moins sur une partie du cycle de production.

B Ciblage de la phase sensible du cycle

Les coefficients de corrélation entre les variables sanitaires et les variables dérivées de l'ISv permettent de préciser la phase du cycle critique pour l'expression de symptômes. C'est entre 600 et 1100°Cj que la présence ou l'absence de stress hydrique éviterait ou induirait l'apparition de symptômes. On retrouve ici un résultat semblable à celui de Marchi *et al.* (2006) qui observent que le cumul de ceps exprimant augmente linéairement avec les précipitations des mois de mai, et juin – juillet. De même Larignon observe sur une parcelle en Languedoc Roussillon des relations linéaires croissantes de très bonne qualité ($R^2 \geq 0.8$) entre la pluviométrie du mois de mai et le pourcentage de ceps exprimant (communication personnelle).

C'est donc sur la période post floraison – véraison que le climat semble impacter le fonctionnement sanitaire de la plante. Cette période correspond à une phase de croissance intense, au cours de laquelle le carbone assimilé est préférentiellement alloué à la production de biomasse, induisant potentiellement une dilution des défenses de la plante en contre partie.

Ceci suggère que l'effet de la pluviométrie n'est apparent que s'il s'applique sur des plantes déjà rendues plus vulnérables par leur forte activité de croissance.

On notera cependant que les corrélations entre variables climatiques et sanitaires au cours du cycle ont été calculées sur les variables non annualisées. Compte tenu de la non indépendance des variables sanitaires entre années, il peut sembler plus judicieux d'étudier des corrélations entre les variables annualisées se rapportant à une même année. On préfère cependant l'analyse globale présentée ci-avant car l'annualisation des données réduit la taille de la population d'individus et donc la puissance des tests qui s'en suivent.

L'AFCM suggère que lorsque la pluviométrie devient singulièrement faible après 600°Cj jours seulement (modalité C3), les plantes exprimeraient peu de symptômes, sans distinction entre les formes lentes et les formes foudroyantes. *A contrario*, lorsque le stress hydrique se fait ressentir dès 300°Cj, et / ou que les températures sont particulièrement élevées sur cette même période (modalité C6), on observe davantage de formes apoplectiques.

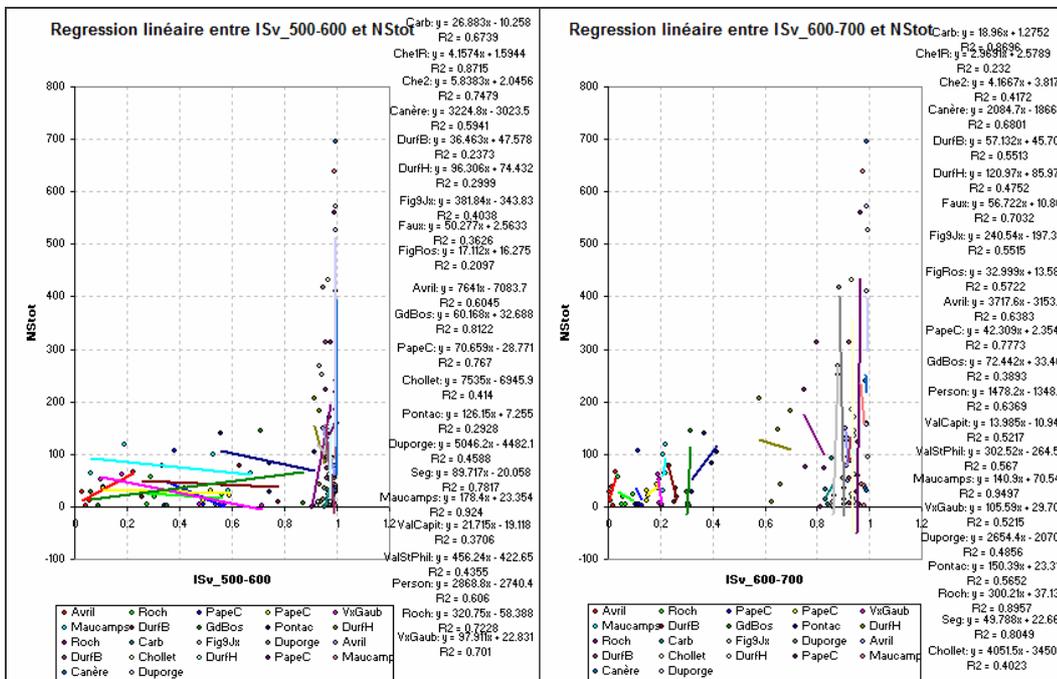


Fig.II. 19 : régressions linéaires entre NStot et ISv intégré sur 100°Cj.

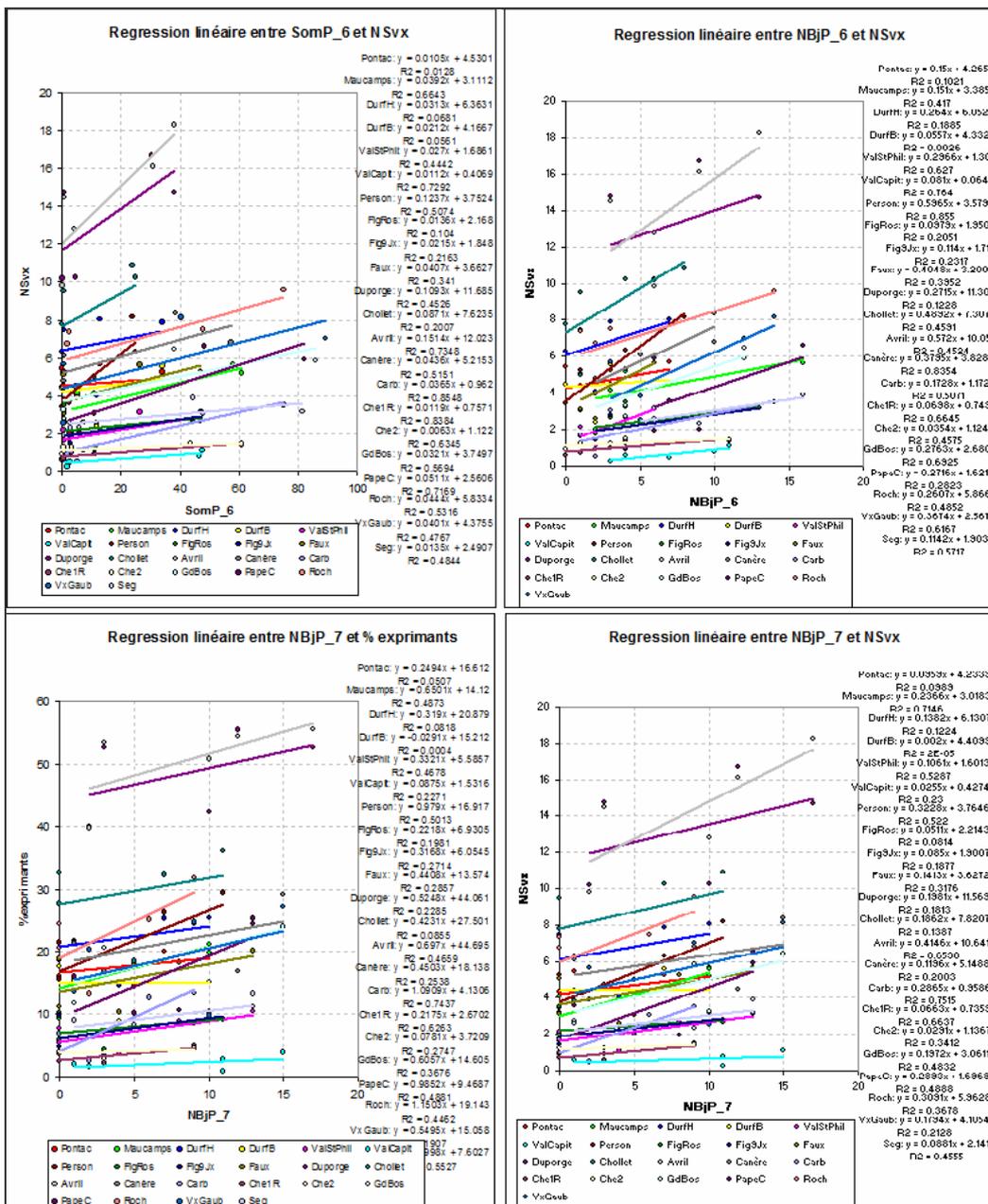


Fig.II. 20 : régressions linéaires entre les variables NSvx et X_cumul et les variables climatiques ou indicateurs de stress hydrique intégrés sur 100°Cj.

C Interaction climat - historique - état sanitaire

L'étude des modèles de régression linéaire entre X.NStot et les variables NBjP, SomP, ISv et Tmoy sur les micro phases de 100°Cj montre que la note sanitaire NStot est bien expliquée par la fréquence des précipitations entre 400 et 600°Cj. La relation reste vraie, bien que moins nette, entre 500 et 800°Cj avec SomP, et entre 500 et 600°C avec ISv. Tmoy prédit très bien Nstot entre 500 et 800°Cj. L'utilisation de X.cumul comme variable à expliquer généralise la période où la qualité des modèles est bonne à l'ensemble de la phase comprise entre 400 et 800°Cj.

Ces résultats confirment bien ceux de Marchi *et al.* (2006) et soulignent que c'est pendant la phase de croissance et de développement maximal, après la floraison, que la plante serait la plus sensible aux événements climatiques favorisant l'apparition de symptômes.

Par ailleurs, on n'observe pas de relation linéaire entre les variables du climat et NSvx, dont le calcul ne rend pas compte de l'historique de maladie de la parcelle. Au contraire, les variables qui intègrent le fonctionnement sanitaire de la parcelle les années antérieures comme X.Cumul et X.NStot sont liées au climat. De plus, la comparaison des pentes de régressions entre NStot et NBjP correspondant aux différentes parcelles, pour une même période, montre que plus la parcelle est atteinte, plus elle serait sensible aux facteurs climatiques.

Ces deux résultats suggèrent que ce n'est pas seulement le climat d'un millésime pris séparément qui peut induire l'expression de symptômes, mais plutôt l'action d'un climat local sur un état sanitaire donné à l'entrée de la saison de culture (qui peut lui-même résulter de l'action du climat les années précédentes) qui va induire ou non l'apparition de symptômes.

V Conclusion

La multiplicité des facteurs susceptibles de participer à l'expression des symptômes des maladies du bois par la vigne, et des interactions entre ces derniers, fait de l'analyse multivariée un outil indispensable pour comprendre ces maladies. Grâce à cette méthode, on a pu montrer que le climat et plus particulièrement sa composante hydrique joue un rôle certain dans l'expression des maladies du bois : un régime hydrique de type stressant (sol drainant, pluies faibles et peu fréquentes) serait peu favorable à

l'apparition des symptômes, alors qu'un climat froid et humide serait propice à l'expression des symptômes. L'analyse des corrélations entre état sanitaire et climat tout au long du cycle a permis de cibler la période de sensibilité maximale : c'est précisément le climat subit par la plante entre 500 et 800°Cj, au moment où la croissance et le développement sont maximaux, qui serait déterminant pour l'expression des symptômes. Néanmoins, la réponse d'une parcelle à un certain climat semble également conditionnée par son historique de maladie : les parcelles les plus atteintes réagiraient plus rapidement aux variations du climat dans le sens favorisant une expression des symptômes. On peut dire que l'apparition de symptômes résulterait plutôt de l'action d'un climat favorisant sur un état de la parcelle plus ou moins fragilisée au cours des années précédentes.

L'étude des relations entre les valeurs prises par les variables sanitaires et les variables climatiques au cours d'une année N et les valeurs prises au cours des années précédentes (entre 2004 et N-1) devraient confirmer ou non cette hypothèse. Par ailleurs, sur la question de l'historique, une étude à l'échelle du cep semble pertinente car elle permettrait de mettre en évidence un éventuel débordement du système de défense de la plante suite à une succession d'années favorables à l'expression des symptômes. Une évaluation précise de la vigueur et de l'état du système de défense de la plante cep à cep permettrait d'approfondir ces résultats. Plusieurs types de mesures de terrain peuvent être envisagées. Des dosages de la concentration en composés phénoliques dans les feuilles apporteraient une information sur l'équipement moléculaire de défense de la plante. De plus, la mise en place d'une expérimentation à grande échelle est rendue possible par l'utilisation de nouvelles technologies générant des données à haut débit telle que la technologie Multiplex[®] (évaluation de la concentration en composés phénoliques et composés azotés par mesure de fluorescence depuis les ultraviolets jusqu'à l'infrarouge) ou la technologie GreenSeeker[®] (évaluation de la vigueur de la vigne par mesure de la réflectance dans le rouge et le proche infrarouge). Enfin la relative importance des cas d'apoplexie partielle entraînant la perte d'un bras du cep suggère qu'une caractérisation des parcelles comme des ensembles de 4000 bras indépendants et non comme 2000 ceps pourrait apporter un autre éclairage au problème.

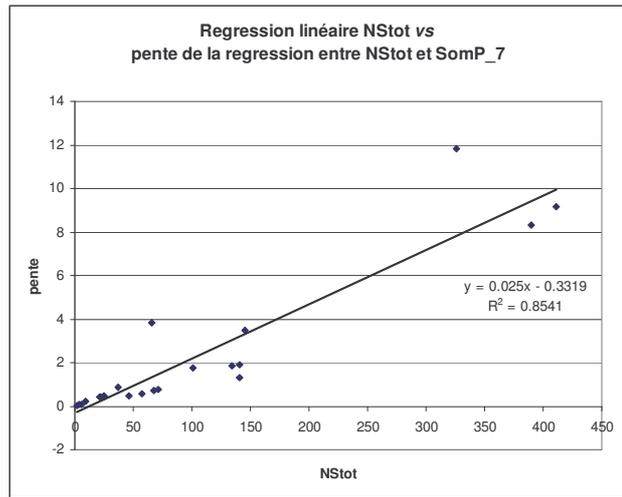
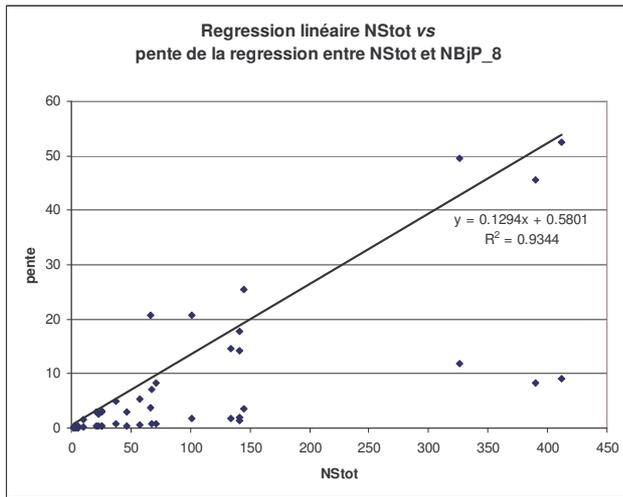


Fig.II. 21 : régression linéaire entre NStot et la pente de la droite de régression calculée à partir de NStot en fonction de NbjP

CHAPITRE 3 :

Résultats complémentaires, Applications et Perspectives

I Compléments d'analyse : du réseau de parcelles à l'échelle intra parcellaire.

A Introduction : de l'intérêt du changement d'échelle

1 Rappel des résultats de l'analyse macroscopique :

L'étude présentée ci-avant vise à identifier les facteurs expliquant la diversité des comportements sanitaires moyens observée entre des parcelles d'une même région viticole. Cette étude a permis de mettre en évidence l'existence de relations entre le pédoclimat et l'état sanitaire moyen de la parcelle : des sols lourds, à forte réserve utile, et un climat frais et pluvieux (en particulier pendant la phase de croissance active de 500°C à 800°Cj) caractérisent communément les parcelles dont l'état sanitaire moyen est plutôt médiocre.

Ces résultats supposent que la parcelle, réduite à un ensemble homogène d'environ 2000 ceps est soumise aux mêmes conditions pédoclimatiques moyennes.

Par ailleurs, de nombreux auteurs décrivent des schémas de distribution non homogènes des ceps symptomatiques et fluctuant d'une année à l'autre, au sein d'une même parcelle (Pollastro *et al.*, 2000 ; Redondo *et al.*, 2001 ; Stefanini *et al.*, 2000a ; Surrigo *et al.*, 2000b ; Surrigo *et al.*, 2006). Ce constat légitime un approfondissement de la présente étude à l'échelle intra parcellaire, afin de tester si les relations mises en évidence au niveau du réseau bordelais (échelle inter-parcellaire), se retrouvent à l'échelle intra-parcellaire.

L'étude à l'échelle inter parcellaire montre que l'état sanitaire moyen de la parcelle une année N est influencé par l'état sanitaire résultant de l'année précédente (année N-1). Elle suggère en outre que les parcelles les plus vigoureuses présentent le plus de ceps symptomatiques. L'expression de la maladie une année N pourrait résulter de l'incapacité du système défensif de la plante à contenir la progression du complexe de pathogènes qui se poursuit d'une année sur l'autre. Cette progression s'effectue avec plus ou moins de facilité dans la plante, selon que les champignons sont confrontés à un système défensif actif (année de faible croissance) ou réduit (année de forte croissance). De plus, l'exploration de cette hypothèse requiert une caractérisation plus précise de la vigueur à l'échelle de la plante et une évaluation (à défaut d'une mesure fine) de la teneur en composés de défense *in planta*.

La base de données telle qu'elle est constituée permet d'étudier la variabilité sanitaire à l'échelle intra - parcellaire. L'étude des facteurs à l'origine de cette variabilité nécessite de compléter cette base de données par des mesures relatives au sol ou à la plante, et ce, à l'échelle du cep.

2 Questionnement pour l'étude intra parcellaire

a Analyse de l'hétérogénéité spatiale de l'état sanitaire des ceps

On se propose de vérifier si l'hétérogénéité d'état sanitaire observée entre parcelles se maintient entre les ceps d'une même parcelle. Dans le cas d'une hétérogénéité forte de l'état des ceps au sein d'une même parcelle, on étudiera sa structure dans l'espace et la stabilité ou l'évolution de celle-ci au cours du temps.

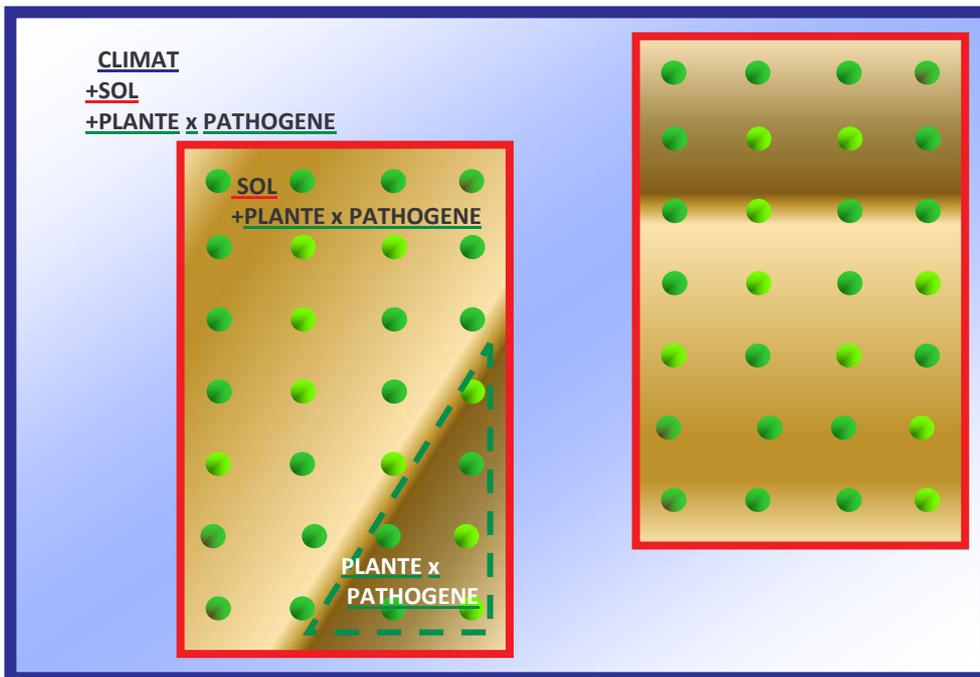


Fig. III. 1: Source de variabilité de l'expression des maladies du bois à différentes échelles spatiales emboîtées

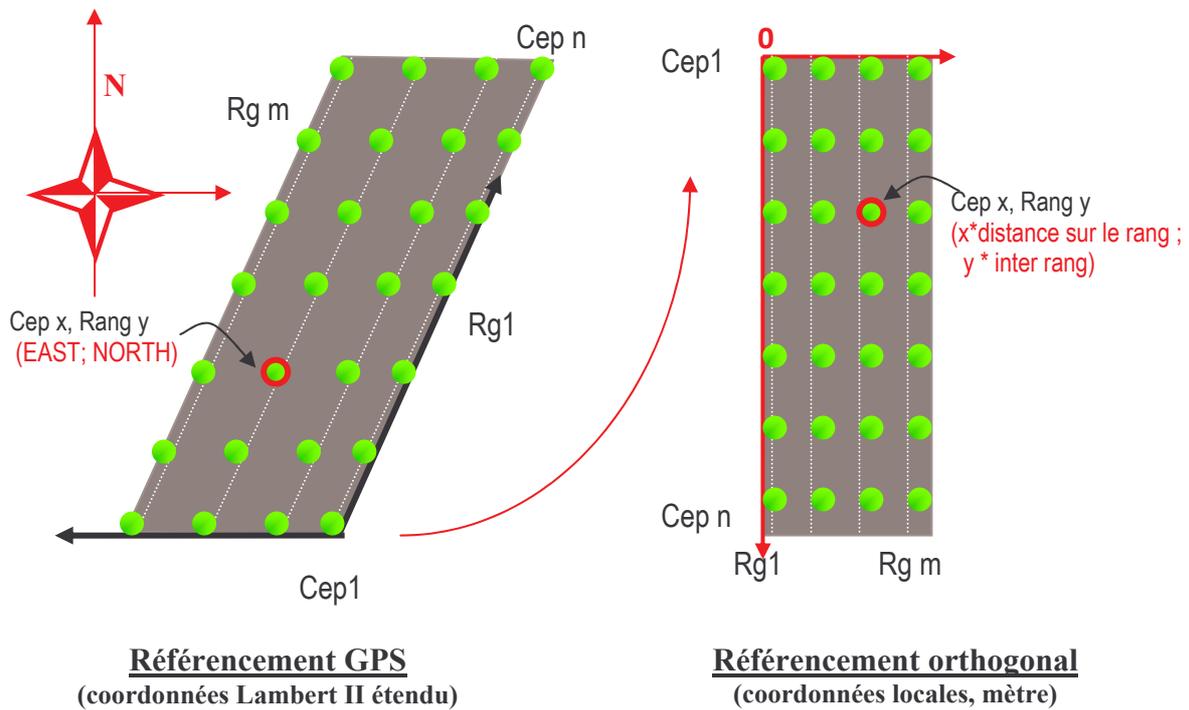


Fig. III. 2: Changement de référentiel pour la superposition de cartes.

b Approfondissement des relations entre facteurs du milieu et expression des maladies du bois

Le changement d'échelle permet d'étudier séparément l'influence des différents facteurs susceptibles d'influencer l'expression de la maladie : le sol, le climat et les caractéristiques du complexe plante - pathogène (en particulier la vigueur de la plante).

Les facteurs à prendre en compte comme source de variation de l'expression des maladies du bois diffèrent selon l'échelle (**Fig. III. 1**) :

- Echelle du réseau de parcelles : le climat, le sol, ainsi que les caractéristiques de biomasse de la plante et du complexe hôte pathogène varient. Ces trois facteurs peuvent interagir pour influencer l'expression des maladies du bois
- Echelle de la parcelle : le climat est considéré comme homogène sur cette unité spatiale. Par contre, les caractéristiques intrinsèques du sol sont susceptibles de varier d'une zone de la parcelle à l'autre, même si les parcelles ont été choisies et délimitées en 2004 de façon à être le plus homogène possible en terme de sol (sélection basée sur des dires d'experts - JP Goutouly- et des sondages à la tarière). Une différence de vigueur et de compétitivité du système de défense des ceps peut en résulter.

Cette étude intra parcellaire a donc pour objectif d'approfondir l'effet des facteurs pédagogiques uniquement sur l'expression des maladies du bois. On se concentrera en particulier :

- sur la relation entre les caractéristiques pédologiques et l'expression de symptômes
- sur le lien supposé entre les caractéristiques du sol et la richesse de la plante en composés de défense (hypothèse d'un antagonisme vigueur et défense des plantes)
- sur le lien entre l'abondance supposée de ces composés dans les tissus de la plante et l'expression des symptômes.

B Matériel et Méthodes

1 Spatialisation de l'analyse

L'analyse de l'expression des symptômes à l'échelle intra parcellaire repose en grande partie sur la réalisation et la confrontation de cartes :

- Des cartes d'état sanitaire de la parcelle. Pour chaque année, on a réalisé une carte de la densité des ceps exprimant, auxquels on ajoute les ceps dits « historiques », (cf définition Chap. II). Pour la période des 5 ans, on établit la carte de densité de ceps exprimant au moins une fois pendant cette période (y compris les ceps se trouvant déjà à l'état de ceps « historiques », au début de l'étude, en 2004)
- Des cartes des sols construites à partir d'un indicateur lié à la réserve en eau et à la texture du sol.

L'analyse comparée de cartes suppose que tous les ceps étudiés et toutes les mesures de terrain effectuées soient géoréférencés par leurs coordonnées GPS (référentiel Lambert II étendu).

2 Des outils de terrain modernes pour l'acquisition de données à haut débit

L'analyse à l'échelle intra-parcellaire nécessite l'acquisition de données caractérisant le milieu physique (caractéristique du sol) et la vigueur de la parcelle sur une maille très fine, de pas inférieur ou égal à la demi distance entre deux ceps. Ceci est maintenant possible grâce aux nouvelles technologies à haut débit de mesure

a Geocarta[®] : caractérisation du sol à l'échelle intraparcélaire

La technologie Geocarta[®] a été utilisée le 27 mai 2009 pour caractériser les parcelles du réseau d'étude par des mesures de résistivité du sol sur l'horizon 0-2m. Pour des raisons de temps et de financement limités, seules sept parcelles ont été traitées : six parcelles situées en sur broussailles et une seule parcelle sur graves. Les mesures de terrain et le traitement des données pour la

Tableau III. 1: Délimitation des zones de faible et forte résistivité sur les parcelles Faux et GdBos.

parcelles	Zone de faible résistivité considérée comme plutôt argileuse	Zone de plus forte résistivité
GdBos	100-250 Ω .m	950-2000 Ω .m
Faux	9-15 Ω .m	40-50 Ω .m

Tableau III. 2: Tableau d'effectifs des ceps traités au Multiplex[®] 3 sur chacune des zones de faible et forte résistivité des parcelles Faux (a) et GdBos (b)

(a) FAUX

Nombre d'expression	d'années	Zone de faible résistivité	Zone de plus forte résistivité	TOTAL
0		26	31	57
1			2	2
2		2	2	4
3		3	2	5
4		3	3	6
5			7	7
Total		37	51	88

(b) GdBos

Nombre d'expression	d'années	Zone de faible résistivité	Zone de plus forte résistivité	TOTAL
0		15	18	33
2		5	9	14
4		6	9	15
5		1	9	10
Total		27	46	73

représentation de cartes de résistivité ont été réalisés par la société Geocarta (X. Cassassole et M. Saint-Martin).

La résistivité du sol est étroitement liée à sa texture (teneur en argile), sa structure et sa teneur en éléments grossiers. Pour des sols de parcelles viticoles, elle couvre couramment une gamme allant de $10 \Omega.m$ à $10^3 \Omega.m$. Une résistivité inférieure à $20 \Omega.m$ correspond de façon quasi-certaine à un sol très argileux (ou salé) sous nos latitudes. *A contrario*, il est plus difficile de se prononcer sur la nature physique du sol dont la résistivité est supérieure à $30 \Omega.m$ sans analyse pédologique complémentaire permettant de caractériser la plage de résistivité.

Pour plus de détails sur la technique Geocarta[®] se reporter à l'*Annexe IX*.

b Multiplex[®] 3: caractérisation de la richesse en composés phénoliques et azotés des tissus végétaux

Le Multiplex[®] 3 (Cerovic *et al.*, 2008) est un capteur optique portable, qui détermine en temps réel et sans destruction des feuilles la teneur de composés liés aux défenses et à la vigueur des plantes. Il délivre quatre variables principales :

- ANTH et FLAV correspondent respectivement aux teneurs en anthocyanes et en flavonols dans les feuilles. Les anthocyanes et les flavonols font partie de la famille des composés de défense (*cf. Annexe II*). Dans les feuilles vertes, où il n'y a pas d'anthocyane, le signal ANTH reflète plutôt la teneur en chlorophylle (ANTH fort \Leftrightarrow chlorophylle faible). A partir de la véraison, des variations du signal ANTH peuvent être induites, (i) par une baisse de la chlorophylle, (ii) par l'arrivée des anthocyanes qui annoncent soit la sénescence normale des feuilles, soit l'expression de symptômes des maladies du bois.
- NBI (Nitrogen Balance Index), et SFR (Simple Fluorescence Ratio) qui traduisent respectivement la teneur en composés azotés et en chlorophylles. Le NBI et le SFR sont considérés comme des indicateurs de l'activité photosynthétique et de la production de biomasse ; leurs valeurs seraient d'autant plus élevées que les plantes sont vigoureuses.

Une évaluation de la concentration de ces composés a été réalisée sur un certain nombre de ceps sur une parcelle de graves (GdBos) et pour une parcelle de boubènes (Faux), entre le 4 et le 6 août 2009. Les mesures ont été effectuées après obtention de la carte de résistivité des sols par Géocarta[®]. Deux zones de résistivités extrêmes ont été délimitées sur chacune des parcelles (**Tableau III. 1**).

Un échantillon de ceps a été sélectionné aléatoirement parmi les ceps n'exprimant pas de symptômes en 2009. Il s'agit d'échantillons stratifiés en fonction du nombre d'années d'expression des ceps (**Tableau III. 2**). Une moyenne de 20 mesures réparties régulièrement sur l'ensemble de la canopée a été effectuée sur chaque cep.

Pour plus de détails sur la technique Multiplex[®] 3 se reporter à l'*Annexe X*.

3 Les outils de l'analyse spatiale : Modélisation et statistique

a Construction de cartes

i Système de référencement :

A partir des coordonnées GPS des données de résistivité, on applique un changement de système afin d'obtenir des domaines d'étude orthogonaux correspondant au système utilisé dans la base de données sanitaires. Le référentiel utilisé devient ainsi un référentiel orthogonal, centré sur le premier cep du premier rang de la parcelle, et dont l'axe vertical est orienté dans la direction des rangs de ceps (**Fig. III. 2**).

ii Grille de la carte

Pour la construction des cartes de sol et des cartes de densité de ceps symptomatiques, on choisit une grille de maille « interrang \times distance sur le rang » : chaque carte contient autant de pixels qu'il y a de cep dans la parcelle. On dispose ainsi d'une information pour chaque cep. Pour les

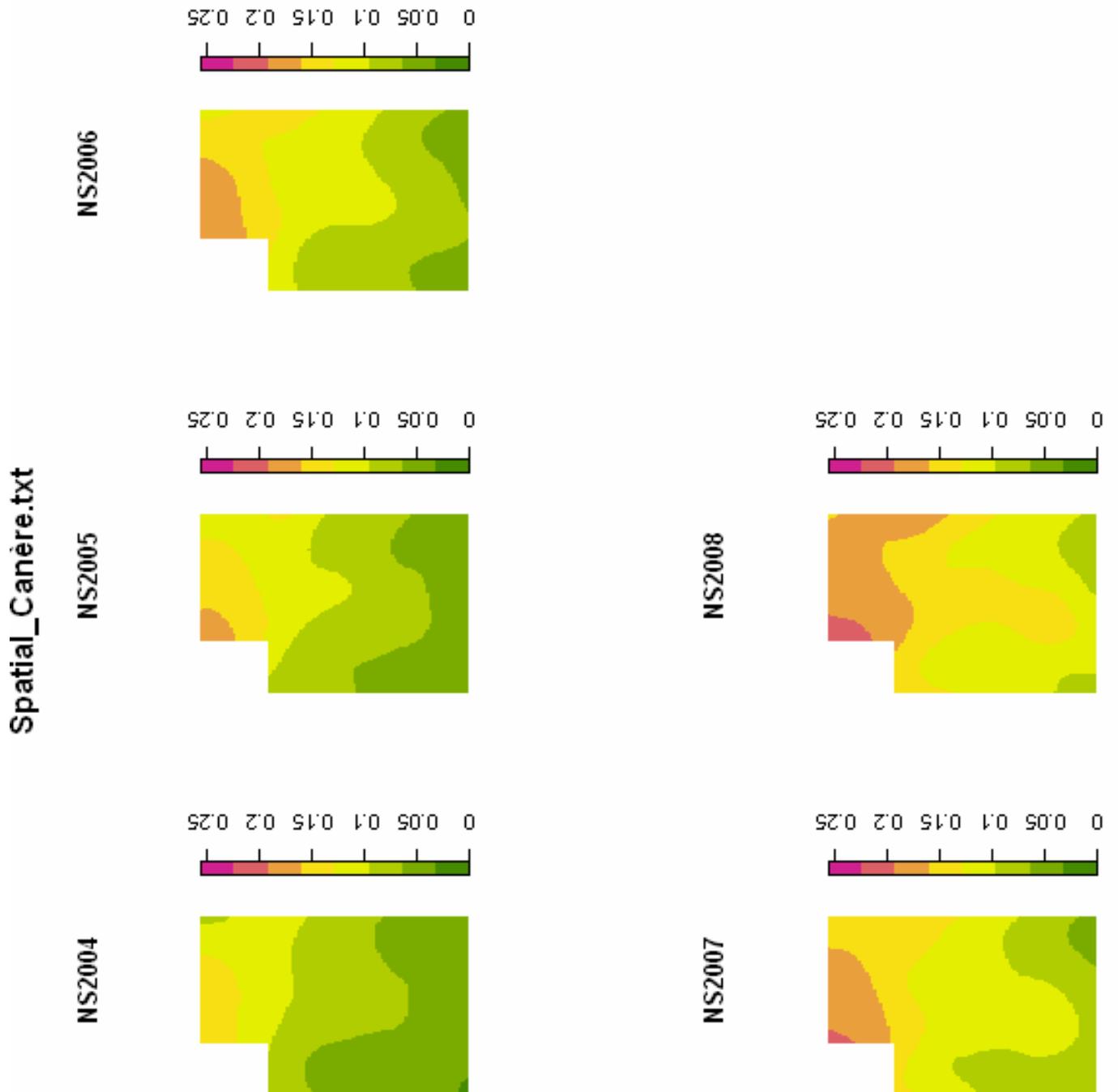


Fig. III. 3 : Cartes de densité de la population de ceps (en cep/m²) exprimant des symptômes ou considérés comme historiques, pour chaque année entre 2004 et 2008. Les couleurs Rouges – violette indiquent de fortes densités de ceps symptomatiques (max=100% de ceps symptomatique). Les couleurs vertes repèrent les zones de faible densité de ceps symptomatiques (min= 0 ceps symptomatiques). Cas de la parcelle Canère. Se reporter à l'Annexe VII pour visualiser les cartes des autres parcelles du réseau.

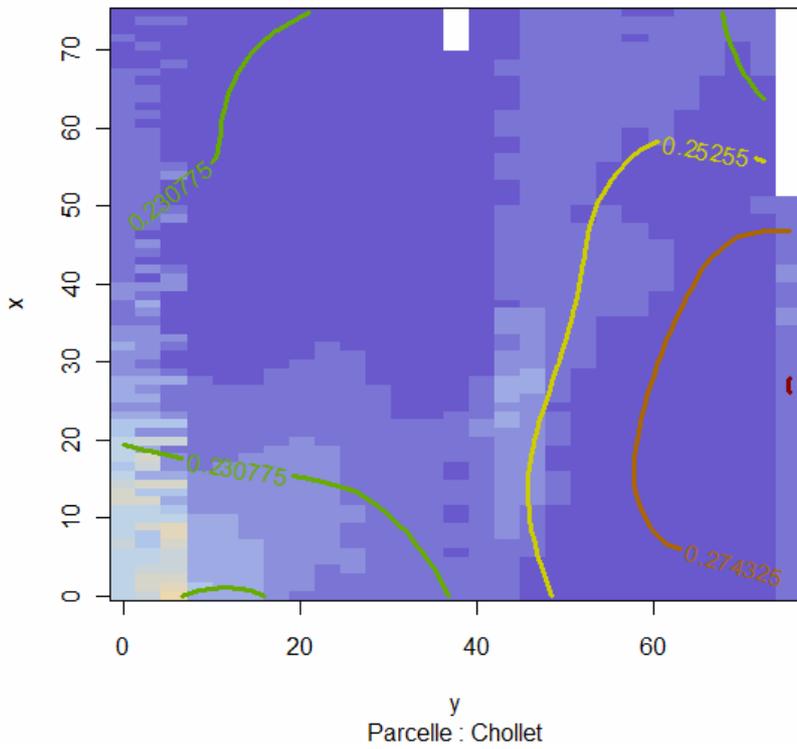
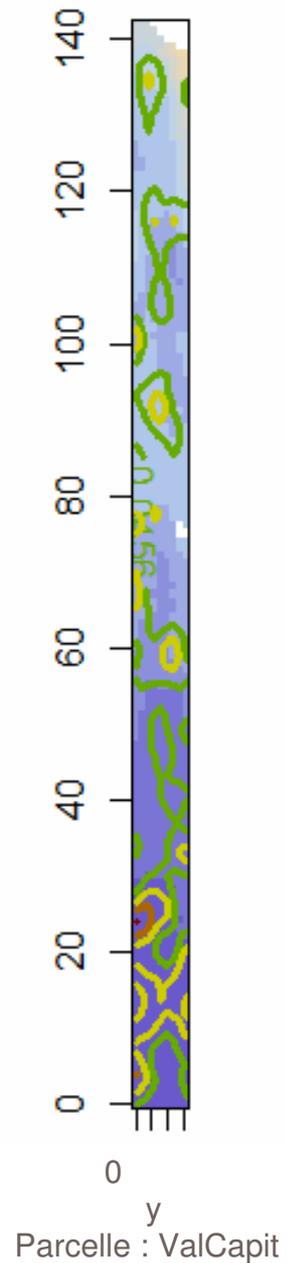
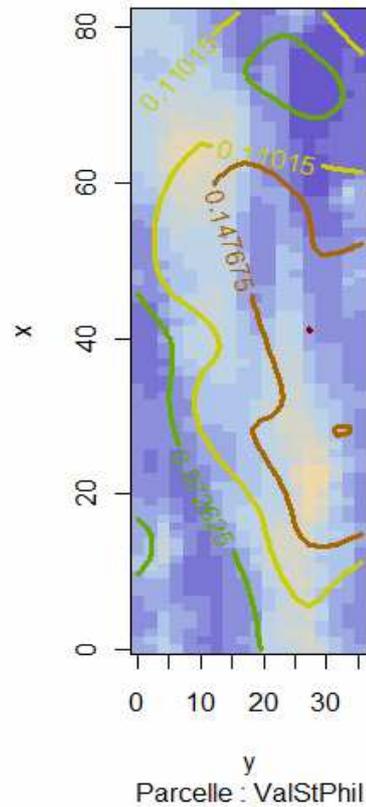
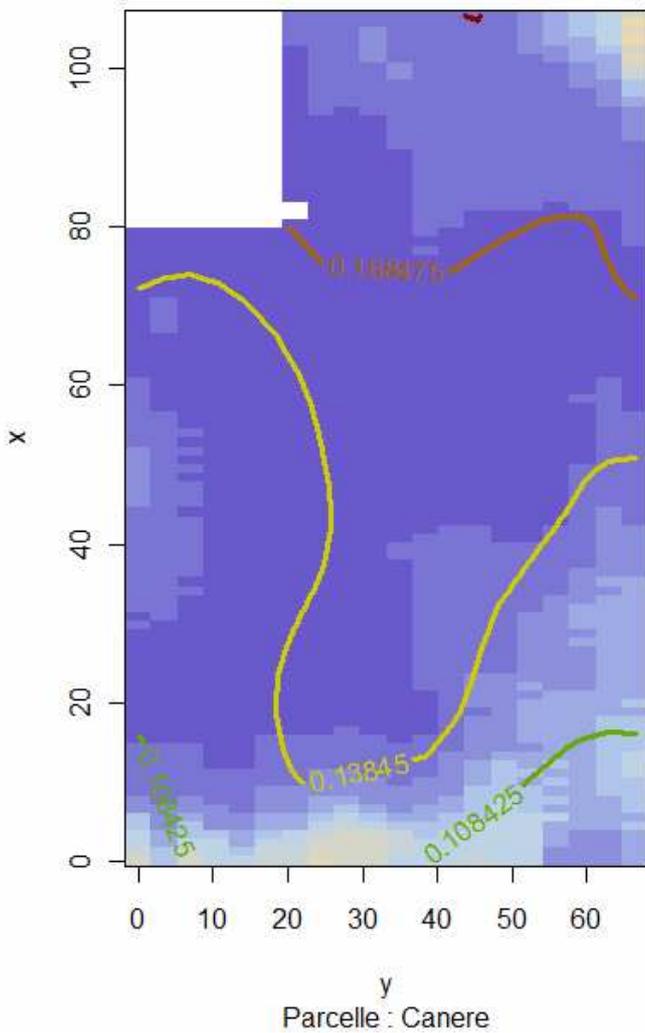


Fig.III.4: Cartes superposée des résistivités, dégradé de couleurs : du bleu foncé (faible résistivité) au brun (forte résistivité) ; et des densités de ceps symptomatiques en cep.m^{-2} , courbes de niveau : du vert (faible densité) au rouge (forte densité), pour les 7 parcelles traitées avec la méthode Géocarta®



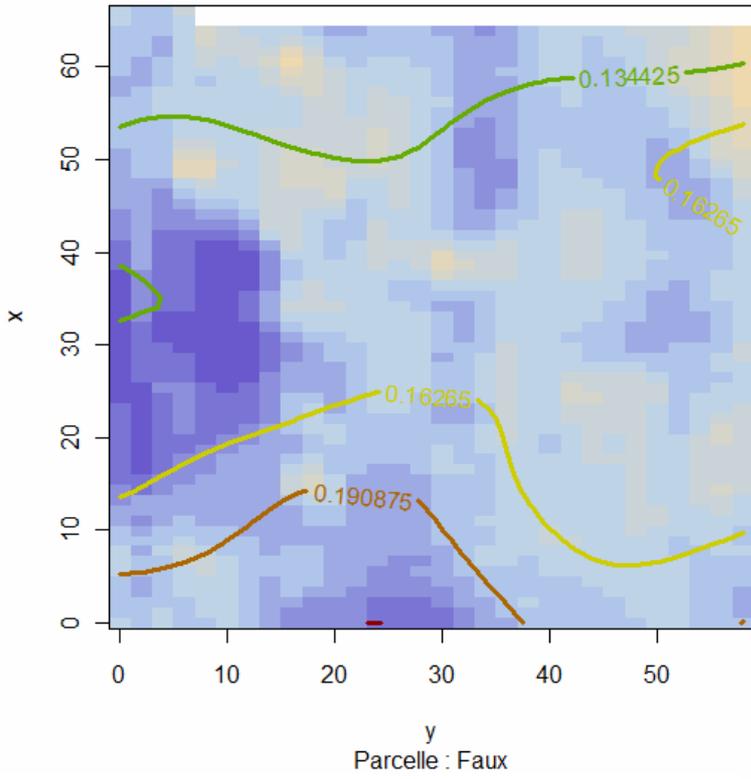
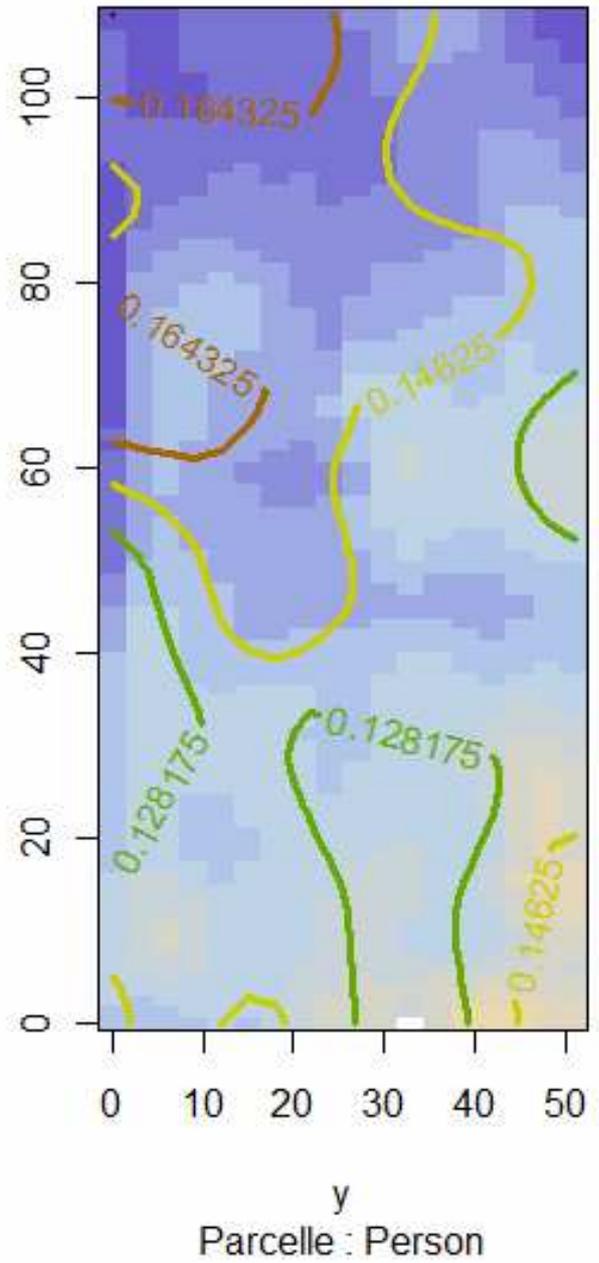
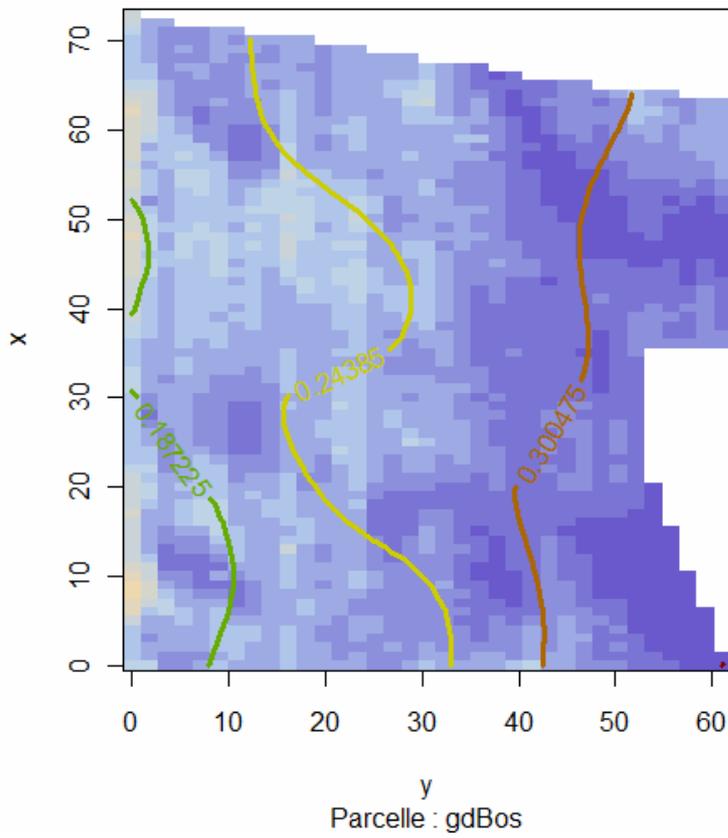


Fig. III. 4(suite) : Cartes superposée des résistivités, dégradé de couleurs : du bleu foncé (faible résistivité) au brun (forte résistivité) ; et des densités de ceps symptomatiques en cep.m-2, courbes de niveau : du vert (faible densité) au rouge (forte densité), pour les 7 parcelles traitées avec la méthode Géocarta®



cartes de sol, une interpolation des données par Krigeage ordinaire (réalisée sous Surfer[®], par J. P. Goutouly) a été nécessaire pour générer un tableau de données correspondant à cette grille. Pour les cartes de densité de ceps symptomatiques, la densité a été directement calculée sur cette maille sous R.

b Modèle Géostatistique

L'étude intra parcellaire fait appel à des méthodes d'analyse géostatistique. Afin de rechercher une éventuelle agrégation des ceps au sein de la parcelle, la fonction de Ripley (L(r)-r) a été calculée pour chaque parcelle, en utilisant pour les sous populations de ceps suivantes : (**Nbasup1**) nombre de ceps exprimant au moins une fois au cours des 5 ans + ceps historiques en 2004 ; (**Nba1**) à (**Nba5**) nombre de ceps exprimant respectivement 1 à 5 fois exactement au cours des 5 ans ; (**Nbahist**) nombre de ceps historiques en 2008. Cette dernière sous - population correspond aux ceps morts au cours de l'étude, morts avant le début de l'étude ou remplacés moins de 5 ans avant le début de l'étude (complants, jeunes plants, recepés). Les densités de ceps exprimant, représentées sous forme de carte ont été calculées avec un lissage gaussien sous R.

La confrontation des cartes de sols et des cartes d'état sanitaire est réalisée en deux temps :

- par régression linéaire simple entre la densité de ceps symptomatiques au moins une fois sur 5 ans (ou historiques) et la résistivité du sol, pour chaque maille de la grille. Cette approche suppose que les coefficients de la régression sont invariants sur l'ensemble de la surface de la parcelle.
- par Geographical Weighed Regression (GWR) : les coefficients de régression sont calculés localement. La qualité analytique (valeur du R²) de la régression pour chaque maille de la parcelle est visualisée sur une nouvelle carte.

On teste également l'indépendance entre les variables « résistivité du sol » et « expression/non expression de symptômes au moins une fois » sur chaque cep par un test du Chi2 après discrétisation de la variable de résistivité en trois classes, déterminées manuellement pour chaque parcelle à partir de l'histogramme de distribution de la parcelle :

- résistivité faible (f) : moins de 30% de la résistivité maximale de la parcelle,
- résistivité moyenne (m) : 30 à 60% de la résistivité maximale de la parcelle,
- résistivité forte (F) : plus de 60 % de la résistivité maximale de la parcelle.

Ces classes ont donc des bornes différentes pour chaque parcelle. Elles ne peuvent donc pas être comparées entre parcelle.

L'étude des relations entre les caractéristiques du sol, le rapport « vigueur / système de défense » de la plante, et l'expression des symptômes fait appel à des analyses de variance ANOVA à un facteur entre :

- les concentrations en composés fluorescents (variable de réponse) et la résistivité du sol (variable discrète à deux modalités : forte et faible)
- la concentration en composés fluorescents et le nombre d'années durant lesquelles les ceps suivis ont exprimé des symptômes (variable explicative à 5 modalités : 1, 2, 3, 4, 5).

On traite les deux parcelles séparément. Les zones de faible et forte résistivité au sein de la parcelle sont considérées comme des blocs dans cette analyse.

C Résultats et discussion

1 Maintien de l'hétérogénéité sanitaire au cours du changement d'échelle

a Evolution du schéma de distribution des ceps symptomatiques au cours de la période d'étude.

Le calcul de la fonction de Ripley (L(r)-r révèle) une agrégation des ceps Nbasup1 sur quatre parcelles du réseau : DurfB, ValStPhil, GdBos et Seg. Sur ces parcelles, des îlots de ceps



Fig. III. 5 : Histogrammes de répartition des ceps Nbasup1 et des ceps n'exprimant jamais au sein des 3 zones de résistivité pour les 7 parcelles traitées par la méthode Géocarta®. En vert : nombre de ceps n'exprimant jamais de symptômes. En violet : nombre de ceps exprimant au moins une fois des symptômes.

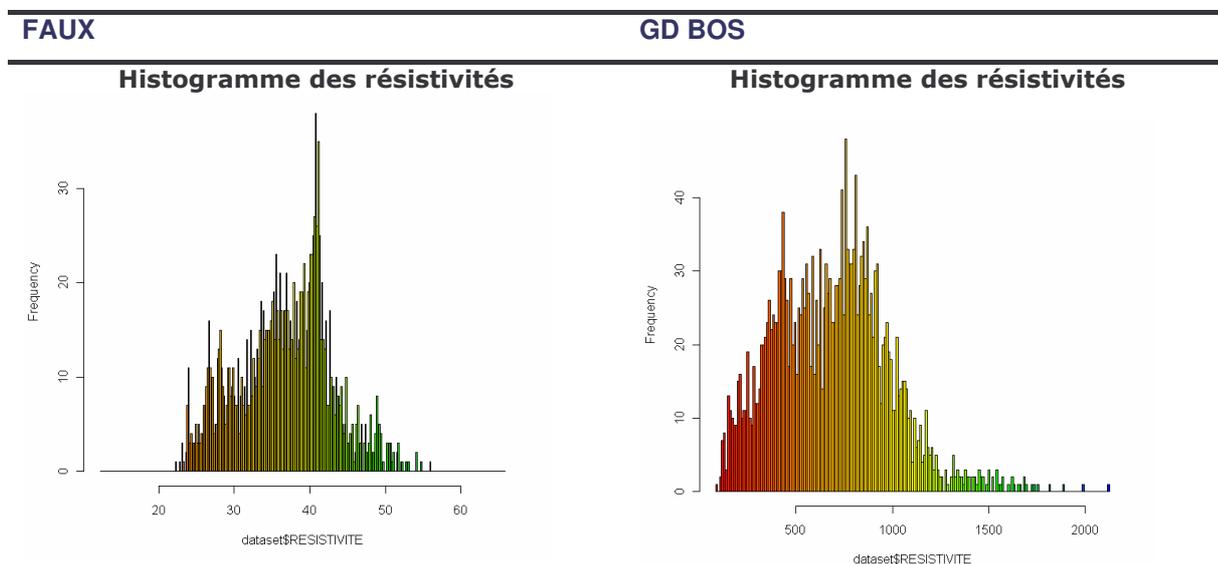


Fig. III. 6 Histogrammes de résistivité des parcelles Faux et GdBos

symptomatiques sont séparés par des distances comprises entre 1 et 8 m. Sur les autres parcelles, les tests de Ripley ne permettent pas de trancher quant à la structure agrégative de la population Nbsup1. Sur aucune parcelle, on ne détecte d'agrégation des sous populations de ceps symptomatiques Nba1, Nba2, Nba3, Nba4, Nba5 ou Nbahist (*Annexe V*).

L'utilisation de cartes de densité semble plus adaptée à l'étude des cartes sanitaires (**Fig. III. 3** ; *Annexes VI et VII*). Sur les parcelles où le nombre de ceps symptomatiques est très faible (Che 1, Che2, ValCapit), il n'est pas possible de délimiter des zones de densité différente. Pour les autres, les cartes révèlent que la population de ceps Nbasup1 s'étale en zones de densités différentes. Ce zonage de l'expression des symptômes soutient l'hypothèse d'un lien entre les caractéristiques du sol et l'expression des symptômes. L'étude chronologique des cartes de la densité de ceps exprimant ou historiques (une carte par année de 2004 à 2008) montre la même évolution de la distribution de la population Nbasup1 pour toutes les parcelles. La forme et la distribution des zones de densité sont maintenues d'une année sur l'autre. De plus, la densité de ceps exprimant au sein de ces zones augmente d'année en année, faisant apparaître, à partir d'un foyer central de forte densité, des auréoles de densité décroissante qui s'élargissent d'année en année.

Ce comportement de la densité de ceps symptomatiques pourrait traduire :

- une dispersion centrifuge de l'inoculum de pathogènes depuis un foyer. Cependant, cette hypothèse est discréditée par les travaux de Larignon (2008) qui montrent que la propagation des pathogènes ne se fait pas par les outils de taille
- une origine géomorphique faisant apparaître un gradient favorisant l'expression de symptômes décroissant depuis le centre vers la périphérie de l'auréole. Par exemple, la présence d'une lentille d'argile en cuvette à cet endroit correspondrait à ce type de situation

b Mise en évidence d'une relation entre les caractéristiques du sol et l'expression des symptômes

i Il existe une relation entre résistivité du sol et densité de ceps symptomatiques

- **Comparaison visuelle de cartes (Fig. III. 4)**

Pour toutes les parcelles, la comparaison visuelle des cartes de densité de ceps Nbasup1 et de résistivité des sols fait apparaître que certaines zones de densité viennent se superposer assez précisément sur des zones de résistivité uniforme. La concordance des deux cartes est particulièrement bien visible pour les parcelles GdBos, Canère et Person. Sur ces trois parcelles, les zones de plus faible résistivité correspondent presque exactement avec les zones de plus forte densité de ceps symptomatiques. Sur les quatre autres parcelles, les similitudes entre les deux types de cartes ne concernent que certaines portions des parcelles.

- **Test d'indépendance (Fig. III. 5)**

Ces observations sont confirmées par les résultats des tests du χ^2 . Les tests d'indépendance du χ^2 montrent clairement qu'il existe une relation entre classe de résistivité du sol et expression de symptômes pour les parcelles GdBos (p-value=10-8) et Canère (p-value=10-6). Sur la parcelle GdBos, les proportions de ceps Nbasup1 et de ceps n'exprimant jamais en 5 ans sont respectivement de 25% et 75% sur les zones à forte résistivité, et de 50%- 50 % sur les zones à faible résistivité. Il semble donc que la forte teneur en argile du sol (faible résistivité) soit un facteur favorisant l'expression des symptômes. L'hypothèse d'indépendance peut aussi être rejetée avec un risque de première espèce inférieur à 7% pour les parcelles Person, ValCapit et ValStPhil. Enfin, résistivité et comportement sanitaire sont indépendants sur les parcelles Faux et Chollet.

La gamme parcourue (amplitude et maximum) par la résistivité du sol pourrait expliquer les différences observées entre parcelles (**Fig. III. 6**). Sur les 5 parcelles Chollet, Faux, Person, ValCapit, et ValStPhil, la résistivité reste faible, de l'ordre de 50 Ω .m, traduisant un sol plutôt argileux et une absence de stress hydrique. Dans ces conditions, la vigueur et l'état sanitaire des plantes seraient

reg lin 'Résistivité' vs 'Densité des ceps symptomatiques sur 5 ans'

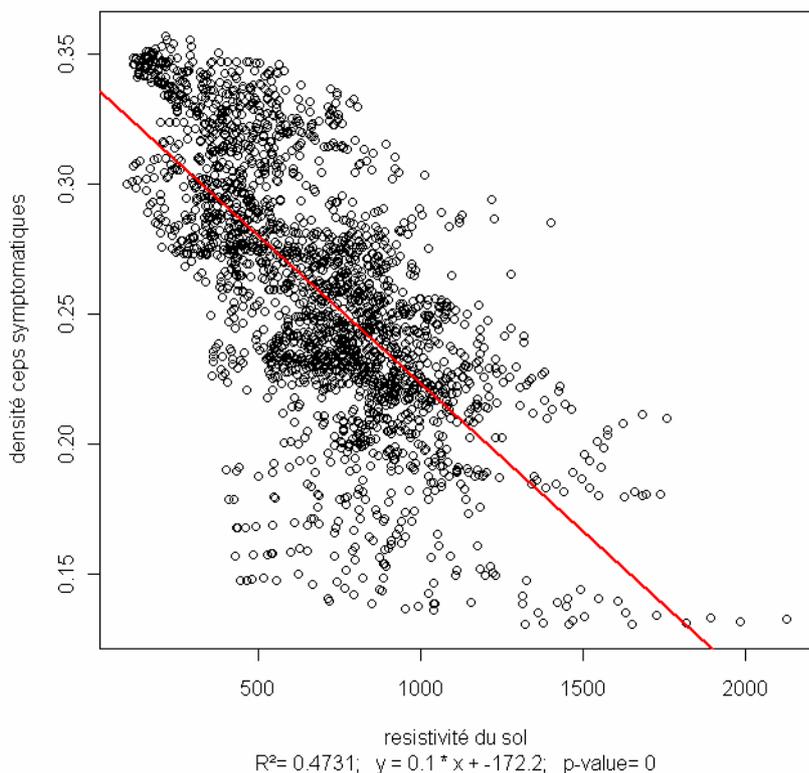
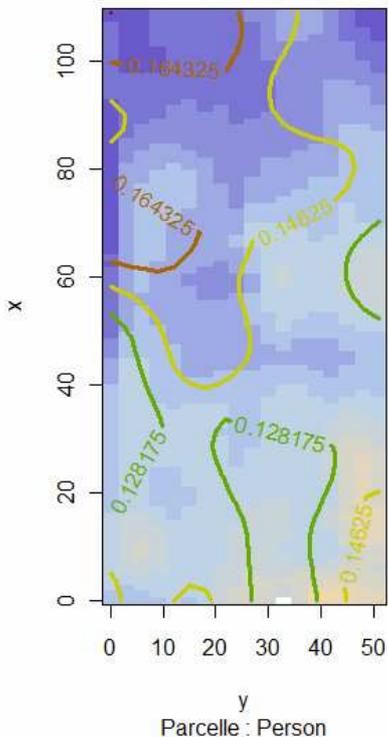
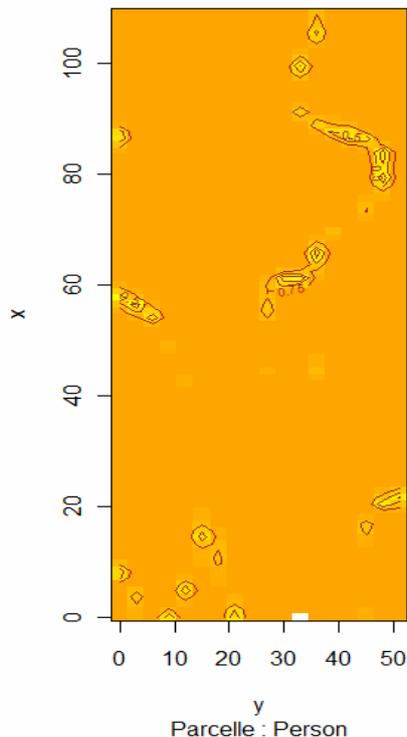


Fig. III. 7 : Régression linéaire classique entre la résistivité du sol sur l'horizon [0-2m] et la densité de ceps Nbasup1 en tout point de la parcelle GdBos.

Superposition de la densité de ceps symptomatique et de la résistivité du sol



Qualité analytique locale de la SWR (R²)



Parcelle PERSON

Distribution des résidus de la régression linéaire classique dans l'espace de la parcelle

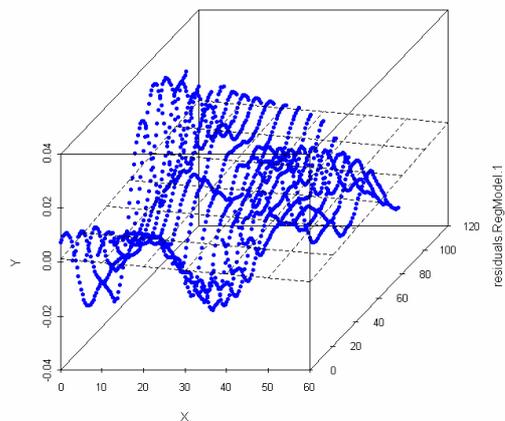


Fig. III. 8 : Relation entre résistivité du sol et densité de ceps Nbasup1 sur la parcelle Person : (a) carte superposée de la densité (courbes de niveau) et de la résistivité du sol (gradient de couleur) du bleu (faible résistivité) au brun (forte résistivité). (b) Représentation du R² de la régression GWR dans le plan de la parcelle. (3) Représentation 3D de la distribution des résidus de la régression linéaire classique dans la parcelle.

plutôt homogènes sur la totalité de la parcelle. Sur les parcelles Canère et GdBos, la résistivité varie sur une large gamme et dépasse 150 Ω .m. Cette hétérogénéité du sol entraîne des différences de vigueur et d'état sanitaire.

GdBos et Canère sont les deux seules parcelles traitées par la technique Geocarta[®] qui ne s'apparentent pas à des sols de boulbènes. GdBos est une parcelle très graveleuse, avec moins de 10% d'argile dans l'horizon 0-1m, alors que Canère est une parcelle argilo-calcaire (taux argile proche de 40% dans l'horizon 0-1m). La relation entre sol et comportement sanitaire ne traduirait donc pas les mêmes phénomènes sur ces deux parcelles. Des mesures Geocarta[®] sur d'autres parcelles présentant ces caractéristiques pédologiques apporteraient plus d'éléments à la discussion.

- **Régression linéaire classique (Fig. III. 7)**

Les résultats de la régression linéaire entre la densité de ceps Nbasup1 et la résistivité du sol concordent avec ceux du χ^2 : la qualité du modèle de régression décroît lorsque la gamme de résistivité mesurée sur la parcelle diminue. Pour la parcelle GdBos, la régression linéaire montre que la résistivité du sol est négativement corrélée à la densité de ceps symptomatiques à un point donné ($R^2=0,47$). Pour les parcelles Person, ValCapit, ValStPhil et Canère, les modèles de régression sont de moins bonne qualité mais suggèrent également une relation décroissante de la densité de ceps exprimant en fonction de la résistivité du sol ($R^2 = 0,29, 0,13, 0,15, 0,13$ respectivement). Pour les parcelles Chollet et Faux, le modèle de régression est rejeté.

- **Régression linéaire GWR (Fig. III. 8, Annexe VIII)**

La carte de distribution des résidus de la régression linéaire classique montre une répartition non aléatoire chez Person, Faux, Chollet et Canère. Ce constat nous incite à tester à nouveau la relation entre les deux variables en utilisant une régression GWR. La représentation de la qualité des régressions GWR (R^2 local) sur le plan de la parcelle montre que cette technique permet d'obtenir de très bons ajustements entre les deux variables. Les seules zones où le R^2 local est inférieur à 0.75 forment des bandes étroites, qui suivent exactement la bordure des zones de densité, et semblent également délimiter des zones de résistivité différente. Ce schéma de distribution du coefficient de détermination R^2 montre que la résistivité du sol est un bon prédicteur de la densité de ceps symptomatiques, à la fois sur les zones de forte densité de ceps malades et sur les zones de faible densité. La forme étroite des bandes où le modèle de régression est de mauvaise qualité suggère que le ré-ajustement de la densité de ceps en réponse à une variation de la résistivité du sol se fait rapidement sur une petite marge spatiale.

ii Une diminution locale de la résistivité favorise la réexpression de symptômes d'une année sur l'autre

Sur la parcelle GdBos, parmi les ceps ayant exprimé des symptômes au moins une fois, la majorité des ceps situés dans la zone de forte résistivité ont exprimé exactement une fois (**Fig. III. 9**). Au contraire, dans la zone de faible résistivité, les effectifs de ceps ayant exprimé 1, 2, 3, 4 ou 5 fois diffèrent peu. Sur la parcelle Faux où la résistivité du sol varie dans une gamme plus réduite, la tendance est moins claire, mais on note également que sur la zone de plus faible résistivité, la proportion de ceps exprimant qui manifestent des symptômes pendant plus de trois ans est plus élevée que sur la zone de forte résistivité

Il semble donc que plus la résistivité du sol est faible, plus les ceps implantés dans cette zone ont tendance non seulement à exprimer des symptômes, mais aussi à les exprimer plus souvent. Ce comportement peut traduire un état avancé de la maladie, dans lequel les pathogènes ont déjà envahi un important volume de bois. Il suffirait dans ce cas d'une progression de quelques assises cellulaires sous l'effet des facteurs du milieu pour que les pathogènes atteignent les tissus corticaux et génèrent l'apparition de symptômes.

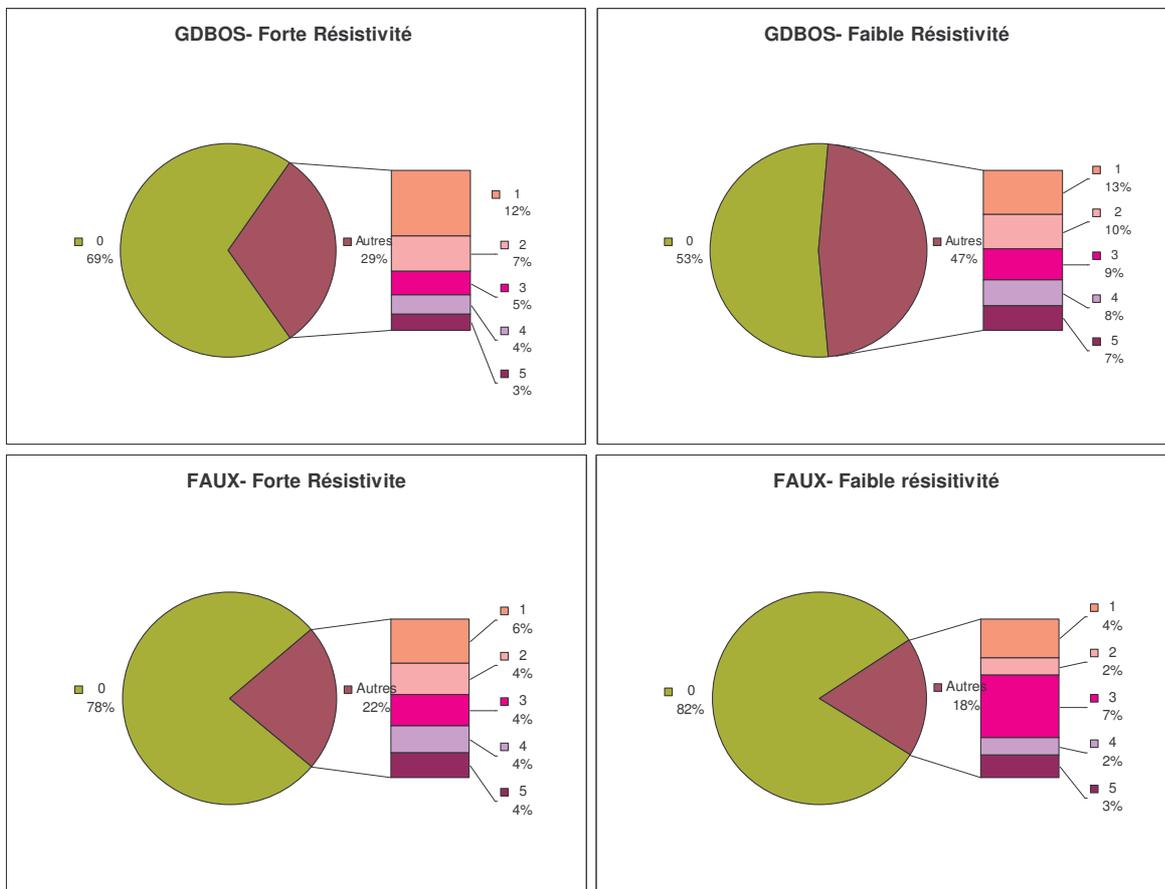


Fig. III. 9 : Répartition des ceps non historiques encore vivants à l'issue de l'année 2008, au sein des zones de plus faible et de plus forte résistivité, en fonction du nombre d'année exact d'expression. Parcelles Faux et GdBos.

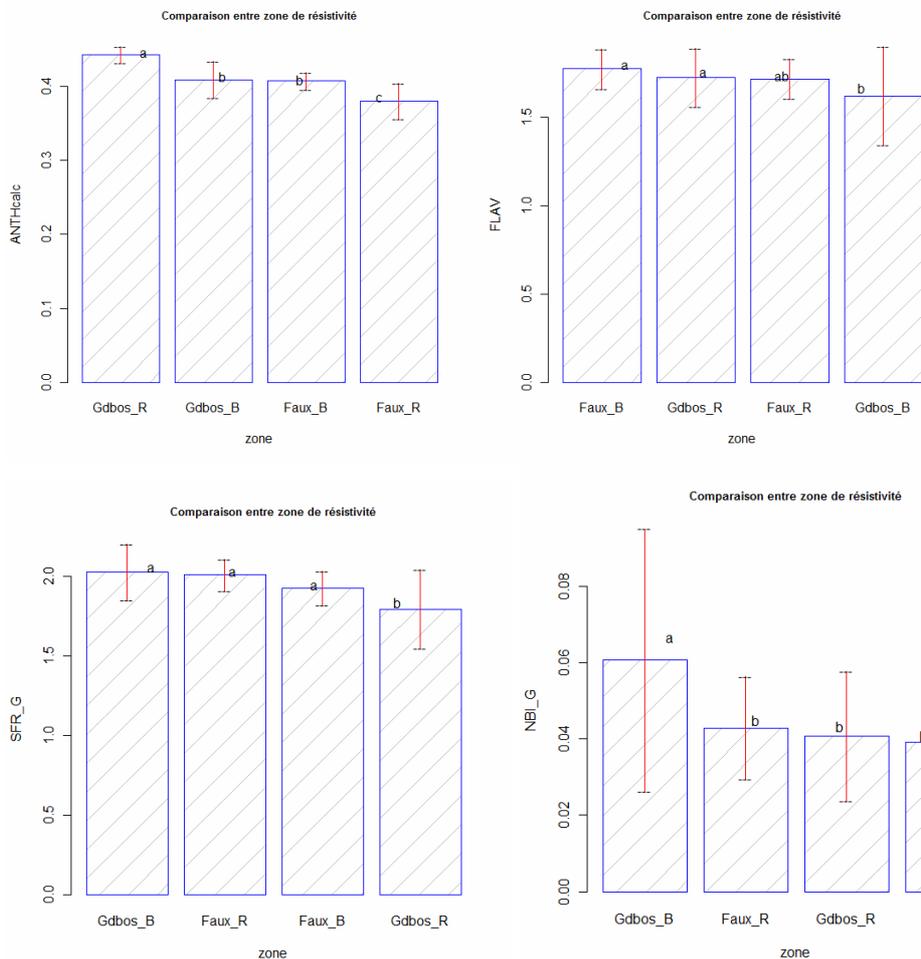


Fig. III. 10 : Comparaison des valeurs moyennes des 4 signaux mesurés par le Multiplex (ANTH, FLAV, SFR, NBI), sur les 4 zones de résistivité définies sur les parcelles Faux et GdBos. Les barres verticales rouges représentent les écarts-types. Les modalités identifiées par une lettre différente sont significativement différentes entre elles.

2 Effet des facteurs internes à la plante : abondance des composés phénoliques

a Relation ente résistivité du sol et concentration en composés fluorescents

On considère les zones à faible et à forte résistivité sur chacune des parcelles Faux et GdBos, comme quatre zones indépendantes de résistivités respectives supérieure à 1200 Ω .m (GdBos_R), comprise entre 100 et 600 Ω .m (GdBos_B), comprise entre 45 et 60 Ω .m (Faux_R), et comprise entre 20 et 35 Ω .m (Faux_B).

Les ANOVA réalisées en utilisant le facteur « zone » à quatre modalités ainsi défini montrent un effet significatif de ce facteur pour un risque $\alpha=5\%$ pour les variables ANTH, SFR et NBI, et avec un risque $\alpha=6\%$ pour FLAV.

Les comparaisons de moyennes montrent que le SFR est significativement plus faible sur la zone de plus forte résistivité (GdBos_R) par rapport aux trois autres qui ne diffèrent pas entre elles (Fig. III.10). Au contraire, la concentration en flavonols dans les feuilles décroît significativement de la zone GdBos_R (plus forte résistivité) à la zone GdBos_B (plus faible résistivité). Ainsi, il semble qu'une faible résistivité du sol, traduisant une texture plutôt argileuse, oriente le métabolisme vers la croissance aux dépens de la production de composés de défense.

Le NBI est significativement plus élevé sur la zone GdBos_B que sur les trois autres zones, qui ne diffèrent pas entre elles. Sur la parcelle GdBos, ce résultat concorde avec l'augmentation du SFR de la zone de plus forte résistivité à la zone de plus faible résistivité, et confirme que les plantes seraient plus vigoureuses sur les sols à la texture plutôt argileuse (résistivité faible). Au contraire, sur la parcelle Faux, ce résultat montre qu'il n'existe pas de différence de vigueur entre les deux zones. Ceci peut résulter de la faible différence de résistivité moyenne entre les deux zones de la parcelle Faux. Enfin, on ne peut pas donner de sens à la baisse du NBI lorsque l'on passe de GdBos_B à Faux_R car une même valeur de résistivité peut traduire des caractéristiques du sol très différentes entre deux parcelles.

b Relation entre concentration de composés fluorescents et comportement sanitaire

Les ANOVA testant l'effet du nombre d'années d'expression des symptômes sur la concentration en composés fluorescents révèlent deux orientations possibles.

i Ceps situés sur la zone de résistivité supérieure à 1200 Ω .m (GdBos_R)

En août 2009, les concentrations en chlorophylles (SFR) et en composés azotés (NBI) sont significativement plus élevées chez les ceps exprimant des symptômes (au moins une fois), que chez les ceps n'exprimant jamais. Le signal ANTH ne suit pas les variations de SFR et reste constant entre les différentes catégories de ceps: ceci indique qu'il y a également une augmentation de la teneur en anthocyanes dans les feuilles des ceps n'exprimant jamais de symptômes (Fig. III.11). FLAV est significativement plus élevé chez les ceps n'exprimant jamais (potentiellement sains) ou exprimant tous les ans, que chez les ceps qui expriment des symptômes par intermittence.

Ces résultats suggèrent que dans une situation où la vigueur est maîtrisée, les ceps les plus vigoureux sont les plus susceptibles d'exprimer des symptômes, car ils contiendraient moins de composés de défense. Les variations de la concentration en flavonols peuvent être interprétées comme :

- une dotation de base élevée qui protège plus efficacement les ceps qui n'expriment jamais.
- une signature de l'activation d'un système de défense qui ne parvient pas à endiguer la progression des champignons chez les ceps qui expriment des symptômes tous les ans.

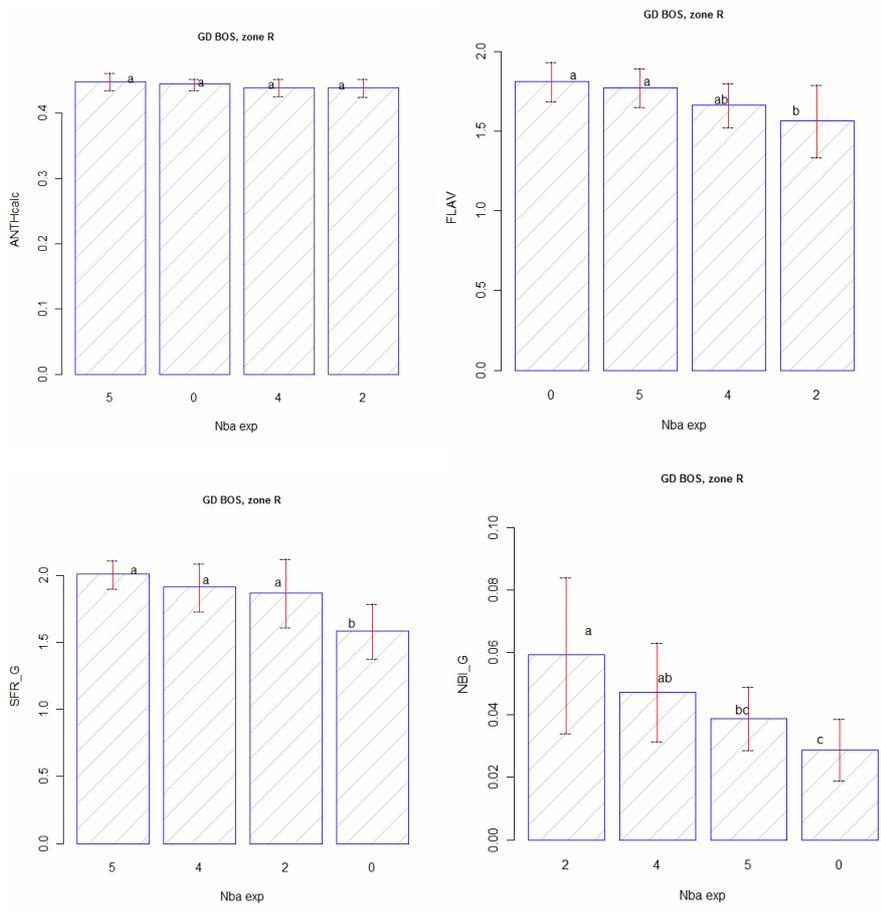


Fig. III. 11 : Comparaison des valeurs moyennes des 4 signaux mesurés par le Multiplex (ANTH, FLAV, SFR, NBI), entre les ceps de la zone GdBos_R, ayant exprimé exactement 0, 2, 4, ou 5 fois au cours de la période 2004-2008. Les barres verticales rouges représentent les écarts-types. Les modalités identifiées par une lettre différente sont significativement différentes entre elles.

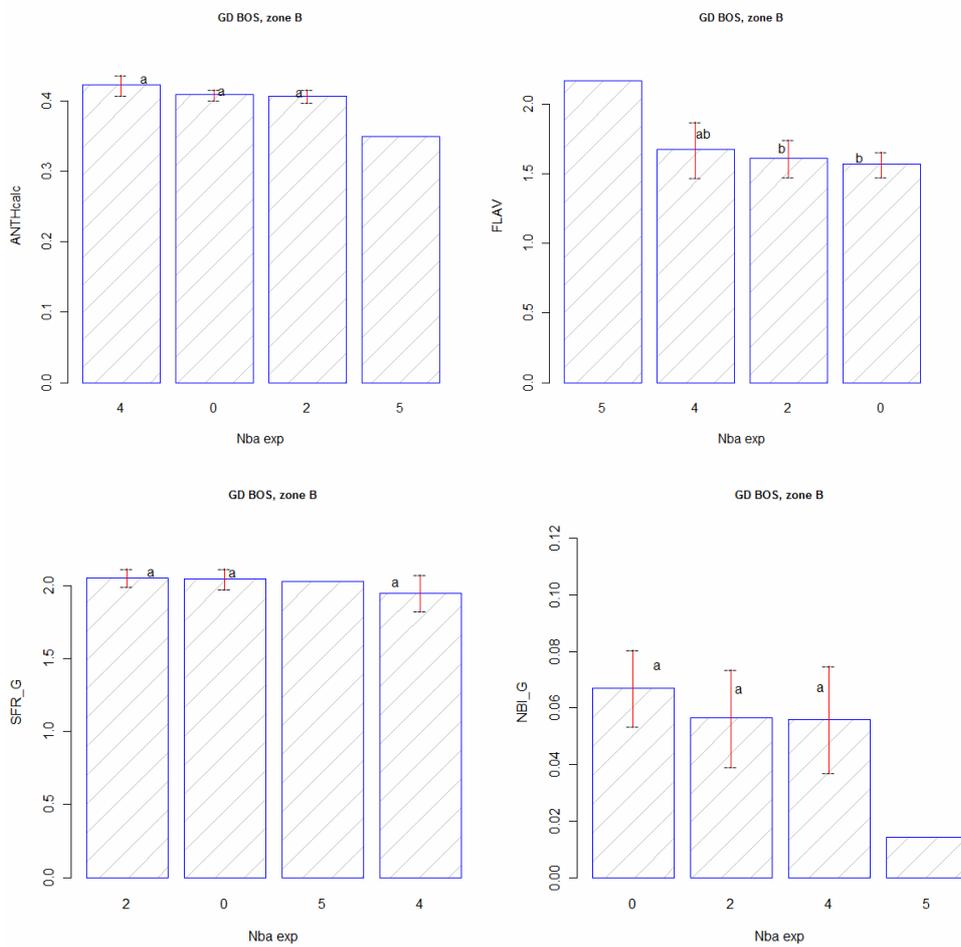


Fig. III. 12 : Comparaison des valeurs moyennes des 4 signaux mesurés par le Multiplex (ANTH, FLAV, SFR, NBI), entre les ceps de la zone GdBos_B, ayant exprimé exactement 0, 2, 4, ou 5 fois au cours de la période 2004-2008. Les barres verticales rouges représentent les écarts-types. Les modalités identifiées par une lettre différente sont significativement différentes entre elles.

ii Ceps situés dans une zone de résistivité plus faible (GdBos_B, Faux_R, Faux_B)

Le NBI et le SFR mesurés en août 2009 ne varient pas en fonction du nombre d'années où les ceps ont exprimé au cours de la période 2004-2008 (Fig.III.12-13-14). En ce qui concerne les composés phénoliques, on n'observe pas de différence de leur concentration entre les ceps exprimant de 0 à 4 ans. Pour les ceps exprimant tous les ans, la concentration en flavonols est plus élevée (pour la zone de résistivité comprise entre 100 et 600 Ω .m, GdBos_B, uniquement). Lorsque la vigueur est trop élevée (SFR >1.8 et ANT<0.44), les différences de concentration en molécules de défense ne sont plus corrélées à l'expression de symptômes.

D Conclusion : les apports de l'analyse intra parcellaire

L'analyse à l'échelle intra parcellaire montre que la variabilité des comportements sanitaires observée à l'échelle du bordelais est conservée à l'intérieur de la parcelle. Elle met en évidence l'existence d'un impact du sol sur la propension des ceps à exprimer ces symptômes : les sols à faible résistivité, plutôt argileux favoriseraient l'expression de symptômes.

Par ailleurs, les mesures au Multiplex[®]3 réalisées avant l'expression de symptômes permettent d'évaluer la dotation de base de la plante en molécules de défense (ici estimée par FLAV et dans une moindre mesure par ANTH). Il existerait un seuil critique au dessous duquel cette dotation de base ne permettrait pas à la plante de limiter la progression du complexe de pathogènes et la circulation de toxines dans le xylème. La plante exprimerait alors des symptômes foliaires. En situation de faible vigueur, la dotation de base de la plante dépasse ce seuil, et la plante n'exprime pas systématiquement des symptômes. Si la dotation de base est proche du seuil, de légères fluctuations de la vigueur (estimée par NBI et SFR), en réponse au milieu environnant peuvent alors induire l'apparition ou la disparition de symptômes foliaires d'une année à l'autre.

II Perspectives de recherche et approfondissements

A Des pistes à explorer plus en détail

A l'issue de cette analyse de l'expression des maladies du bois sur le réseau de parcelles du Bordelais, des pistes se dégagent concernant les facteurs impliqués et les processus aboutissant à l'expression des symptômes. Un enchaînement de relations peut être mis en évidence depuis l'impact des conditions du milieu sur l'état physiologique de la plante et les interactions au sein du complexe plante - pathogène jusqu'à l'expression des symptômes. Des sols à forte réserve en eau et une pluviométrie abondante pendant la phase de croissance active sont des conditions favorables à la croissance et au développement de la plante. Elles orientent l'allocation du carbone vers la production de biomasse aux dépens de la production de composés du métabolisme secondaire (Koricheva *et al.*, 1998 ; Estiarte et Panuelas, 1999).

Notre étude montre que ces conditions favoriseraient également l'apparition de symptômes. Les compléments d'analyse à l'échelle intra - parcellaire concordent avec la littérature (*cf.* ci-dessus) : la texture du sol (estimée par la résistivité) influence la teneur en composés du métabolisme secondaire du feuillage de la plante. Enfin, les mesures au Multiplex suggèrent qu'une réduction de la vigueur de la vigne peut se traduire par une plus faible expression de symptômes, à condition que la dotation de base en composés de défense soit déjà suffisamment élevée.

1 Vérifier les relations entre le pédoclimat et l'expression de symptômes sur d'autres parcelles

Les modèles de classification des parcelles en fonction d'une batterie d'index sanitaires, pédologiques, climatiques et écophysiologicals, ont fait apparaître des corrélations entre le pédoclimat et le comportement sanitaire (*cf.* partie II). Ils doivent être validés en utilisant des parcelles qui n'ont pas participé à leur établissement. Pour cela, une vérification pourra être effectuée

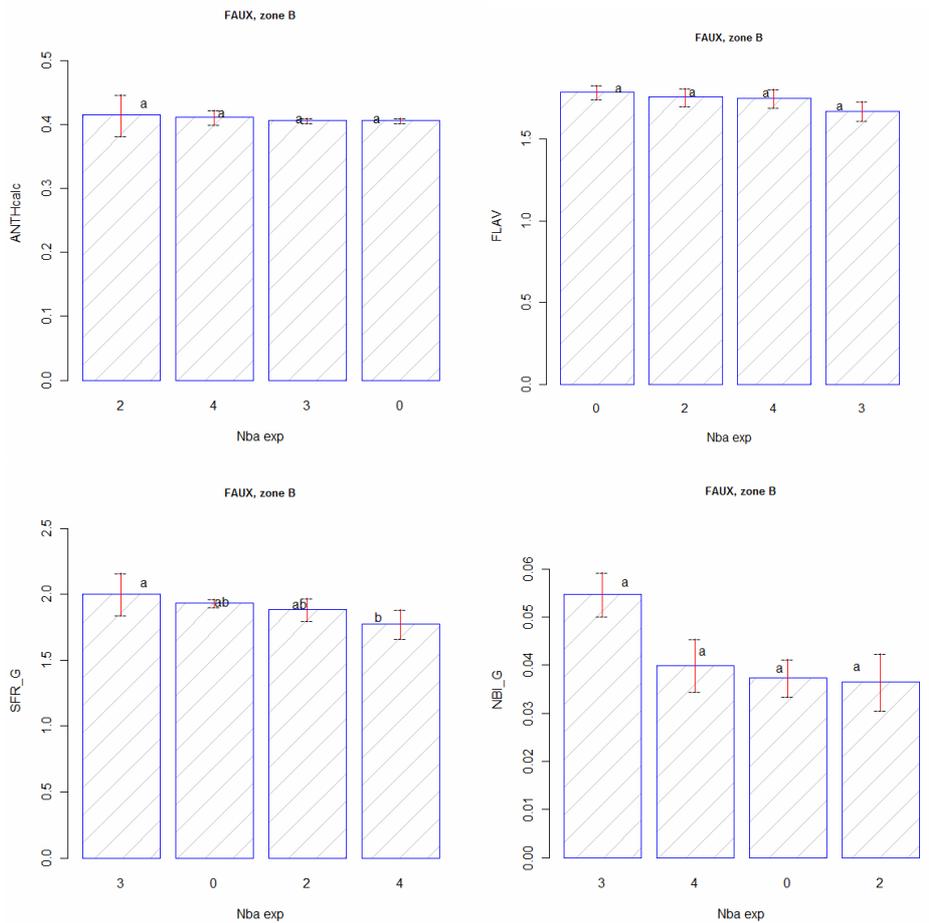


Fig. III. 13 : Comparaison des valeurs moyennes des 4 signaux mesurés par le Multiplex (ANTH, FLAV, SFR, NBI), entre les ceps de la zone Faux_B, ayant exprimé exactement 0, 2, 4, ou 5 fois au cours de la période 2004-2008. Les barres verticales rouges représentent les écarts-types. Les modalités identifiées par une lettre différente sont significativement différentes entre elles.

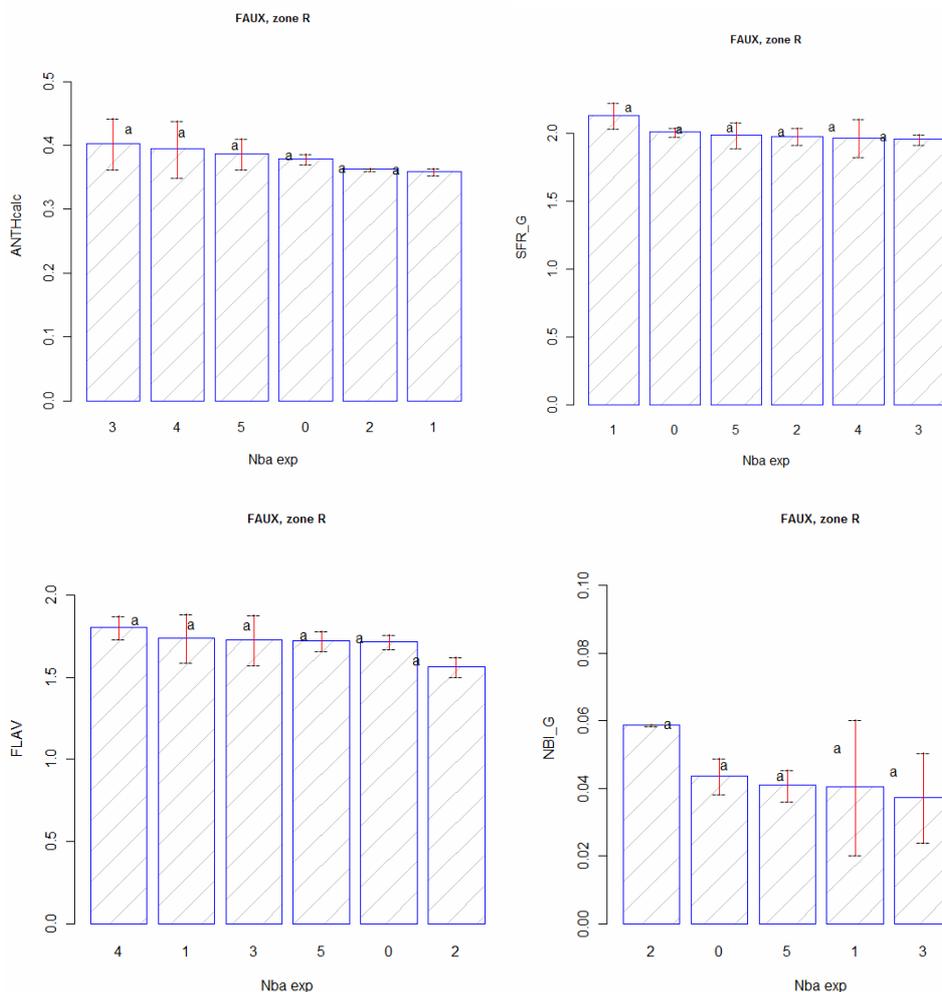


Fig. III. 14 : Comparaison des valeurs moyennes des 4 signaux mesurés par le Multiplex (ANTH, FLAV, SFR, NBI), entre les ceps de la zone Faux_R, ayant exprimé exactement 0, 2, 4, ou 5 fois au cours de la période 2004-2008. Les barres verticales rouges représentent les écarts-types. Les modalités identifiées par une lettre différente sont significativement différentes entre elles.

à l'échelle du réseau de Bordeaux, à partir d'un jeu de 10 parcelles supplémentaires, investiguées en 2006.

Par la suite, on pourra chercher à élargir le domaine d'étude en testant le modèle sur d'autres régions du vignoble français.

L'étude pourrait également être reprise en utilisant les notations bras à bras pour traiter chaque parcelle comme une population de (2 x nombre de ceps) bras indépendants. Cette stratégie permettrait d'éviter les corrections introduites pour caractériser l'état sanitaire des ceps dont un bras est mort, et qui pèsent sur la note d'état sanitaire attribuée au cep.

2 Généraliser l'étude intra - parcellaire des relations entre sol et état sanitaire

Les mesures Geocarta[®] effectuées cette année ont permis de mettre en évidence des corrélations intéressantes entre la résistivité du sol et la densité locale de ceps symptomatiques. Cependant une seule parcelle située en zone de graves, où la résistivité du sol atteint des valeurs très élevées, a permis d'obtenir une relation de très bonne qualité. Ces résultats demandent à être confirmés en étendant l'utilisation de cette technique à l'ensemble des parcelles du réseau, et en particulier aux parcelles de la zone de graves.

3 Approfondir le rôle de « l'équipement défensif » de la vigne dans l'expression des symptômes

Les mesures réalisées au Multiplex[®] en 2009 ont permis d'ouvrir des pistes de réflexion sur les relations existant entre la teneur en molécules de défense de la plante et sa symptomatologie. L'utilisation du Multiplex[®] pour évaluer le contenu en composés phénoliques des ceps pourra être étendue à d'autres parcelles. Les mesures devront être réalisées plus tôt dans la saison, vers la fin de la floraison (500-800°Cj, cf. Chap II), de façon à réduire le risque d'effectuer des mesures sur des feuilles ayant amorcé le virage anthocyanique caractéristique des symptômes foliaires. Ce protocole devrait permettre de faire la part entre les composés de défense constituant la dotation phénolique de base de la plante, et de ceux issus d'une éventuelle réponse de la plante à la progression du complexe de champignons. La dynamique de production de composés phénoliques par la plante agressée reste encore assez floue. Afin d'élucider ce point, on peut proposer d'effectuer plusieurs sessions de mesures au Multiplex[®] au cours de la saison, en intercalant des notations sanitaires. Ce dispositif permettrait d'étudier la cinétique de concentration de ces composés dans différents scénarii sanitaires individuels aboutissant ou non à l'apparition des symptômes. Cette expérience pourrait être accompagnée d'une observation des nécroses du bois par coupe destructive des ceps en fin de saison.

L'étude des autres signaux délivrés par le Multiplex[®]3 permettra également de préciser les résultats obtenus. En particulier le signal BGF_G traduit la concentration en composés phénoliques totaux de la plante. C'est un indicateur non corrélé à la concentration en chlorophylle, contrairement au signal ANTH. Avec le Multiplex[®]3, il est aussi possible d'élargir vers l'UV la gamme des rayonnements excitateurs utilisés. Ceci permettrait de mesurer les teneurs en resveratrol et ϵ -viniférine des feuilles, et de confronter ces observations avec celles de Amalfito et *al.*, (2004) et Bruno et Sparapano, (2007). Ces derniers constatent des variations de la concentration de ces composés entre les plantes symptomatiques et asymptotiques. Enfin, les mesures au Multiplex[®]3 mériteraient d'être approfondies en utilisant des dosages chimiques ou des approches moléculaires afin de caractériser précisément le cortège de composés secondaires produits par les plantes symptomatiques ou asymptotiques.

4 Comprendre les relations hôte - pathogène

La discussion sur le rôle des molécules de défense nous amène à nous interroger sur la nature des interactions entre la vigne et le complexe de pathogènes. De nombreuses zones d'ombre subsistent encore dans la bibliographie à ce sujet. Dans cette étude, nous avons négligé le facteur « pathogène », et l'impact direct potentiel des caractéristiques du milieu sur celui-ci. Nous avons

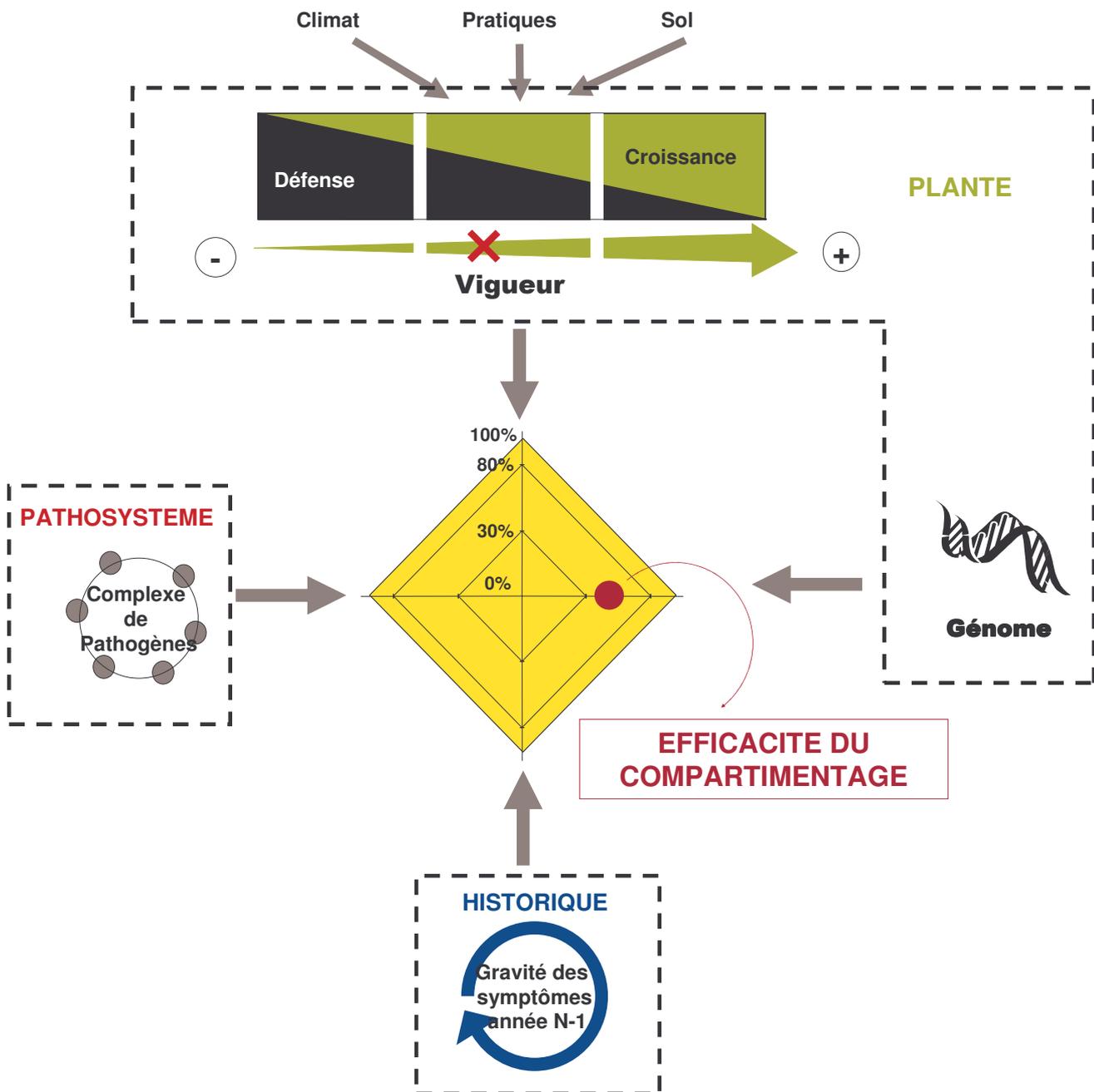


Fig. III. 15:Schéma de fonctionnement expliquant l'expression des maladies du bois, pour une année N

attribué l'effet du régime hydrique de la parcelle sur son comportement sanitaire à une augmentation de la vigueur de la plante. Il se pourrait que le climat favorise également l'agressivité et la progression du champignon dans les tissus de la plante.

Bensoussan *et al.* (2007) montrent qu'une modification des températures et de l'humidité ambiantes modifie les relations au sein des complexes de champignons impliqués dans les maladies de la vigne (croissance et virulence de *Botrytis*, *Aspergillus*, et *Penicillium*). Appliqué au complexe de pathogènes inféodés aux maladies du bois, ce constat suggère que l'accélération du réchauffement climatique depuis 1990 pourrait jouer un rôle dans l'intensification de l'expression des symptômes.

De façon générale, il apparaît que les mécanismes aboutissant à l'expression des maladies du bois sont des processus complexes, faisant intervenir de nombreux facteurs qui interagissent les uns avec les autres. Des études alliant à la fois des pathologistes et des écophysiologistes sont indispensables pour mieux comprendre ce complexe plante pathogène soumis aux variations de son environnement.

III Les réponses proposées à la profession viticole

A Synthèse sous forme de schéma d'expert : prototype d'OAD ?

1 Structure du modèle

L'ensemble des processus conduisant à l'expression des symptômes des maladies du bois peut être synthétisé sous forme d'un schéma. On utilisera ce schéma par la suite pour dégager les leviers éventuels permettant aux viticulteurs de moduler l'impact de ces maladies au vignoble (**Fig. III. 15**).

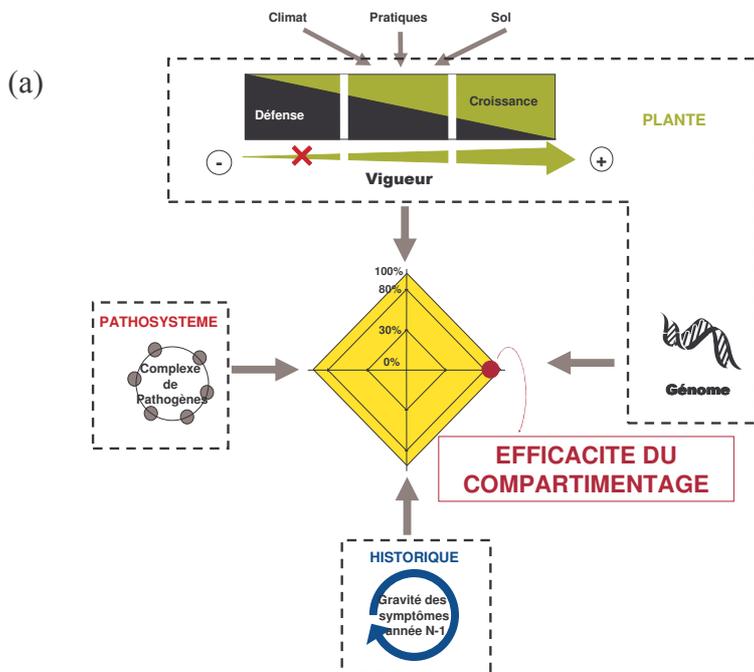
L'origine des symptômes visibles peut être assimilée à l'efficacité de la réaction de compartimentage de la plante pour limiter la progression des pathogènes. Trois entités interagissent pour déterminer l'efficacité du compartimentage : la plante, le pathosystème (complexe de pathogènes) et l'historique de la relation entre plante et pathogène.

L'historique peut être appréhendé, à l'année N, à travers la proportion de tissus touchés ainsi que par le type de nécrose (centrale ou sectorielle). Il traduit, le degré d'avancement de la dégradation du bois par le complexe de pathogènes à l'issue des années précédentes.

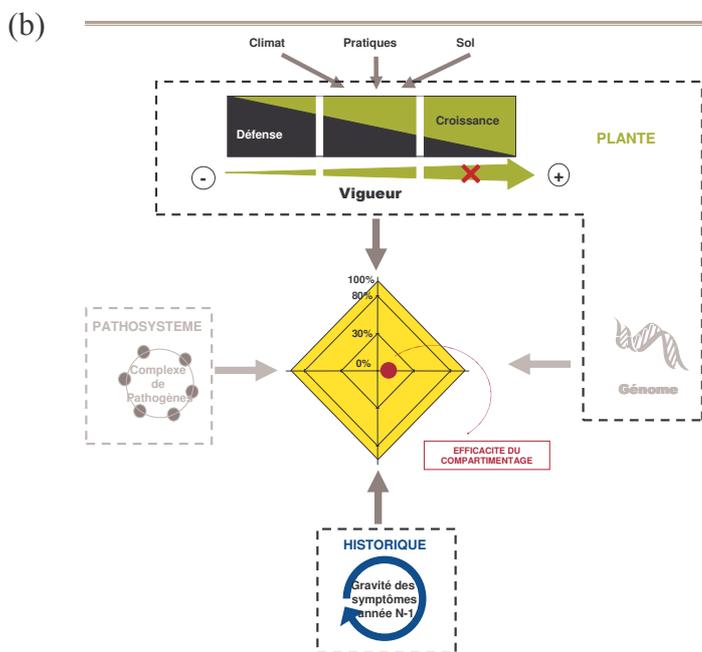
La plante intervient dans le système à travers son déterminisme génétique (cépage et porte greffe), et son état physiologique. Les facteurs extérieurs susceptibles d'agir sur l'antagonisme entre vigueur et défenses de la plante sont ceux qui interviennent dans la gestion trophique des ressources : le climat, le sol et les pratiques culturales. Selon la conjugaison de ces trois facteurs, le métabolisme de la plante s'oriente vers l'une des trois situations suivantes : (1) plante très vigoureuse, mais peu apte à se défendre, (2) plante moyennement vigoureuse, avec un système de défense moyennement efficace, (3) plante peu vigoureuse mais avec un système de défense performant.

Dans le schéma proposé, l'efficacité du compartimentage (E_c) est notée sur une échelle arbitraire allant de 0 à 100%. Le 0 indique que le système est dépassé par les pathogènes. Dans le cas où $E_c = 100\%$, le compartimentage est complet. Le pathogène est isolé et ne progresse plus. Il n'y a jamais de symptôme.

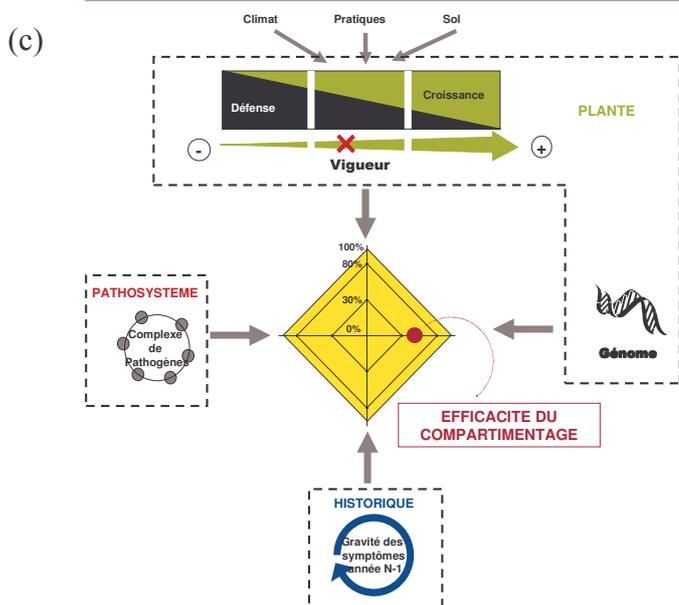
- $80 < E_c < 100\%$: le compartimentage est imparfait. Le complexe de pathogène est isolé dans un compartiment, mais sa progression lente dans le bois reste possible. Des toxines peuvent être libérées par la cohorte de champignons dans la zone de nécrose, mais le compartimentage limite leur mise en circulation vers les feuilles *via* le xylème. En conséquence, on ne remarque peu ou pas de symptôme.
- $30 < E_c < 80\%$: le système de compartimentage est plus ou moins mis en échec. Les champignons progressent, et sont ralentis par les murs que la plante tente de mettre en place. La taille et la localisation des nécroses (centrale ou périphérique), ainsi que la quantité de mycélium et de toxines fongiques capables de passer à travers le système de conditionnent l'extériorisation ou non de symptômes foliaires.



Situation 1



Situation 2



Situation 3

Fig. III. 16 : Déclinaison du schéma de fonctionnement pour une plante très vigoureuse (a), moyennement vigoureuse (b), peu vigoureuse (c)

- $0 < E_c < 30\%$: Le système est complètement dépassé ; la pression du complexe de pathogènes est trop forte. Cette situation peut conduire rapidement à la mort du cep, éventuellement par apoplexie. Ce système donne une « photographie » du cep à l'année N. On peut le faire évoluer pour créer des scénarii sur plusieurs années. L'indicateur E_c évolue d'une année à l'autre, à l'intérieur des classes décrites ci-dessus, ou éventuellement d'une classe à l'autre. Toutes les transitions entre classes ne sont pas possibles. Par exemple, le passage de E_c en dessous de 30% est considéré comme irréversible.

L'historique de la parcelle et les conditions pédoclimatiques moyennes locales orientent la trajectoire de la parcelle vers l'une des trois grandes catégories de rapport vigueur/défense. A l'intérieur de chacune de ces catégories, les fluctuations interannuelles des conditions du milieu, ainsi que les interventions du viticulteur permettraient en théorie de moduler la croissance végétative et éventuellement de renforcer le système de défense de la plante.

2 Exemples de déclinaison du modèle

Les trois exemples suivants illustrent le fonctionnement global du schéma proposé.

Situation 1 (Fig. III. 16.a) : La vigne est située sur un sol de graves, à faible réserve utile, avec des apports de fertilisants bien maîtrisés. C'est une vigne peu vigoureuse (classe 3), ayant une dotation de base élevée en molécules de défense. En moyenne, son système de compartimentage est efficace ($80 < E_c < 100\%$) et empêcherait la mise en circulation de toxines issues du complexe de pathogènes. Si le climat de l'année est très pluvieux et chaud, la vigueur de la plante peut être augmentée, mais le système de défense de la plante reste toujours suffisamment robuste pour bloquer la progression du complexe de pathogènes, même dans ces conditions. Cette vigne n'exprime pas ou très peu de symptômes.

Dans le réseau d'étude, les parcelles Che1, Che2, FigRos et Fig9Jx s'apparentent typiquement à cette situation.

Exemple 2 (Fig. III. 16.b) : La vigne est située sur un sol limono - argileux, avec des apports de fertilisants maîtrisés, sous un micro-climat plutôt sec. Cette vigne est moyennement vigoureuse (classe 2), son système de défense suffit juste à ralentir la progression du complexe de champignons. Mais une faible modification du rapport entre vigueur et défense en réponse à son environnement peut déstabiliser l'équilibre entre plante et pathogène ($30\% < E_c < 60\%$). Des toxines peuvent être mises en circulation par le complexe de pathogènes, mais la dose de ces molécules qui parviennent à passer à travers le système de défense de la plante reste faible en moyenne. Si le climat de l'année N est pluvieux et chaud, la vigne est plus vigoureuse, elle se défend moins bien contre le complexe de pathogènes qui progresse dans le bois. On observe des symptômes foliaires. Si l'année suivante (N+1), au contraire, le climat est relativement sec, la production de composés de défense va être favorisée. Ceci peut suffire à ralentir l'avancement du complexe de champignons qui continue cependant à gagner du terrain. La plante n'exprime pas cette année-là. L'année suivante (N+2), même si le climat n'est pas particulièrement pluvieux, il se peut que la plante exprime à nouveau des symptômes. En effet le complexe de pathogènes a progressé dans les tissus et la charge pathogénique a augmenté, alors que la teneur en molécules de défense de la plante s'est simplement maintenue à un niveau identique à celui de la première année. La plante exprime des symptômes.

Dans le réseau d'étude, les parcelles Faux, Pontac, GdBos, VxGaub s'apparentent typiquement à cette situation.

Exemple 3 (Fig. III. 16.c) : La vigne est située sur un sol argilo - limoneux, sous un micro climat relativement humide. Cette vigne est très vigoureuse. Son cortège de molécules de défense de base est très réduit. Même les années les plus sèches, où la synthèse de ces composés est favorisée, leur concentration reste insuffisante pour faire barrage à la progression du complexe de pathogènes. La situation s'aggrave d'année en année : la charge pathogénique augmente sans que la plante soit

capable de mettre en place un réponse vraiment efficace : l'expression des maladies devient de plus en plus forte et le cep risque de mourir au bout de quelques années.

Dans le réseau d'étude, les parcelles Chollet, Avril, et Duporge, s'apparentent typiquement à cette situation.

B Préconisations pratiques pour réduire l'impact des maladies du bois au vignoble

1 Retarder l'entrée du complexe de pathogènes

Au niveau actuel de l'état des connaissances sur les maladies du bois, le meilleur moyen de s'en prémunir reste de retarder le plus possible l'entrée du complexe de pathogènes dans la plante. Ceci passe par des mesures de prophylaxie, en particulier le suivi de bonnes pratiques lors de la taille, de façon à limiter les blessures, qui sont aujourd'hui reconnues comme des points d'entrée privilégiés pour l'inoculum. On peut conseiller le masticage ou le badigeonnage des plaies immédiatement après la taille. Cette pratique a cependant l'inconvénient d'être très coûteuse en main d'œuvre. On considère en moyenne qu'il faut un applicateur pour deux à trois tailleurs (taille médocaine, J.P. Goutouly comm. pers.).

Une alternative consisterait à utiliser des agents de lutte intégrée, qui occuperaient la niche colonisée par les champignons de l'Esca et du BDA dans le bois. Depuis 2004, des recherches sont en cours sur l'efficacité de différentes souches de *Trichoderma*. Les espoirs suscités par les performances intéressantes de ce champignon en conditions de laboratoire (Larignon et Molot, 2004), ont été déçus par les essais de plein champ (Sentenac *et al.*, 2005). Les résultats obtenus à l'INRA de Bordeaux qui travaille également sur l'efficacité de différentes souches de *Trichoderma*, principalement vis-à-vis d'*Eutypa lata*, responsable de l'Eutypiose, ont montré des niveaux d'efficacité très variables et partiels. Ce type de traitement n'est valable qu'en préventif sur plaies de taille.

La prévention contre l'introduction du complexe de pathogènes dans la plante doit surtout commencer dès la première plaie réalisée sur le plant, au moment du greffage. Selon Larignon, 15 à 30% des ceps seraient déjà porteurs des champignons de l'Esca ou du BDA à la sortie de la pépinière (Viguès *et al.*, 2007). D'après Surico *et al.* (2000 ; 2004) l'absence de schéma agrégatif au sein des parcelles touchées par les maladies du bois soutient l'idée que l'inoculum serait aussi introduit dans la parcelle depuis l'extérieur, *via* les jeunes plants de remplacement, infectés en pépinière.

D'après Larignon, l'abondance du mycélium dans les sarments est plus élevée à proximité de la tête de saule du pied mère (20-30cm). Il serait possible de limiter le risque de contamination en utilisant uniquement comme bois de greffe des segments de sarments situés à plus de 40cm de la tête de saule. Cependant, des traces d'inoculum sont également présents à la surface des bois, sur toute la longueur des sarments, ce qui limiterait l'efficacité de cette mesure. Toutefois, le palissage des pieds mères, pratiqué chez les pépiniéristes suisses (A. Peccoux, comm. pers.) permettrait peut-être de contourner ce problème). Le traitement des bois de greffe à l'eau chaude (utilisé contre la flavescence dorée, 50°C, 45 min) permettrait également de détruire l'inoculum sur les bois avant leur sortie de la pépinière (Larignon *et al.*, 2009). Cependant ce traitement ne serait pas efficace contre tous les champignons inféodés aux maladies du bois.

La mise en place de ce type de mesure devrait faire l'objet d'une réflexion commune de la profession viticole. Effectivement, l'absence d'outil de diagnostic rend nécessaire pour progresser l'adhésion des acteurs de la filière à une charte de bonnes pratiques, visant à réduire le nombre de plants contaminés en sortie de pépinière. Cependant, ces changements génèreraient inévitablement une augmentation du coût de production des plants greffés pour les pépiniéristes. Reste à savoir si les viticulteurs sont en mesure de partager ce surcoût en payant une « assurance qualité » lors de l'achat de plants garantis « produits selon les bonnes pratiques ».

2 Maîtriser la vigueur

La présente étude semble montrer que les plantes vigoureuses sont plus susceptibles d'exprimer des symptômes foliaires. On suggèrera donc au viticulteur de contrôler la croissance des plantes les plus vigoureuses en modulant le plus précisément possible la fertilisation azotée et en contrôlant de façon adéquate le rapport surface foliaire / fruit. Ce type de pratiques visant à réduire la vigueur est d'autant plus recommandé qu'il est reconnu pour améliorer la qualité de la récolte.

3 Stimuler les défenses de la plante

Les résultats issus de l'analyse des mesures Multiplex[®] 3 suggèrent que la stimulation du système de défense de la plante pourrait apporter des solutions. Cette stratégie qui recourt à l'utilisation d'éliciteurs des défenses naturelles (SDN) fait actuellement l'objet de recherches. Les éliciteurs de défense sont des molécules d'origines diverses utilisées pour stimuler les défenses de la plante de façon à la préparer à une attaque éventuelle (cf. *Annexe II*).

L'utilisation d'éliciteurs pourrait être particulièrement bénéfique pour les vignes se situant dans la classe de vigueur intermédiaire (Classe 2, cf. schéma de synthèse). Dans ce cas là, le système plante - pathogène est en équilibre instable, et une légère augmentation de la teneur en molécules de défense de la plante pourrait permettre de limiter la progression du complexe de pathogènes.

En revanche, l'efficacité de ce type de méthodes pour les vignes très vigoureuses (classe 3) est plus compromise. La dotation de base en molécules de défense de ces plantes serait trop faible pour que l'application d'éliciteurs suffise à renforcer efficacement les barrières de protection de la plante. Les essais de Di Marco et Osti (2009) sur l'utilisation en conditions contrôlées non stressantes de quatre éliciteurs sur des jeunes plantes abondent dans ce sens. Ils ne révèlent pas d'efficacité de ces produits contre les maladies du bois, mais montrent néanmoins que l'application de Brotomax[®] aurait un effet bénéfique pour la plante uniquement après plusieurs années d'application. Ce résultat semble indiquer que la mise en place d'un système de défense efficace requiert une augmentation de la concentration en molécules de défense trop importante pour être satisfaite grâce l'utilisation ponctuelle de cet éliciteur. Di Marco et Osti (2009) remarquent également que dans la population traitée au Brotomax[®], une forte proportion des ceps symptomatiques expriment des symptômes tous les ans : il pourrait s'agir ayant une dotation de base en molécules de défense trop faible pour réagir à l'application de ce SDN (classe de vigueur 1, cf. schéma de synthèse).

Par ailleurs des avancées doivent être produites concernant le mode d'application des éliciteurs pour la vigne. Il convient de tester plusieurs doses, mais aussi plusieurs fréquences d'application. L'évaluation de l'efficacité de ces produits suppose également de connaître le temps nécessaire à la mise en place de la réponse de la plante. Pour les plantes très vigoureuses, on s'oriente donc plutôt vers l'action combinée d'un mode de taille et d'une fertilisation visant à abaisser la vigueur en dessous d'un certain seuil. Le renforcement du système de défense des vignes vigoureuses par ce type de méthode nécessiterait probablement plusieurs années avant qu'une amélioration significative de l'état sanitaire de la parcelle soit observable.

Finalement, la recherche pour de nouvelles techniques de lutte ne devrait pas tant viser la suppression des symptômes foliaires que le cantonnement du champignon dans un volume restreint de tissus de la plante. C'est ce dernier critère qui est véritablement déterminant pour la survie de la plante à plus ou moins long terme.

La dégradation du bois par les champignons est irréversible, et on ne dispose actuellement d'aucun moyen capable d'anéantir complètement le complexe de pathogènes. Néanmoins, dans certaines conditions pédoclimatiques, il semble envisageable de ralentir voire bloquer sa progression, en renforçant des barrières naturelles développées par la plante, par des modes de conduite limitant la vigueur, associés à l'utilisation d'éliciteurs (qui restent cependant encore à trouver).

L'apparition des premiers symptômes pourrait être utilisée comme un signal d'alerte indiquant que le complexe de pathogènes gagne du terrain et que les barrières défensives mises en place par la plante ne sont plus efficaces.

Conclusion

Les maladies du bois de la vigne sont des systèmes complexes, soumis à l'influence d'une multitude de facteurs, notamment, la nature des pathogènes (souches, virulence, interactions au sein du complexe de champignons), les interactions plante - pathogènes, la plante et son environnement. Les résultats de cette étude confirment l'hypothèse d'un antagonisme entre vigueur et compétitivité du système de défense de la vigne. Ils permettent de considérer l'expression des symptômes foliaires comme la traduction externe de l'incapacité du système de compartimentage de la plante à limiter la progression des pathogènes.

Une étude à double échelle, et la mise en œuvre d'une méthode d'analyse statistique multivariée ont permis d'identifier certains facteurs environnementaux et des processus écophysologiques susceptibles d'expliquer cette variabilité d'état sanitaire observée dans le vignoble Bordelais.

Il apparaît clairement que les facteurs de l'environnement associés à l'expression de symptômes foliaires sont généralement favorables au développement végétatif (vigueur). Des sols plutôt profonds et argileux, ainsi qu'un climat frais et pluvieux, surtout pendant la phase de croissance active (500°C-800°Cj) caractérisent les parcelles les plus touchées par ces maladies. Au contraire, un stress hydrique modéré, endiguant la vigueur de la plante, réduirait l'apparition des décolorations foliaires. L'effet du sol a été également vérifié à l'échelle intra - parcellaire, grâce aux mesures de résistivité du sol avec la technologie Geocarta[®].

On montre aussi qu'une faible concentration en anthocyanes, une forte concentration en chlorophylles et un état sanitaire médiocre sont généralement associés dans des zones de la parcelle où la résistivité du sol est faible, traduisant un sol plutôt argileux (utilisation de la méthode Multiplex[®]3 sur les parcelles cartographiées avec Géocarta[®]). Ceci suggère que les plantes peu vigoureuses possèderaient une dotation de base en composés de défense plus élevée, leur permettant de limiter plus efficacement la progression des pathogènes dans le bois.

Nous avons aussi pu mettre en évidence que la progression du complexe de champignons dans le bois au cours des années accentuerait la vulnérabilité de la plante, la rendant plus sensible aux variations de son environnement.

Ces résultats permettent d'ores et déjà de dégager des pistes pour faire face au fléau des maladies du bois. Les acteurs de la filière viticole devraient orienter leurs efforts (a) vers un contrôle de la qualité sanitaire des plants en sortie de pépinière, (b) vers la réduction de la vigueur de la vigne, (c) et vers le renforcement de son système de défense, pour limiter la progression du complexe de champignons dans le bois. Des modes de conduite appropriés à la réduction de la vigueur, (fertilisation maîtrisée, enherbement éventuel, contrôle de l'équilibre racines/surface foliaire/fruits), sont les premières mesures à renforcer. L'utilisation d'éliciteurs peut ensuite être envisagée pour stimuler le système de défense de la plante. D'importants travaux sont en cours dans ce domaine pour identifier des molécules efficaces et des modes d'application adéquats.

Soulignons néanmoins que dans la présente étude, l'impact du complexe de pathogènes (agressivité des différentes souches, relation directe avec les facteurs de l'environnement) n'a pas été pris en compte comme source de variabilité. Les recherches doivent être poursuivies pour mieux comprendre la relation entre plante et pathogènes. Dans un premier temps, des cultures *in vitro* et des inoculations sur des boutures ou des plants âgés devraient permettre de mieux caractériser la virulence des différentes souches et espèces de champignons mais aussi de leurs associations en complexes pathogéniques. Epidémiologistes et écophysologistes devraient ensuite allier leurs compétences afin de tester la virulence des diverses associations de pathogènes sur plusieurs cépages, soumis à l'influence du milieu, dans des conditions de ressource limitante (stress en eau, carence en azote, carence en carbone). Ces expériences pourraient être conduites en serre, puis au champ sur des plants âgés. Au vignoble, il est cependant illusoire de trouver des plants sains, mais la multiplication des mesures au champ grâce à des techniques à haut débit pourrait permettre de contourner cet écueil.

Dès 2010, plusieurs équipes de recherche combineront leurs efforts dans le cadre de projets pluridisciplinaires (financements CASDAR), afin d'apporter plus de réponses à l'issue des trois prochaines années.

References

- Amalfitano C., Evidente A., Surico G., Tegli S., Bertelli E., Mugnai L.** (2000) Phenols and stilbene polyphenols in the wood of esca-diseased grapevines. *Phytopathol. Mediterr.*, 39, 178-183
- Baddeley A.** (2005) An R Package for Analyzing Spatial Point - January 2005, Volume 12, Issue 6. Journal of Statistical, Software <http://www.jstatsoft.org/> University of Western Australia Rolf Turner University of New Brunswick
- Bensoussan M., Charpentier C., Roux B., Guilmart A., Dantigny P.** 2007. Effets de la température et de la teneur en CO₂ de l'ambiance sur la croissance de moisissures d'altération de la vigne. *Colloque Réchauffement climatique, quels impacts probables sur les vignobles ?* 28-30 mars 2007 – Dijon
- Bois B.** (2007). Cartographie agroclimatique à méso-échelle : Méthodologie et application à la variabilité spatiale du climat en Gironde viticole. Conséquences pour le développement de la vigne et la maturation du raisin. Doctorat Université Bordeaux.
- Bois B., Pieri P., Van Leeuwen C., Wald L., Huard F., Gaudillere J.P., Saure E.** (2008). Using remotely sensed solar radiation data for reference evapotranspiration estimation at a daily time step. *Agricultural and Forest Meteorology* 148, 619-630
- Borie B., Jacquot L., Jamaux-Despreaux I., Larignon P., Peros J.-P.** (2002) Genetic diversity in populations of the fungi *Phaeoconiella chlamydospora* and *Phaeoacremonium aleophilum* on grapevine in France. *Plant Pathology*, 51,85-96
- Brisson N., Mary B., Ripoche D., Jeuffroy M.H., Ruget F., Gate P., Devienne-Barret F., Antonioletti R., Durr C., Nicoulaud B., Richard G., Beaudoin N., Recous S., Tayot X., Plenet D., Cellier P., Machet J.M., Meynard J.M., Delécolle R.** (1998). STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balance. I. Theory and parametrization applied to wheat and corn. *Agronomie* 18, 311-346.
- Brisson N., Ruget F., Gate P., Lorgeou J., Nicoulaud B., Tayot X., Plenet D., Jeuffroy M.H., Bouthier A., Ripoche D., Mary B., Justes E.** (2002). STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balance. II. Assessment by comparing with experimental reality for wheat and corn. *Agronomie* 22, 69-93
- Bruno G., Sparapano L.** (2007). Effects of three esca-associated fungi on *Vitis vinifera* L : V. Changes in the chemical and biological profile of xylem sap from diseased cv. Sangiovese vines. *Physiological and molecular plant pathology*, 71, 4-6, 210-229
- Calzarano F., Di Marco S.** (2007). Wood discoloration and decay in grapevines with esca proper and their relationship with foliar symptoms. *Phytopathol. Mediterr.* 46, 96–101
- Calzarano F., Amalfitano C., Seghetti L., Cozzolino V.** (2009). Nutritional status of vines affected with esca proper. *Phytopathol. Mediterr.* 48, 20–31
- Cerovic Z. G., Moise N., Aagati G., Latouche G., Ben Ghazlen N., Meyer S.** (2008) New portable optical sensors for the assessment of winegrape phenolic maturity based on berry fluorescence. *Journal of Food Composition and Analysis*, 21, 8, 650-654
- Chiarappa L.** (2000). Esca (black measles) of grapevine. An overview. *Phytopathol. Mediterr.*, 39, 11-15
- Clément C.** (2006) Les éliciteurs : une solution d'avenir pour des produits phytosanitaires respectueux de l'environnement ? In : « *Technopole made in Reims* ». <http://www.investinreims.com/web/v2/technopoleft/>
- Compant S.** (2007). Interaction entre la vigne, *Vitis vinifera* L. et une bactérie endophytique, *Burkholderia phytofirmans* souche PsJN : colonisation, induction de défenses et résistance systémique contre *Botrytis cinerea*. Thèse. Université Champagne-Ardennes.

- Champagnol F.** (1984) *Éléments de Physiologie de la vigne et de viticulture générale*. Saint-Gely-du-Fesc, France, 351p.
- Destrac A.** (2004) Relations entre les caractéristiques écophysologiques parcellaires et le niveau d'expressions foliaire des maladies de dépérissement (Esca et BDA) chez *Vitis vinifera* L. c.v. Cabernet Sauvignon. Mémoire de fin d'études pour l'obtention du titre d'ingénieur des Techniques agricoles. Bordeaux.
- Destrac-Irvine A., Goutouly J.P., Laveau C., Guerin-Dubrana L.** (2007). L'écophysologie de la vigne. Mieux comprendre les maladies de dépérissement. *L'Union Girondine*, 1035, 28-32.
- Del Rio J., Gonzalez A., Fuster M.D., Botia J.M., Gomez P., Frias V., Ortuño A.** (2001). Tylose formation and changes in phenolic compounds of grape roots infected with *Phaeoconiella chlamydospora* and *Phaeoacremonium* species. *Phytopathol. Mediterr.*, 40, S394–S399
- Di Marco S., Osti F.** (2009) Effect of biostimulant sprays on *Phaeoconiella chlamydospora* and esca proper infected vines under greenhouse and field conditions. *Phytopathol. Mediterr.* 48, 47–58
- Dubos B.** (2002) Maladies Cryptogamiques de la Vigne. Champignons parasites des organes herbacés et du bois de la vigne. Ed. Feret. 207p
- Estiarte M., Peñuelas J.** (1999) Excess carbon : the relationship with phenotypical plasticity in storage and defense functions of plants. *Orsis* 14, 159-203
- Feliciano A.J., Eskalen A., Gubler W.D.** (2004). Differential susceptibility of three grapevine cultivars to *Phaeoacremonium aleophilum* and *Phaeoconiella chlamydospora* in California. *Phytopathol. Mediterr.* 43, 66–69
- Fussler L., Kobes N., Bertrand F., Maumy M., Grosman J., Savary S.** (2007). A Characterization of Grapevine Trunk Diseases in France from Data Generated by the National Grapevine Wood Diseases Survey. *Phytopathology*.98, 5, 571-579
- Galet P.** (1977) Maladies et Parasites de la Vigne (Tome I). Ed. Paysan du Midi. 866p
- Gaudillere J.P., Van Leeuwen C. Ollat N., Ollat** (2002) Carbon isotope composition of sugars in grapevine, an integrated indicator of vineyard status. *Journal of Experimental botany* 53 (369),757-763.
- Goutouly J.P., Drissi R., Forget D., Gaudillere J.P.** (2006). Caractérisation de la vigueur de la vigne par l'indice NDVI mesuré au sol. *Acte du VIe Congrès International des Terroirs Viticoles*, Bordeaux-Montpellier, 2-7 Juillet 2006, 237-242.
- Graniti A., Surico G., Mugnai L.** (2000) Esca of grapevine: a disease complex or a complex of diseases ? *Phytopathol. Mediterr.* 39, 16-20
- Haukioja E., Ossipov V., Koricheva J., Honkanen T., Larsson S., Lempa K.** (1998) Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds : cause of variable responses of woody plants to fertilization ? *Chemoecology* 8:133–139
- Jones, C.G., Hartley, S.E.** (1999). A protein competition model of phenolic allocation. *Oikos* 86, 27-44
- Jousse C.** (2007). Contribution à la lutte contre les maladies du bois de la vigne, en particulier l'esca. Thèse de l'Université de Poitiers. 174p
- Koricheva, J., Larsson, S., Haukioja, E. and Keinanen, M.** (1998). Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. *Oikos* 83: 212-226
- Larignon P** (2008) Description des symptômes des maladies du Bois ; Black dead arm.
- Larignon P** (2008) Description des symptômes des maladies du Bois; Esca.
- Larignon P., Dubos B.** (1997). Fungi associated with esca disease in grapevine. *European Journal of Plant Pathology*. 103, 147–157

- Larignon P., Fulchic R., Cere L., B.Dubos.** (2001). Observation on black dead arm in French vineyards. *Phytopathol. Mediterr.* 40, S336–S342
- Larignon P., Fontaine F., Farine S., Clément C., Bertsch** (2009). Esca et Black Dead Arm : deux acteurs majeurs des maladies du bois chez la Vigne. *Comptes Rendus Biologie.* 332 765–783
- Laveau C., Letouze A., Louvet G., Bastien S., Guerin-Dubrana L.** (2009). Differential aggressiveness of fungi implicated in esca and associated diseases of grapevine in France. *Phytopathol. Mediterr.* 48, 32–46
- Lecomte P., Leyo M.** (2005) Etiologie du Black dead Arm dans sa phase précoce de développement - premiers résultats. Symposium Maladies du Bois, Bordeaux
- Marchi G., Peduto F., Mugnai L., Di Marco S., Calzarano F., Surico G.** (2006). Some observations on the relationship of manifest and hidden esca to rainfall. *Phytopathol. Mediterr.* 45, S117–S126
- Martin N., Vesentini D., Rego C., Monteiro S., Oliveira H., Ferreira R.B.** (2009). *Phaeoconiella chlamydospora* infection induces changes in phenolic compounds content in *Vitis vinifera*. *Phytopathol. Mediterr.* 48, 101–116
- Mattia Stefanini F., Surico G., Marchi G.** (2000). Longitudinal Analysis of symptom expression in grapevines affected by esca. *Phytopathol. Mediterr.* 39, 225-231
- Meyer S., Cerovic Z.G., Goulas Y., Montpied P., Demotes-Mainard S., Bidel L., Moya I., Dreyer E.** (2006) Relationships between optically assessed polyphenols and chlorophyll contents, and leaf mass per area ratio in woody plants : a signature of the carbon-nitrogen balance within leaves ? *Plant, cell and environment*, 29, 7, 1338-1348
- Mugnaï L., Granitia A., Surico G.** (1999). Esca (black measles) and brown wood-streaking : Two old and elusive diseases of grapevines. *Plant disease*, 83, 5, 404-418
- Pellegrino A., Goze E., Lebon E., Wery J** (2006) A model based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites. *European Journal of Agronomy* 25, 49-59
- Pellegrino A, Lebon E., Voltz M., Wery J.** (2005) Relationship between plant and soil water status in vine (*vitis vinifera* L.), *Plant and Soil* 266 :129-142.
significance to analyse crop responses to water deficit in indeterminate plants. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56, 1201-1209.
- Pernet D** (2004). Grands types de sol du bordelais : les erreurs à ne pas commettre. Gestion et entretien des sols. L'Union Girondine des vins de Bordeaux, Supplément au n°995.
- Peros J.P., Berger G., Jamaux-Despreaux I.** (2008). Symptoms, Wood Lesions and Fungi associated with Esca in Organic Vineyards in Languedoc-Roussillon (France). *J. Phytopathology* 156, 297–303
- Petit A.N., Vaillant N., Boulay M., Clément C., Fontaine F.** (2006). Alteration of photosynthesis in Grapevines Affected by Esca. *Phytopathology*, 96, 10, 1060-1066
- Pieri P., Gaudillère J.P.** (2003) Sensitivity to training system parameters and soil surface albedo of solar radiation intercepted by vine rows. *Vitis* 42 (2), 77–82
- Piot J.** (2005) Les maladies du bois de la vigne : Etude épidémiologique et méthodes de lutte sur le vignoble Champenois LVMH., mémoire de fin d'études pour l'obtention du diplôme d'ingénieur de l'ISA de Lille.
- Pollastro S., Dongiovanni C., Abbatecola A., Faretra F.** (2000). Observations on the fungi associated with esca and on spatial distribution of esca-symptomatic plants in Apulian (Italy) vineyards. *Phytopathol. Mediterr.* 39, 206-210
- Redondo C., Tello L., Avila A., Mateo-Sagasta** (2001) Spatial distribution of symptomatic grapevines with esca disease in the Madrid region (Spain). *Phytopathol. Mediterr.* 40, Supplement, S439–S442

- Rioux D., Enaud J.P.** (1997). Le compartimentage et les normes d'entaille. *Actes du colloque tenu à St-Hyacinthe*, les 11 et 12 novembre 1997. 17p
- Saxton, K. E., Rawls, W. J., Romberger, J. S., Papendick, R. I.** (1986). Estimating generalized soil water characteristics from texture. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 50(4):1031-1036
- Shigo, A.L., et Marx H.G.** (1977). Compartmentalization of decay in trees. USDA Forest Service Agriculture Information Bulletin No. 405. 73p
- Simonneau T.** (1992) Absorption d'eau en conditions de disponibilité hydrique non uniforme. Etude sur pechers en solution nutritive. Thèse. Thiverval Grignon (FRA) : Institut National Agronomique Paris-Grignon ; 1992. 264p
- Surico G.** (2009). Towards a redefinition of the diseases within the esca complex of grapevine. *Phytopathol. Mediterr.* 48, 05–10
- Surico G., Marchi G., Mugnai L., Braccini P.** (2000). Epidemiology of esca in some vineyards in Tuscany (Italy). *Phytopathol. Mediterr.* 39, 190-205
- Surico G., Marchi G., Ferrandino F.J., Braccini P., Mugnai L.** (2000). Analysis of the spatial spread of esca in some Tuscan vineyards (Italy). *Phytopathol. Mediterr.* 39, 211-224
- Surico G., Bandinelli R., Braccini P., Di Marco S., Marchi G., Mugnai L., Parrini C.** (2004). On the factors that may have influenced the esca epidemic in Tuscany in the eighties. *Phytopathol. Mediterr.* 43, 136–143
- Surico G., Mugnai L., Marchi G.** (2006) Older and more recent observations on esca: a critical overview. *Phytopathol. Mediterr.* 45, S68–S86
- Tabacchi R., Fkyera C., Polliart C., Dubin G.M.** (2000). Phytotoxins from fungi of esca of grapevine. *Phytopathol. Mediterr.* 39, 156-161
- Troccoli L., Calamassi R., Mori B., Mugnai L., Surico G.** (2001) *Phaeomonniella chlamydospora*-grapevine interaction : histochemical reactions to fungal infection. *Phytopathol. Mediterr.* (2001) 40, S400–S406
- Viguès V., Serrano E., Dias F., Silvano A., Yobregat O., Coarer M., Larignon P.** (2007) Etudes des voies de contaminations des plants par les champignons associés aux maladies du bois en pépinière. 8^{ème} *Symposium International d'Œnologie "Œno 2007"*, Faculté d'Œnologie de l'Université Victor Segalen Bordeaux 2, <http://www.oenologie.u-bordeaux2.fr/sympo/poster/fichiers/1-45.pdf>
- Wery J.** (2005) Differential effects of spoil water on the basic plant functions and their significance to analyse crop responses to water deficit in indeterminate plants. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56, 1201-1209.

Résumé :

L'Esca et le Black Dead Arm, maladies du bois de la vigne, constituent aujourd'hui un problème majeur pour la profession viticole. Il s'agit de maladies de dépérissement, causées par un complexe de champignons générant des nécroses des tissus du bois et des décolorations foliaires, et conduisant plus ou moins rapidement à la mort de la plante. Ces maladies se caractérisent par l'extrême variabilité de leurs manifestations : le taux d'incidence fluctue énormément entre parcelles, et chaque cep au sein d'une parcelle peut exprimer des symptômes foliaires de manière intermittente d'une année à l'autre. Les modèles écophysiologicals d'allocation du carbone soutiennent l'hypothèse d'un antagonisme entre vigueur et compétitivité du système de défense de la vigne face à ces maladies.

Nous avons testé cette hypothèse en utilisant une méthodologie d'analyse statistique multivariée permettant d'identifier les facteurs environnementaux et les processus écophysiologicals susceptibles d'expliquer la variabilité sanitaire. A partir des observations (occurrence et gravité des symptômes) collectées sur un réseau de 22 parcelles (Gironde), nous avons montré que les facteurs associés à l'expression de symptômes foliaires sont également favorables à un fort développement végétatif. Ainsi, les sols plutôt profonds et argileux, sous un climat frais et pluvieux, surtout pendant la phase de croissance active (500°C-800°Cj, base 10°C) coïncident avec de forts taux d'expression. Au contraire, le stress hydrique réduirait l'apparition de symptômes foliaires. L'effet du sol a été vérifié à l'échelle intraparcellaire, grâce à des mesures de résistivité du sol avec la technologie Geocarta[®]. L'évaluation non destructive du contenu en anthocyanes, flavonols, chlorophylles, et composés azotés du feuillage (méthode Multiplex[®]3), a mis en évidence sur 2 parcelles qu'une faible concentration en anthocyanes, une forte concentration en chlorophylles et un état sanitaire mauvais sont généralement associés dans des zones de la parcelle où la résistivité du sol est faible, traduisant un sol plutôt argileux. Ces résultats indiquent également que la progression du complexe de pathogènes dans le bois accentuerait la vulnérabilité de la plante, la rendant plus sensible aux variations de l'environnement.

Un schéma de fonctionnement synthétique est proposé, ainsi que des préconisations à destination des acteurs de la filière viticole.

Mots clefs : vigne, Esca, BDA, vigueur, phenols, molécules de défense, équilibre C/N climat sol, pathogènes

Abstract :

Grapevine trunk diseases, such as Esca and Black dead Arm are currently major problems for wine growers. These 2 diseases are caused by a complex of fungi that lead to wood tissue necrosis, leaf discoloration, and eventually to plant death. These diseases are characterized by extreme variability in foliar symptoms; not only does the incidence rate fluctuate largely between vineyards, but a same plant can express high inter-year variability of foliar symptoms. Ecophysiological models of carbon allocation support the idea that plant vigour is antagonistic to the plant's defence system against the trunk diseases' agents.

We investigated this hypothesis, using a multifactorial statistical methodology aimed at identifying environmental factors and ecophysiological processes that could explain this variability. Symptom observations (expression and severity) from a network of 22 vineyards (Gironde area) were analysed. We showed that environmental factors that are correlated with high expression levels also favoured vegetative growth. Across all vineyards studied, deep clay soils in cool rainy conditions were related to high symptom expression, especially when rain occurred during the active vegetative growth phase (500°C-800°Cj, 10°C base). Conversely, water stress decreased the appearance of such symptoms. 7 vineyards were further analysed individually, and this relationship between soil and disease expression was further confirmed when considering the variability within each vineyard (by soil resistivity measurements performed with Geocarta[®] technology). Flavonols, anthocyanins, nitrogenous compounds and chlorophyll content in leaves were assessed for 2 vineyards (using the Multiplex[®]3). Low anthocyanin concentration, high chlorophyll content, and high symptom expression combined were related to vines located on low resistivity soil, which is commonly associated with deep clay soils. Further analysis indicated that the level of disease expression was dependent on the degree of fungal infection that already existed (from the prior years of infection) within the wood vessels, in combination with the climate of any given year. Notably higher levels of wood damage (the physical consequence of the fungal infection), were associated with a greater susceptibility to environmental factors. We present a preliminary dynamic model that summarizes these interactions and proposes appropriate measures that can be taken by wine growers.

Key words: wine, Esca, BDA, vigour, phenolic compounds, defence molecule, carbon balance, climate, soil, pathogens.

CONFIDENTIEL

MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES
spécialisation : Productions Végétales Durables

Etude des facteurs environnementaux et techniques favorisant l'expression des symptômes des maladies du bois de la vigne (Esca et Black Dead Arm), dans le vignoble bordelais.

ANNEXES

par
Hélène MARROU

Année de soutenance : 2009

Organisme d'accueil : **INSTITUT FRANÇAIS DE LA VIGNE ET DU VIN (IFV)**
INRA, UMR Ecophysiologie et Génétique Fonctionnelle de la Vigne

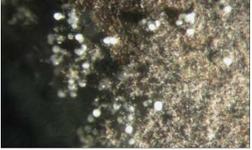
Table des Annexes

<i>Annexe I: Epidémiologie de l'Esca et du BDA</i>	4
1 Systématique des agents pathogènes	4
2 Processus infectieux	5
3 Processus de formation des nécroses de l'Esca :	6
<i>Annexe II : Système de défenses naturelles et éliciteurs des plantes</i>	7
1 Défenses constitutives / défenses induites	7
2 Les mécanismes de réponse de la plante à une agression	7
3 Les molécules de défense de la plante	8
4 Application à la lutte phytosanitaire	9
<i>Annexe III : Tableau de synthèse de la Base de données sanitaires</i>	11
<i>Annexe IV : Relation entre variables sanitaire set variables climatique ou indicateur de stress hydrique intégré sur 100°Cj</i>	13
<i>Annexe V : Analyse des corrélations Spatiales</i>	15
<i>Annexe VI : Cartes de densité de la population NbaSup1 pour chaque parcelle</i>	38
<i>Annexe VII : Cartes de densité de la population de ceps exprimant ou historiques, de 2004 à 2008</i>	47
<i>Annexe VIII : Carte de répartition du coefficient R² des régressions SGWR</i>	72
<i>Annexe IX : La technologie Geocarta®</i>	75
1 Définition préliminaire de la résistivité électrique d'un sol	75
2 Dispositif de mesure	75
3 Lecture d'une carte de résistivité	76
4 Remarques générales sur l'interprétation d'une carte de résistivité	77
<i>Annexe X : La technologie Multiplex</i>	78
1 MULTIPLEX® : un capteur optique portable pour mesurer les constituants des plantes	78
2 Fluorescence et Polyphénols	78
3 Mesure et indicateurs	80

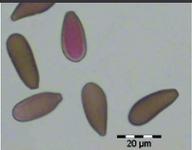
Annexe I: Epidémiologie de l'Esca et du BDA

1 Systématique des agents pathogènes

a Champignons de l'Esca

Nom	Systématique	Historique, découverte	
<i>Phaeoacremonium aleophilum</i> (Pa)	Classe : ascomycète Ordre : Caleosporiales Famille : inconnue	Isolé par Larignon (1991) Systématique établie par Crous (1996)	
<i>Phaeoniella chlamydospora</i> (Pch)	Classe : ascomycète Ordre : Chaetothyriales Famille : Herpotrichiaceae	Isolé par Chiarappa (1959) Systématique établie par Crous (1996)	 <small>Pyrenies de <i>Phaeoniella chlamydospora</i> (invisibles à l'œil nu) - Photo P. Larignon, IFV</small>
<i>Eutypa lata</i> (El)	Classe : Basidiomycète Ordre : Diatrypales Famille : Diatrypaceae	Isolé par Carter (1957) Systématique établie par Rappaz (1984)	 <small>Zones bosselées contenant les périthèces d'<i>Eutypa lata</i> - Photo B. Dubos, INRA</small>
<i>Fomitiporia punctuata</i> (F. punct)	Classe : Basidiomycète Ordre : Hyménochaetales Famille : Hyménochaetaceae	Systématique établie par Fisher (2002)	 <small>Carpophores de <i>Fomitiporia mediterranea</i> - Photo P. Larignon, IFV</small>
<i>Stereum hirsutum</i>	Classe : Basidiomycète Ordre : Stéréales Famille : Stéréales	Identifié et associé à l'Esca par Viala (1926)	

b Champignons du BDA

Nom	Systématique	Historique, découverte	
<i>Botryosphaeria obtusa</i>	Classe : Ascomycète Ordre : Dothidéales Famille : Botryosphaeriaceae	Décrit par Schoemaker (1964)	
	Classe : Ascomycète Ordre : Dothidéales Famille : Botryosphaeriaceae	Décrit par Schoemaker (1964)	

D'après Dubos *et al.* 1999.

2 Processus infectieux

a Esca

Nom	Propriétés Chimiques	Localisation de l'inoculum	de	Mode de dissémination	Voie de pénétration	de	Action sur les tissus de la plante hôte	Pathogénies associées
Phaeacremonium aleophilum (Pa)	<ul style="list-style-type: none"> E: xylanases, β-glucosidases, endo β-1,4-glucanases T: : naphthalenones (7) 	Spores Sur le tronc, ou les bras escoriés.		<ul style="list-style-type: none"> Aérienne, pendant la phase végétative uniquement - pas de contamination des plaies en période hivernale (Larignon et Dubos, 2000) Par les bois de porte greffe 	Voie de pénétration connue	de mal	Se développe dans les parois secondaires (formation de cavités).	Esca : Nécrose brun rose à partir de la moelle Ponctuations noires Rôle dans la progression des nécroses
Phaemoniella chlamydospora (Pch)	<ul style="list-style-type: none"> E: polygalacturonases, polyméthylgalacturonases, β-glucosidases, endo β-1,4-glucanase Toxines : p-hydroxybenzaldéhyde 	<ul style="list-style-type: none"> Pycnides dans les plaies de taille âgées (Larignon, 2001), les zones protégées (Edwards, 2001), ou sous l'écorce (Eskalen et al., 2003). Pas de conservation dans le sol 		<ul style="list-style-type: none"> Aérienne, pendant la phase hivernale et pendant la phase végétative de la vigne Par les bois de porte greffe 			<ul style="list-style-type: none"> Incapable de dégrader les parois cellulaires 	<ul style="list-style-type: none"> Forme lente de l'Esca (Feliciano et al. 2004) : présent dans les tissus périphériques de la pourriture blanche, ponctuations noires Inhibe formation du cal (Wallace et al. 2004) Forte mortalité des greffés-soudés Reduction de la vigueur de splants (Sheck et al. 1998)
Eutypa Lata (E)	<ul style="list-style-type: none"> E: xylanases, β-glucosidases, et cellulases, β-1,3 glucanases, protéases, chitinases (Schmidt et al., 1999), laccases, polygalacturonases, pectines – méthyl-estérases T: Eutypine, eulatinol, eulachromène, benzofurane (Tabacchi, Molineux, Roustan) 	Périthèces sur les bois morts (300mm nécessaires à la germination des périthèces). Pycnides observés, mais rôle inconnus		<ul style="list-style-type: none"> Aérienne, tout au long de l'année. Pas de propagation par les bois de porte greffe 	Pénétration dans les plaies de taille suite à des pluies en période hivernale		Se développe dans les parois secondaires (formation de cavités).	Eutypiose Esca
Fomitiporia punctuata	<ul style="list-style-type: none"> E: xylanases, β-1,3 glucanases, cellulases, laccases, peroxydases, phénoloxydases 	Saprophyte : se conserve dans les parties malades de la plante. Basidiocarpes dans les parties humides de la plante		Dissémination non définie des basidiospores.	Pénétration par les plaies de taille		Dégrade complètement les parois cellulaires. Dégrade le bois déjà colonisé par E. Lata, Pch et Pal	Esca : Responsable de la pourriture blanche.
Stereum. hirsutum		Carpophores se conservant dans les ceps malades ou morts, ou sur d'autres espèces ligneuses		Aérienne.	Pénétration par les plaies de taille. Peu d'information			

D'après P. Larignon, année ? non publié

b BDA

Nom	Propriétés Chimiques	Localisation de l'inoculum	Mode de dissémination	Voie de pénétration	Pathogénies associées
Botryosphaeria spp	<ul style="list-style-type: none"> E : Peu d'info : Sécrétion de Tyrosol, melleines(Venkatasu bbaiah et al., 1991) T : Peu d'info 	Saprophyte, opportuniste Pycnides sur les plaies de taille âgées, sur le tronc, sur le bois de taille laissé au sol	<ul style="list-style-type: none"> Aérienne, surtout en période végétative de la vigne. Par les bois de porte greffe ou de greffon. 	Voies de pénétration inconnues	<ul style="list-style-type: none"> Excoriose BDA Ponctuation noire et nécroses Brunissement du cambium (Rovesti et al., 1987),sectorielles de couleur brun gris grapevine decline syndrome (Phillips). Problème de soudure, nécrose des bourgeons, blanchiment des rameaux affaiblissement de la végétation et mort (Castillo-Pando, 2001)

3 **Processus de formation des nécroses de l'Esca :**a **Processus de formation de la nécrose Blanche**

Ce processus fait intervenir *Pal* et *Pch* puis *F. punct.*

Pch et *pal* colonisent en premier le bois, le plus souvent à partir d'une blessure (type plaie de taille) et provoque l'apparition d'une nécrose brune dure en position centrale, qui peut être entourée de ponctuation noire. Des tâches rose-brun ou rouge foncé peuvent aussi apparaître autour des ponctuations noires La coloration du bois pourrait être due à la réaction de défense de la plante à la pénétration de *Pch* et *Pal* ou à la libération de toxines par les champignons. *F. punct.* intervient ensuite : il dégrade la nécrose brune en pourriture blanche et tendre en position centrale : c'est la formation de l'amadou.

S. hirsutum (Basidiomycète) est plus rarement isolé mais peut également être associé aux autres champignons pionniers.

b **Processus de formation de la nécrose sectorielle**

Elle fait intervenir *El* qui est responsable de nécrose brune en position sectorielle puis *F. punct.* qui la dégrade en pourriture blanche. La nécrose peut s'étendre jusqu'à la surface du tronc, où elle provoque des craquelures de l'écorce.

Les deux processus peuvent être observés conjointement sur le même cep.(cf tableau)

Annexe II : Système de défenses naturelles et éliciteurs des plantes

1 Défenses constitutives / défenses induites

Les plantes, dont la vigne sont capables de se défendre contre leurs agresseurs grâce à des systèmes de protection complexe. Certaines barrières protectrices sont entretenues en permanence, y compris en situation normale : on parle de défense constitutive. Ces défenses peuvent être renforcées par la réaction de la plante en situation d'agression : c'est la réponse constitutive.

2 Les mécanismes de réponse de la plante à une agression

Lors de l'agression, des molécules de signalisation, appelés éliciteurs sont produites et se fixent sur les récepteurs de reconnaissance de la plante. Ils déclenchent une cascade de signaux qui active le système de défense de la plante.

La reconnaissance entre éliciteur et récepteur peut être :

- Spécifique. Dans ce cas l'éliciteur est issu du pathogène. On parle alors de « relation gène pour gène » entre le produit d'un gène de virulence porté par le pathogène et le produit d'un gène d'avirulence porté par le pathogène)
- Aspécifique . dans ce cas, les éliciteurs dits « généraux » peuvent être des molécules issues du pathogène ou de la plante. La réaction déclenchée n'est alors spécifique ni du génome du pathogène, ni du génome de la plante

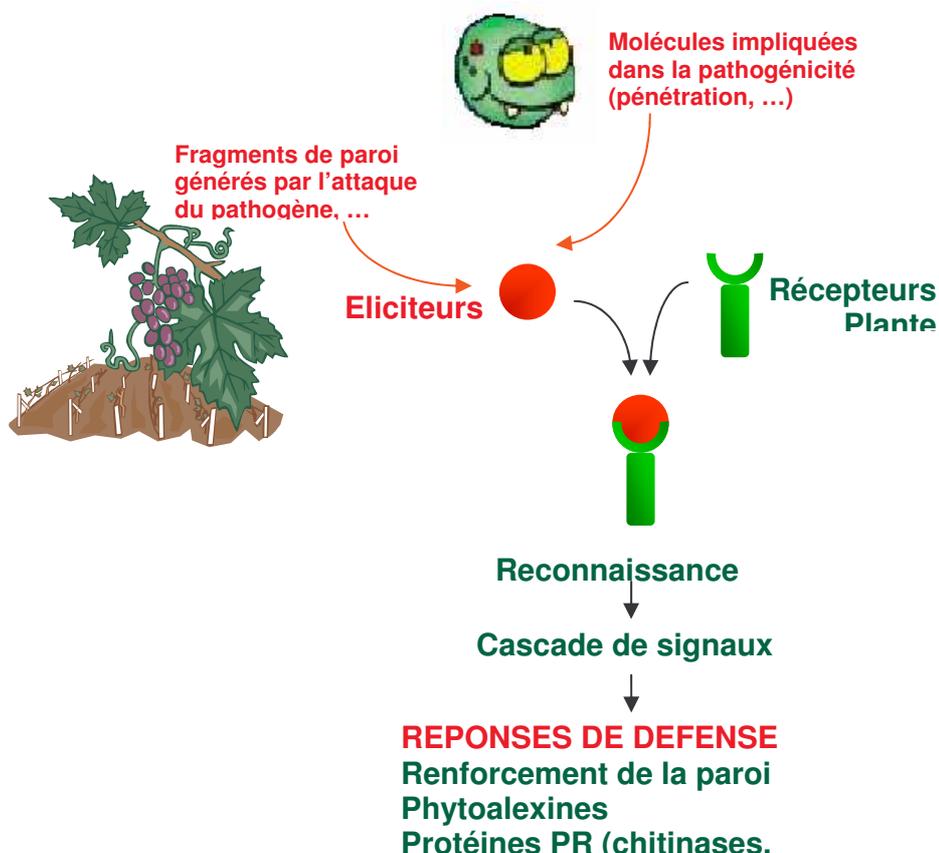


Fig.A. 2: Mécanisme d'élicitation. D'après Voie de synthèse et nomenclature des composés phénoliques végétaux. Source : d'après Christophe CLEMENT, URCA – UFR Sciences Exactes et Naturelles

3 Les molécules de défense de la plante

L'activation du système de la plante se traduit par la synthèse active de plusieurs types de composés :

- **Des de protéines, glycoprotéines, polysaccharides et lignine** qui participent au renforcement de la paroi pecto-cellulosique. Ces molécules forment des dépôts polymériques fortement réticulés qui confèrent à la matrice extracellulaire une très grande résistance aux enzymes microbiennes de dépolymérisation de la paroi, éléments du pouvoir pathogène essentiels lorsque ces microbes doivent digérer la paroi pour pénétrer à l'intérieur des cellules de leur hôte et s'y développer.
- **Des protéines PR (protéines de pathogénicité)**: ces protéines sont classées en 17 familles différentes selon leur sérologie et leurs propriétés enzymatiques. Elles possèdent des propriétés antifongiques et antibactériennes, elles peuvent être toxiques ou inhibitrices de la croissance et du développement de certains pathogènes, notamment les champignons (Ex : glucanases, chitinases).

- **des métabolites secondaires (polyphénols, ou phytoalexines)**

Les phénols sont des composés cycliques à noyau benzénique. Parmi les phénols de la vigne, on distingue plusieurs catégories (**Fig I.6**).

- Les acides phénoliques, (parfois aussi appelés tanins hydrolysables) molécules de petite taille, à un seul noyau aromatique comme l'acide gallique (précurseur), l'acide p-coumarique
- Les stilbènes : molécules à deux noyaux aromatiques au minimum, comme le trans-resvératrol (3,4,5'-trihydroxy stilbène) et les ϵ -viniférines.
- Les flavonoïdes : molécules à 15 carbones (C6-C3-C6), correspondant à la structure de la 2-phényl-benzopyrone. Ce groupe comprend, au sens large du terme, principalement trois familles de composés : les flavonols, les anthocyanes et les flavan-3-ols (aussi appelés polyphénols ou proanthocyanidines), qui se différencient par le degré d'oxydation du noyau pyranique central.

La production de composés phénoliques par la vigne est à la fois constitutive (production continue, modulée par la disponibilité des ressources) et induite par un stress biotique ou abiotique (Meyer et al. 2006). Les molécules sont accumulées dans la plante au niveau des vacuoles ou des parois cellulaires (Meyer et al, 2006). On les trouve dans tous les tissus de la plante. Les concentrations et la nature des composés phénoliques mesurées dans les feuilles et dans le bois du tronc varient en fonction du cépage (Bruno et Sparapano, 2006).

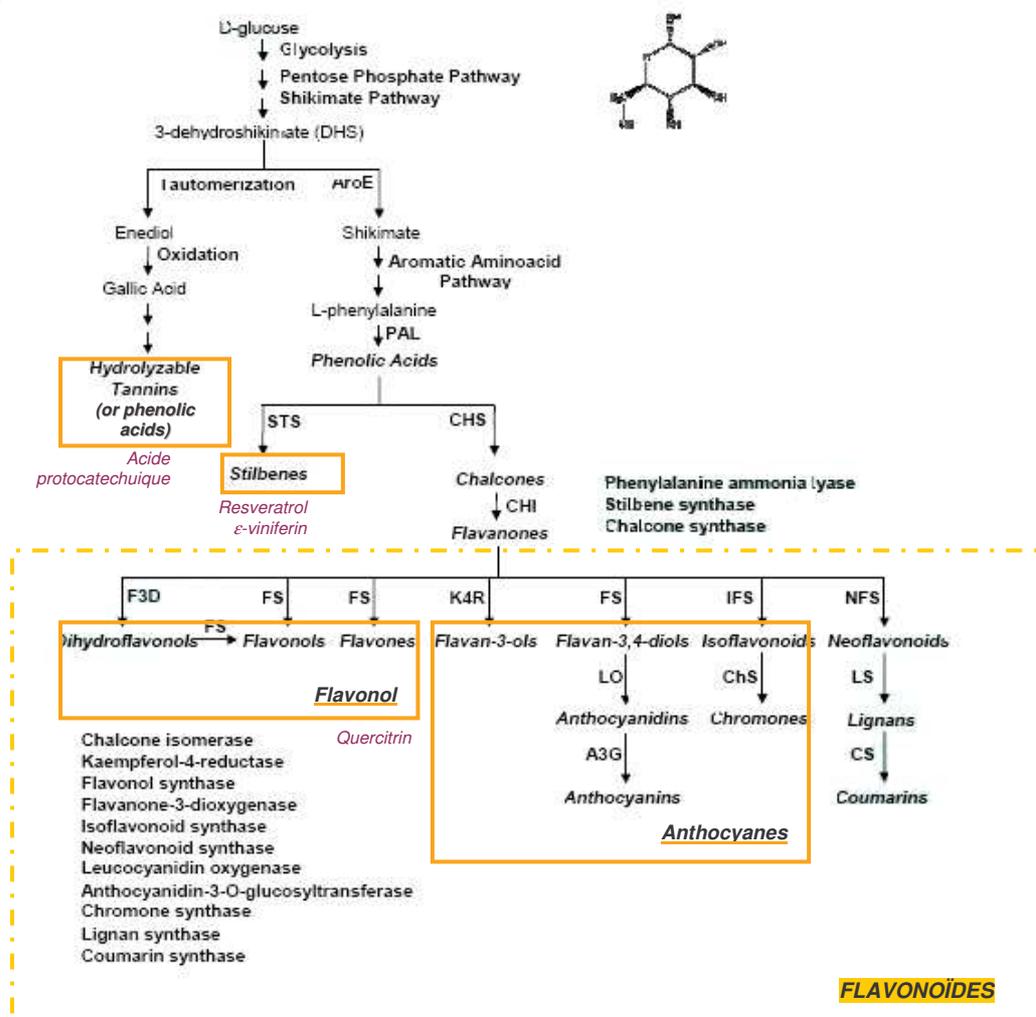


Fig.A. 1: Voie de synthèse et nomenclature des composés phénoliques végétaux. Source : d'après Dr. Neal M.Davies, College of Pharmacy, Department of Pharmaceutical, University of Washington State

4 Application à la lutte phytosanitaire

Une nouvelle stratégie de lutte intégrée consiste à utiliser des éliciteurs naturels des défenses des plantes (SDN). Cette méthode consiste à appliquer sur la plante des molécules analogues aux éliciteurs mis en jeu par la réponse naturelle de la plante. Ceci a pour effet de stimuler les défenses de la plante, en l'absence de toute agression, et ainsi de la préparer à une attaque éventuelle.

Actuellement plusieurs types d'éliciteur sont en cours d'étude ou déjà utilisés plus ou moins couramment comme moyen de lutte phytosanitaire sur la vigne (source : Adeline Mallet, Chambre d'Agriculture 37) :

- **Eliciteurs Polysaccharides (glucides)**
 - de végétaux : oligogalacturonides, β glucanes (laminarine),
 - de champignons
 - de crustacées : oligochitine, oligochitosane
 - de bactéries : oligoxanthanes
- **Eliciteurs Protéiques**
 - de champignon : élicitines, endopolygalacturonase (botrytis), cellulase
 - de bactérie : flagelline, harpine
- **Eliciteurs Lipidiques**
 - de champignon : ergostérol

- **Minéraux et autres substances élicitrices**
 - acide salicylique
 - acibenzolar-S-méthyle ou BTH (synthétique)
 - acide β -aminobutyrique (BABA)
 - saccharine
 - phosphonates, strobilurines
 - silice
 - sels de phosphate et de potassium
 - extraits de plantes (matières actives inconnue)
 - sels d'aluminium
- **Rayons ultra-violets**

VALEURS ABS	%non-apositric		%exp1mans		%cumul tot		%Reexpri		%nvx		%ceps SF		%ceps SFA		%ceps SFA		%ceps SFA		
	%Sfno apostri	%Sfno apostri	%cepi mans	%cepi mans	%cumu tot	%cumu tot	%Reex pr_200	%Reex pr_200	%nvx_2 nvx_2	%nvx_2 nvx_2	%ceps SF	%ceps SF	%ceps SFA	%ceps SFA	%ceps SFA	%ceps SFA	%ceps SFA	%ceps SFA	
parcellles	9,271	10,813	17,877	16,099	0,112	0,093	54,653	43,789	70,779	45,371	5,412	3,585	2,432	1,716	1,263	903	658	482	
Pontac	17,19	19,31	17,92	16,04	0,436	0,491	34,693	61,093	62,431	65,31	8,667	6,897	6,541	3,925	1,656	72,44	19,23	7,349	
Mauccamps	14,51	21,36	22,95	14,46	0,372	0,404	58,399	65,938	62,431	61,61	4,101	16,42	17,57	16,39	5,946	3,767	2,512	7,204	
DunH	8,657	15,46	16,37	17,02	0,033	0,292	46,79	60,27	81,11	53,21	19,73	16,89	24,14	27,41	4,044	1,633	1,788	1,711	
VallCapit	3,617	4,507	5,669	4,811	0,079	0,136	59,46	66,34	75,96	72,69	40,54	33,66	24,74	27,41	2,415	0,863	0,954	0,964	
Person	14,26	15,5	20,42	25,47	0,182	0,336	48,665	57,56	44,07	39,62	17,3	11,73	1,7	4,703	1,643	0,793	0,799	4,167	
FigRos	4,372	5,668	7,667	9,07	0,085	0,119	80,87	40,71	51,85	48,52	19,13	31,73	1,7	4,703	1,643	0,793	0,799	4,167	
FigJuk	3,28	4,632	6,108	3,32	0,065	0,111	45,65	56,74	16,87	21,62	2,908	1,197	4,846	1,71	0,665	0,848	4,008	1,666	
FigK	10,4	11,6	17,91	18,25	0,135	0,192	52,83	43,79	68,31	51,14	26,42	36,59	18,81	24	6,926	3,635	5,381	3,263	
ChetR	4,21	39,73	49,79	49,81	0,499	0,646	7,18	0,772	7,72	7,8	66,98	78,71	100	22	33,02	21,29	0	6,941	
GdBoss	10,60	10,13	15,68	24,45	0,224	0,274	62,59	67,91	47,42	32,49	23,06	32,09	12,42	32,49	18	8,859	9,497	6,378	
Chollet	47,18	39,22	49,03	48,68	0,566	0,64	73,34	78,16	76,27	59,69	70,68	71,64	23,73	40,31	29,32	28,36	14,26	12,33	
Avril	16,49	16,41	19,5	22,84	0,284	0,345	68,81	62,21	28,79	30,95	31,19	37,79	13,05	6,421	3,552	3,074	7,719	66,19	
Canere	2,6	3,607	6,866	12,23	0,064	0,09	1,127	13,42	7,98	4,191	3,13	1,804	0,849	0,223	7,652	4,316	3,288	2,028	
Carb	2,04	2,469	3,616	4,713	0,047	0,056	68,75	62,86	69,32	31,25	37,14	37,11	30,68	2,25	0,89	0,837	1,077	1,077	
ChetR	1,831	3,79	3,916	4,04	0,057	0,076	60,62	0,092	0,104	67,95	69,74	82,95	32,05	10,26	17,05	17,44	0,851	0,638	
Ch2	14,71	14,9	20,14	23,83	0,224	0,274	60,48	59,44	46,03	59,96	67,57	40,04	32,43	12,05	8,669	5,746	5,04	3,626	
GdBoss	10,60	10,13	15,68	24,45	0,224	0,274	62,59	67,91	47,42	32,49	23,06	32,09	12,42	32,49	18	8,859	9,497	6,378	
PapeC	12,9	17,19	23,58	24,66	0,134	0,22	20,5	24,45	25,26	31,86	0,186	0,237	0,368	0,46	0,563	0,62	0,639	0,676	
Roch	9,233	13,22	19,44	23,1	0,267	0,379	13,65	20,21	24,8	27,23	0,163	0,237	0,368	0,46	0,563	0,62	0,639	0,676	
VxGaub	8,389	8,256	8,532	11,03	0,172	0,207	0,24	0,263	0,319	58,33	64,24	59,34	69,72	41,67	36,76	40,66	31,28	5,385	
MOYENNE AN	12,463	13,851	17,54	19,34	0,266	0,324	0,371	0,412	0,439	40,36	31,72	29,21	8,344	5,159	5,123	4,021	4,468	72,89	
MOYENNE PERIODE	16,75293763		17,73746341		0,314128628		0,34128628		0,3624175339		0,3844128628		0,405128628		0,426128628		0,447128628		0,468128628
MIN PERIODE	62,78490563		56,62086537		0,918008916		0,918008916		65,30612245		62,78490563		100		18,2	12,33	16,28	12,83	21,31
MAX PERIODE	0,868704137		0,868704137		0,012441618		0,012441618		0		0,851	0,463	0,318	0,532	0	29,7	1,995	0,468	0,625

PROGRESSION	%cumul		%cumul tot		%cumul tot		%cumul tot		%cumul tot		%cumul tot		%cumul tot		%cumul tot		%cumul tot	
	04,05	05,00/06,07	07,08	08,09	09,10	10,11	11,12	12,13	13,14	14,15	15,16	16,17	17,18	18,19	19,20	20,21	21,22	22,23
parcellles	13,74	3,447	4,15	1,695	23,03	0,151	0,06	0,882	0,054	0,347								
Pontac	8,602	3,118	1,896	0,614	9,511	0,561	0,065	0,038	0,028	0,182								
Mauccamps	8,229	2,643	1,454	21,18	8,667	0,069	0,027	0,029	0,347	0,203								
DunH	1,868	2,271	1,982	2,011	8,130	0,056	0,042	0,024	0,029	0,152								
VallCapit	6,862	4,975	5,489	1,405	3,731	0,022	0,009	0,011	0,024	0,066								
Person	1,916	4,932	6,893	1,930	7,587	0,034	0,027	0,016	0,018	0,15								
FigRos	1,689	5,269	0,136	1,303	5,195	0,026	0,028	0,014	0,023	0,15								
FigJuk	3,669	6,25	1,425	1,605	12,04	0,057	0,065	0,034	0,042	0,199								
DunH	9,553	8,615	4,58	2,079	20,67	0,147	0,072	0,064	0	0,273								
Chollet	10,75	6,745	1,905	2,371	21,77	0,156	0,073	0,047	0,055	0,332								
Avril	6,192	10,28	2,551	5,113	19,5	0,064	0,044	0,045	0,036	0,26								
Canere	3,045	4,032	4,347	5,504	16,93	0,061	0,048	0,057	0,077	0,243								
Carb	2,209	3,629	5,578	3,756	15,17	0,026	0,037	0,055	0,044	0,152								
ChetR	0,674	1,148	1,409	0,476	3,707	0,009	0,015	0,016	0,014	0,054								
Ch2	1,116	0,023	0,596	0,009	1,745	0,019	0,006	0,01	0,012	0,047								
GdBoss	3,732	7,163	6,107	2,842	19,84	0,05	0,072	0,063	0,046	0,23								
PapeC	5,688	6,946	8,53	3,663	24,75	0,059	0,073	0,069	0,056	0,261								
Roch	7,712	3,922	1,168	7,311	20,11	0,091	0,091	0,122	0,073	0,367								
VxGaub	5,822	6,748	5,266	5,005	22,8	0,074	0,071	0,063	0,077	0,248								
Seg	0,125	0,819	2,397	3,07	6,161	0,036	0,033	0,044	0,036	0,148								
MOYENNE AN	4,545	4,626	2,964	1,168	13,3	0,067	0,056	0,047	0,022	0,192								
MOYENNE PERIODE	3,26132061		0,047963988		0,047963988		0,047963988		0,047963988									
MAX PERIODE	17,3989151		0,158498332		0,158498332		0,158498332		0,158498332									
min PERIODE	-21,18286059		-0,347		-0,347		-0,347		-0,347									

Annexe V : **Analyse des corrélations Spatiales**

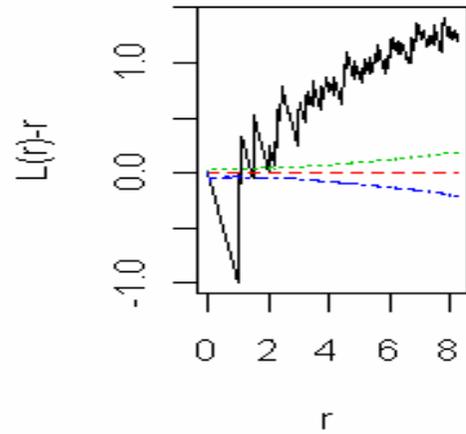
Pour Chaque parcelle, on a tracé la fonction de Ripley $L(r) - r$ pour les populations de ceps suivantes :

- Nba sup1 : « expr. au moins une fois ou hist »
- Nba1 : « expr. 1 fois exact. »
- Nba2 : « expr. 1 fois exact. »
- Nba3 : « expr. 1 fois exact. »
- Nba4 : « expr. 1 fois exact. »
- Nba5 : « expr. 1 fois exact. »

Les courbes en couleur représentent la fonction de Ripley pour une distribution de la population de ceps considérée

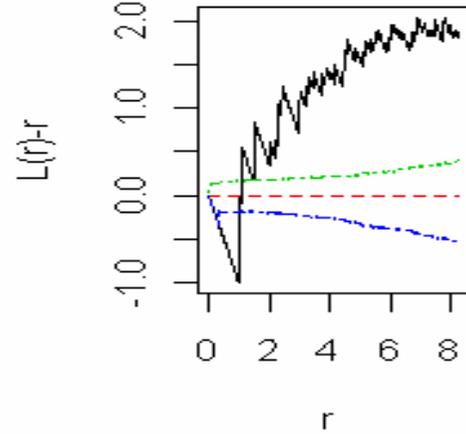
- Aléatoire (Rouge)
- Régulière (Bleue)
- Agrégée (Verte)

Spatial_Pontac.txt



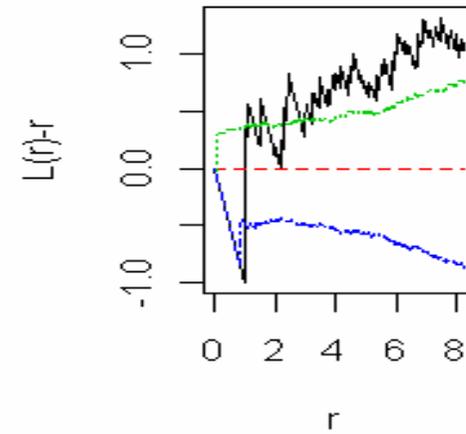
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Pontac.txt



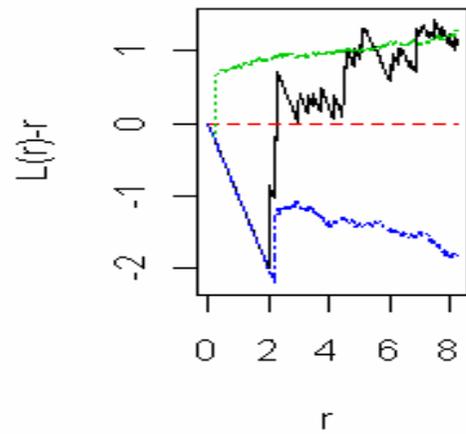
expr 1 fois exact.

Spatial_Pontac.txt



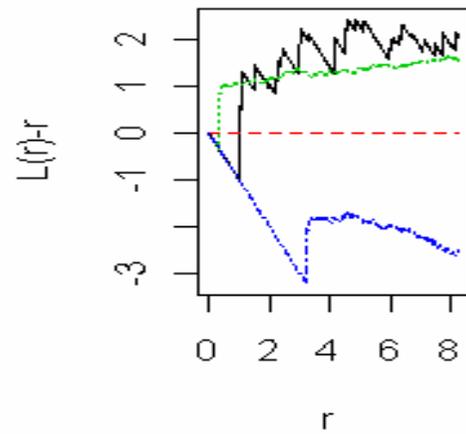
expr.2 fois exact

Spatial_Pontac.txt



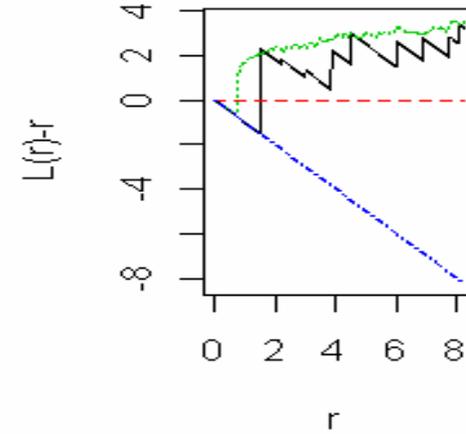
expr. 3 fois exact

Spatial_Pontac.txt



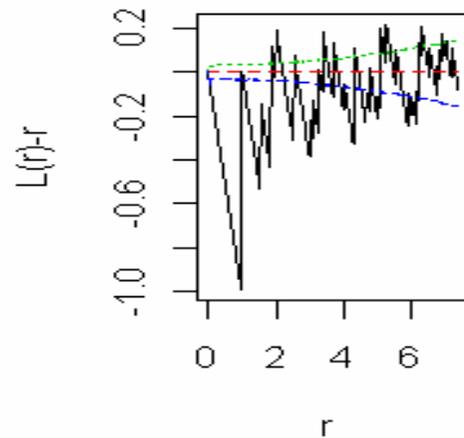
expr.4 fois exact

Spatial_Pontac.txt



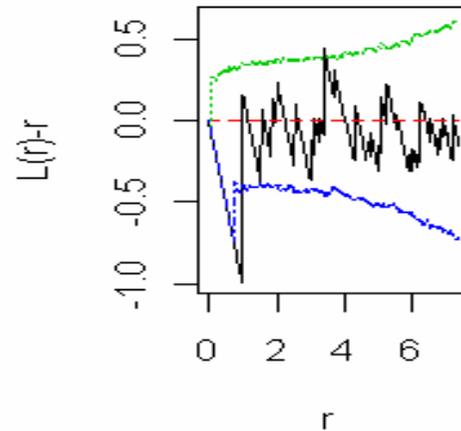
expr.5 fois exact

Spatial_Maucamps.tx



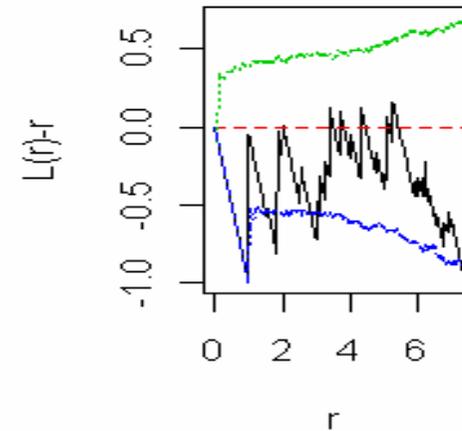
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Maucamps.tx



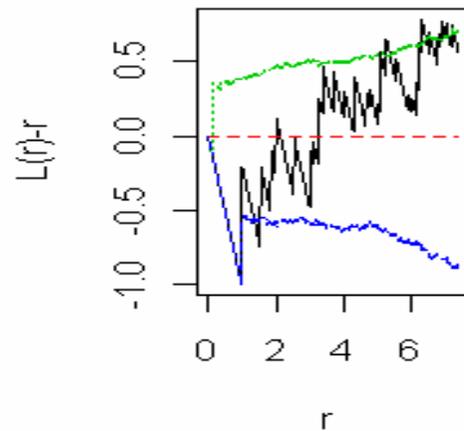
expr 1 fois exact.

Spatial_Maucamps.tx



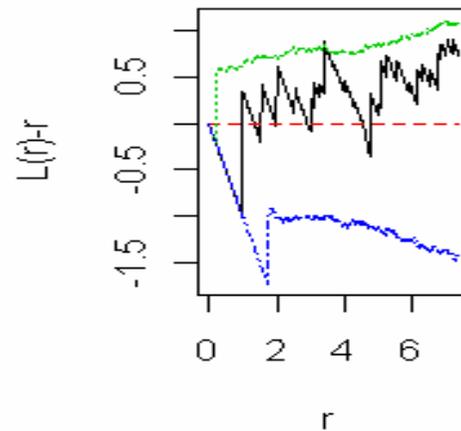
expr.2 fois exact

Spatial_Maucamps.tx



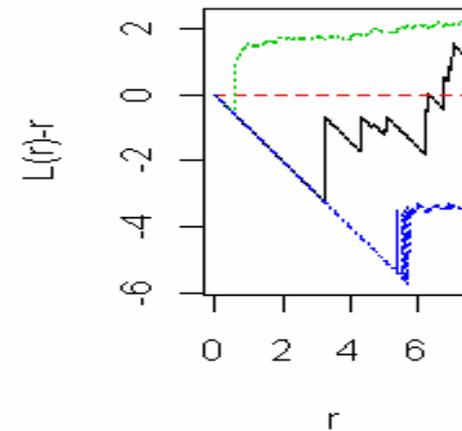
expr. 3 fois exact

Spatial_Maucamps.tx



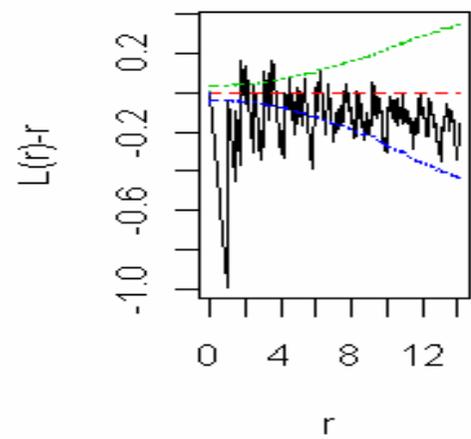
expr.4 fois exact

Spatial_Maucamps.tx



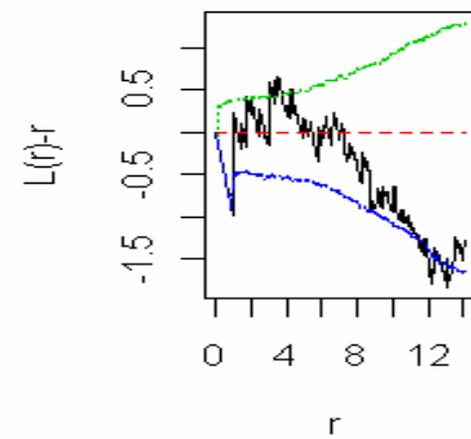
expr.5 fois exact

Spatial_DurfH.txt



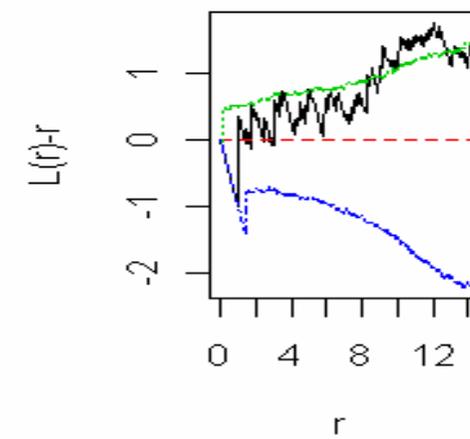
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_DurfH.txt



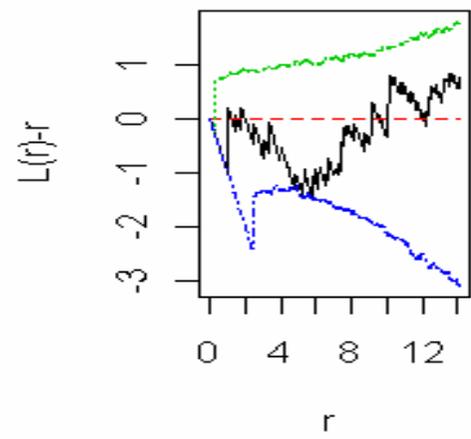
expr 1 fois exact.

Spatial_DurfH.txt



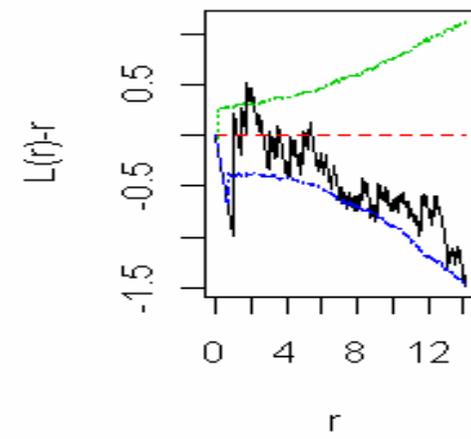
expr.2 fois exact

Spatial_DurfH.txt



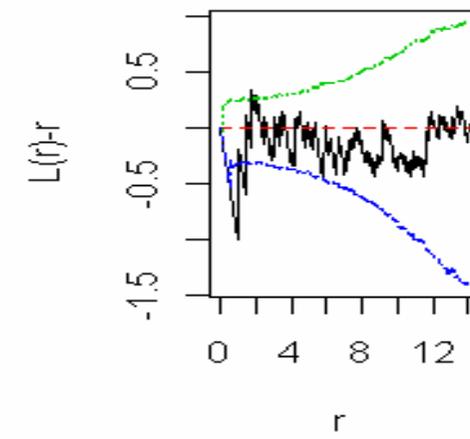
expr. 3 fois exact

Spatial_DurfH.txt



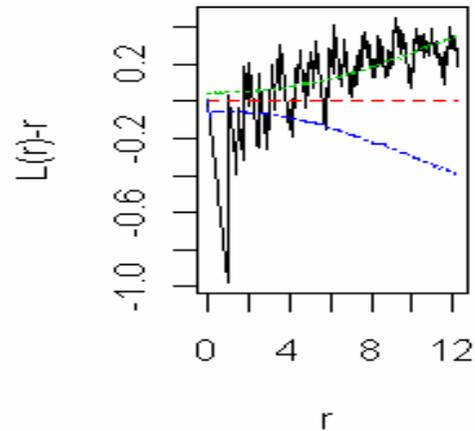
expr.4 fois exact

Spatial_DurfH.txt



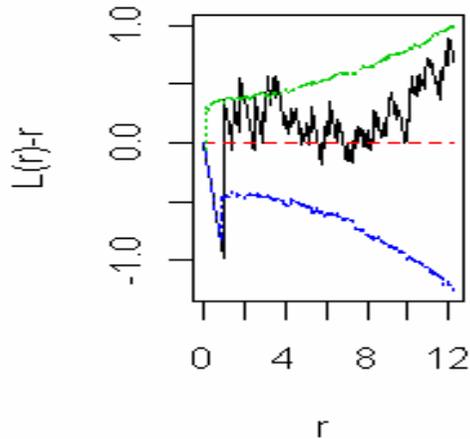
expr.5 fois exact

Spatial_DurfB.txt



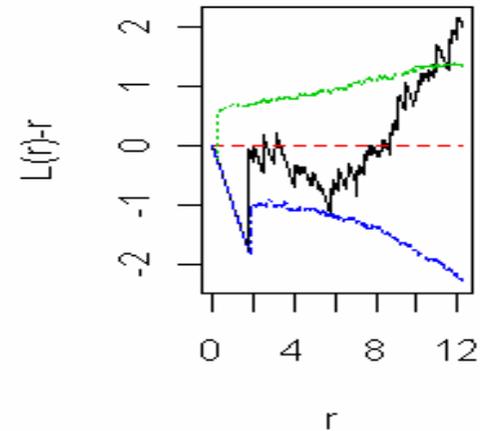
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_DurfB.txt



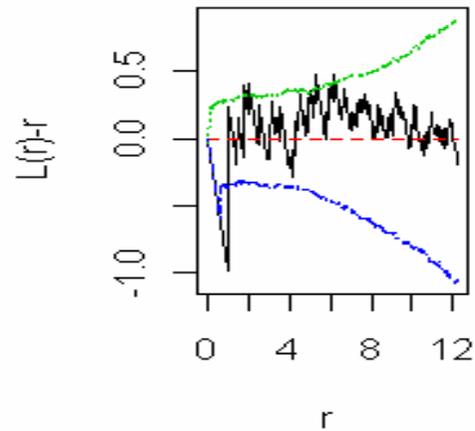
expr 1 fois exact.

Spatial_DurfB.txt



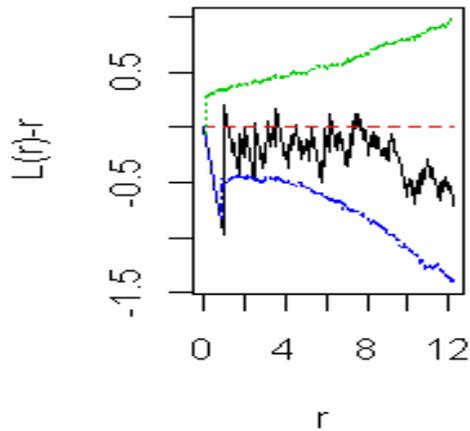
expr.2 fois exact

Spatial_DurfB.txt



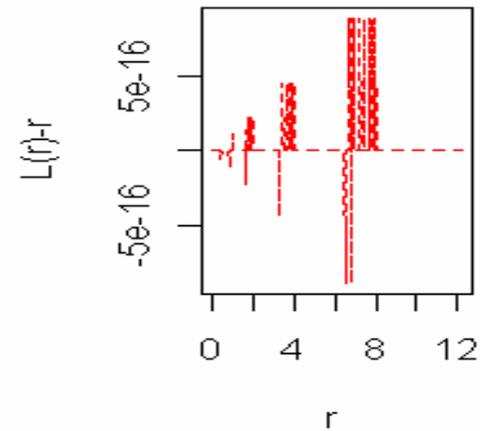
expr. 3 fois exact

Spatial_DurfB.txt



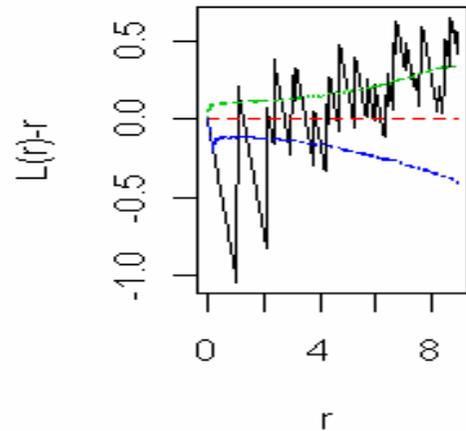
expr.4 fois exact

Spatial_DurfB.txt



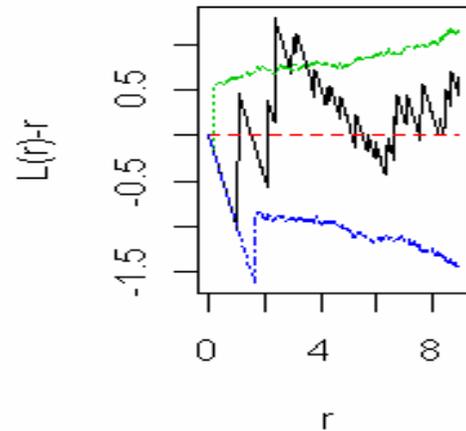
expr.5 fois exact

Spatial_ValStPhil.txt



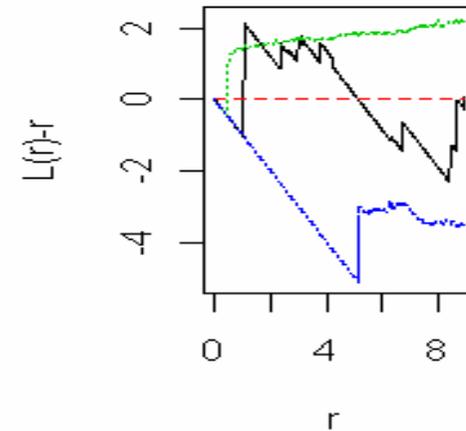
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_ValStPhil.txt



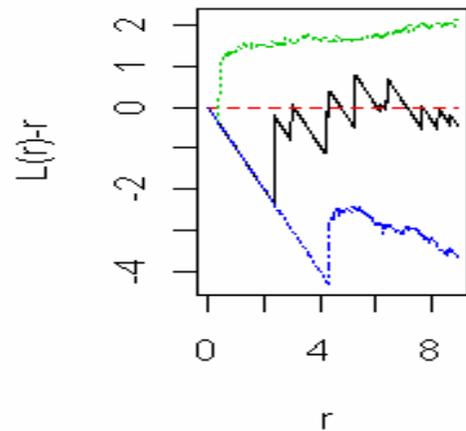
expr 1 fois exact.

Spatial_ValStPhil.txt



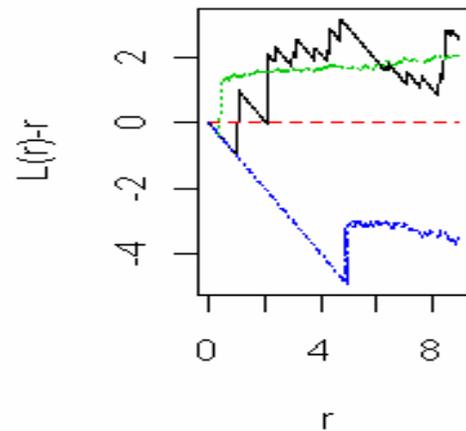
expr.2 fois exact

Spatial_ValStPhil.txt



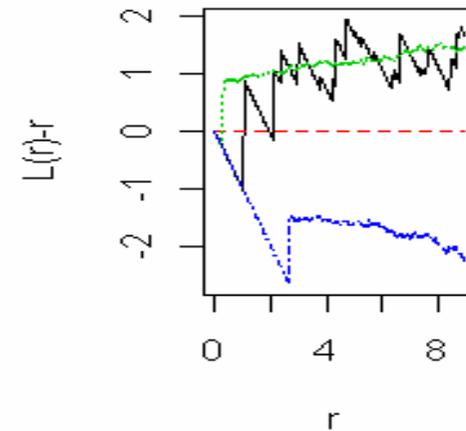
expr. 3 fois exact

Spatial_ValStPhil.txt



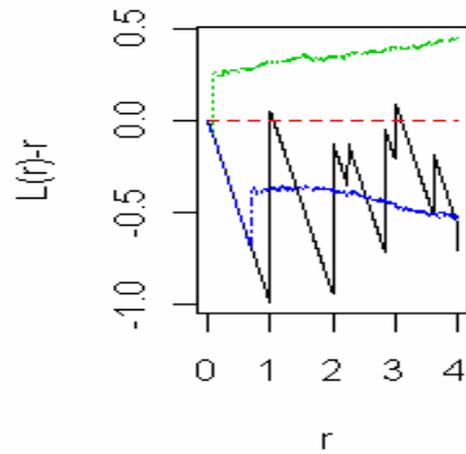
expr.4 fois exact

Spatial_ValStPhil.txt



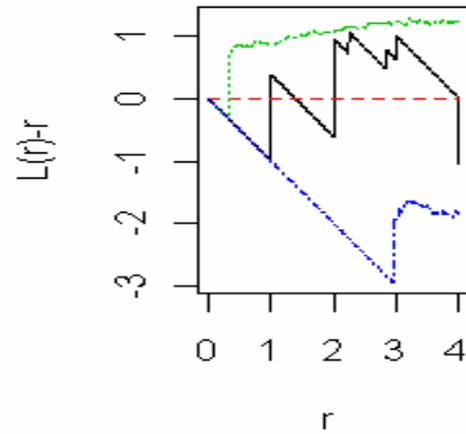
expr.5 fois exact

Spatial_ValCapit.txt



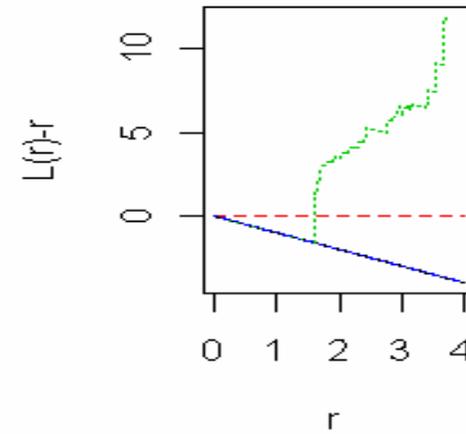
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_ValCapit.txt



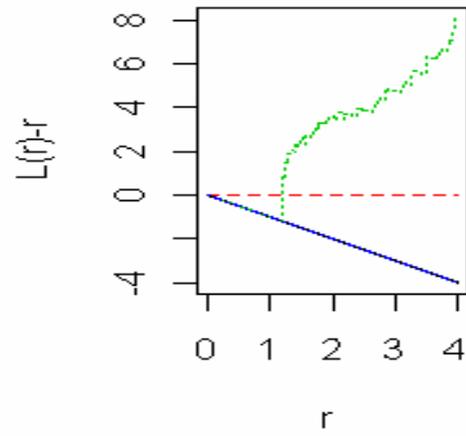
expr 1 fois exact.

Spatial_ValCapit.txt



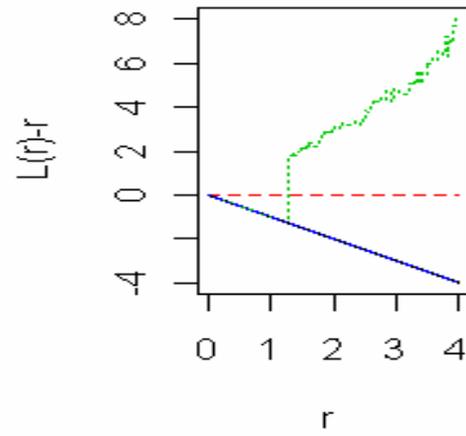
expr.2 fois exact

Spatial_ValCapit.txt



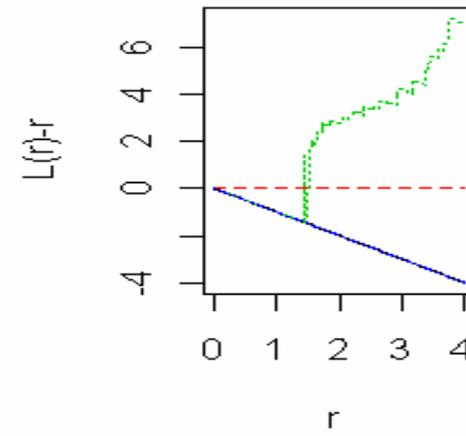
expr. 3 fois exact

Spatial_ValCapit.txt



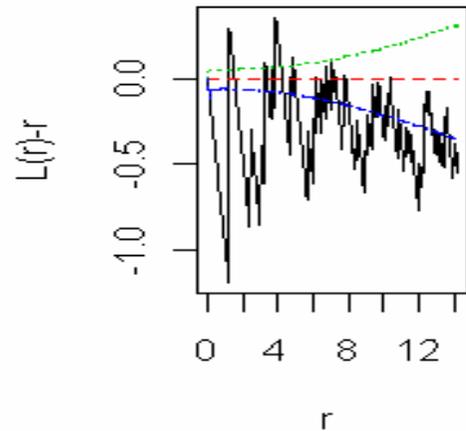
expr.4 fois exact

Spatial_ValCapit.txt



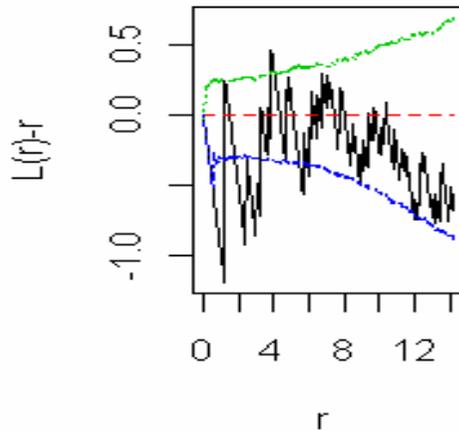
expr.5 fois exact

Spatial_Person.txt



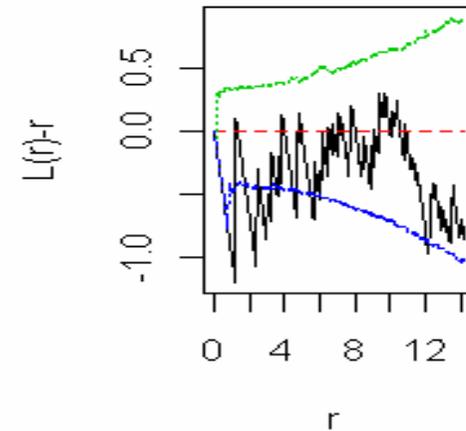
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Person.txt



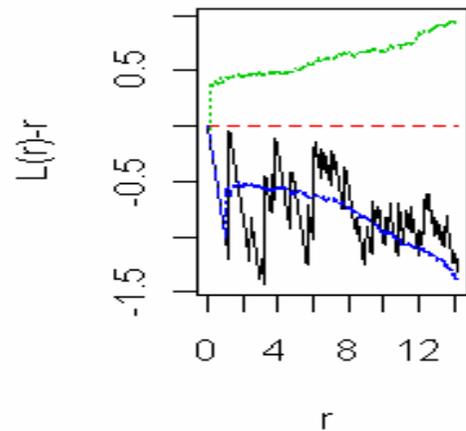
expr 1 fois exact.

Spatial_Person.txt



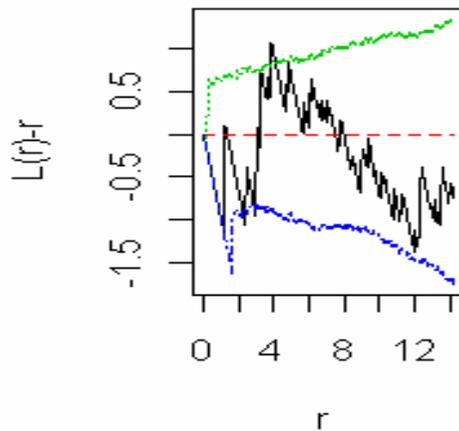
expr.2 fois exact

Spatial_Person.txt



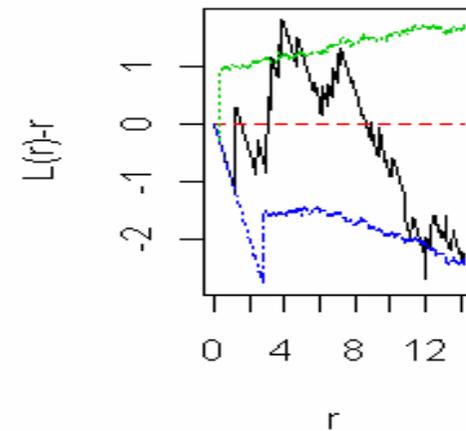
expr. 3 fois exact

Spatial_Person.txt



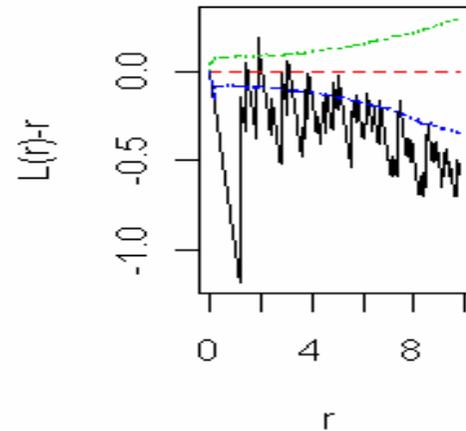
expr.4 fois exact

Spatial_Person.txt



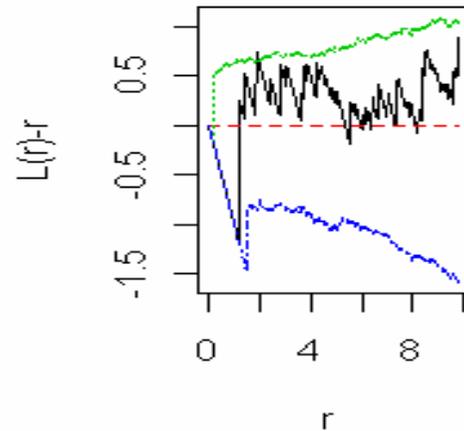
expr.5 fois exact

Spatial_FigRos.txt



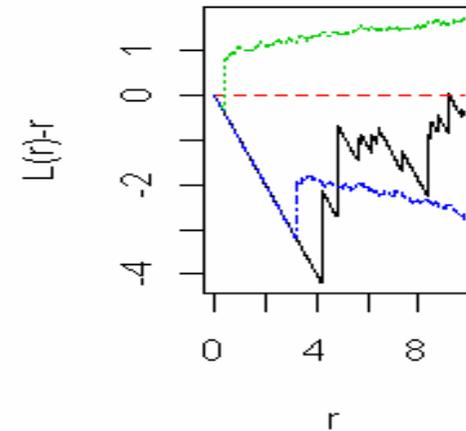
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_FigRos.txt



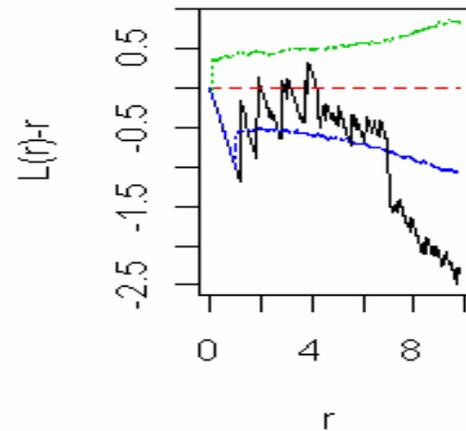
expr 1 fois exact.

Spatial_FigRos.txt



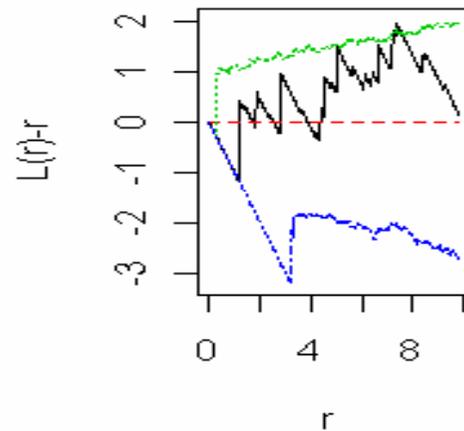
expr.2 fois exact

Spatial_FigRos.txt



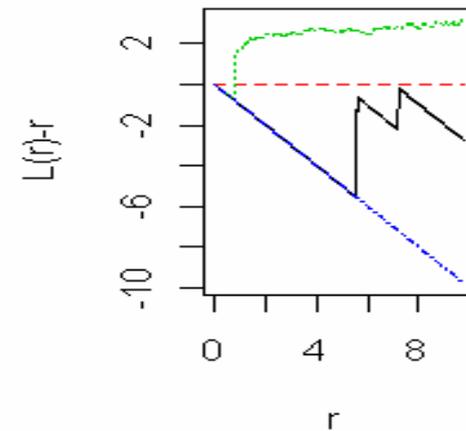
expr. 3 fois exact

Spatial_FigRos.txt



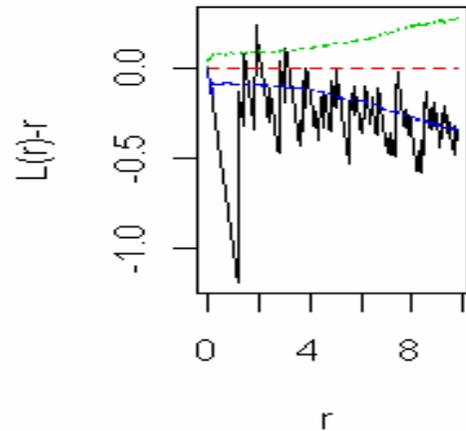
expr.4 fois exact

Spatial_FigRos.txt



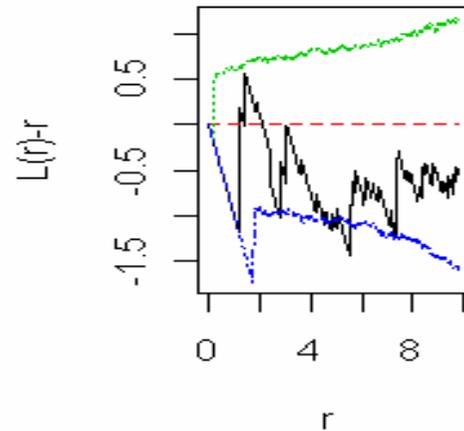
expr.5 fois exact

Spatial_Fig9Jx.txt



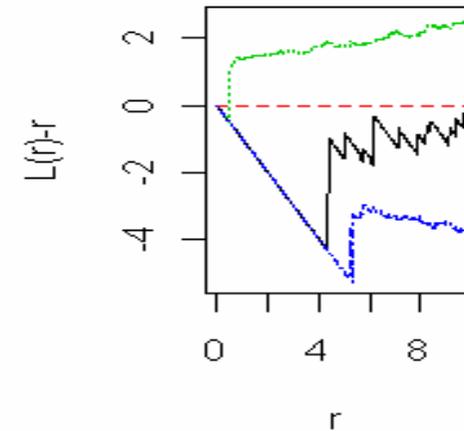
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Fig9Jx.txt



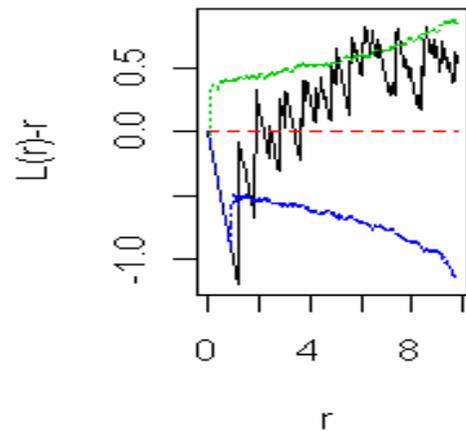
expr 1 fois exact.

Spatial_Fig9Jx.txt



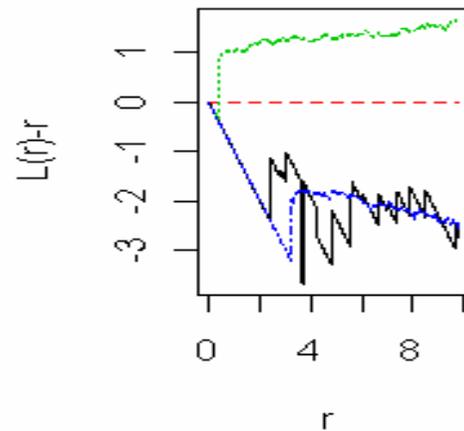
expr.2 fois exact

Spatial_Fig9Jx.txt



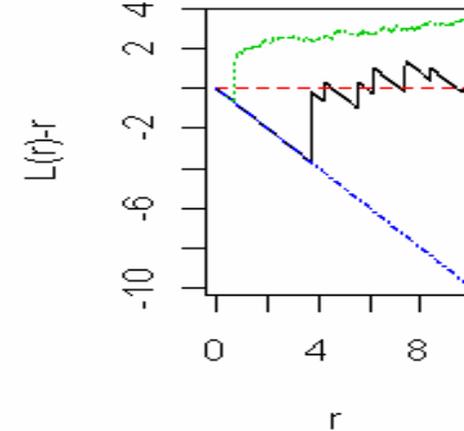
expr. 3 fois exact

Spatial_Fig9Jx.txt



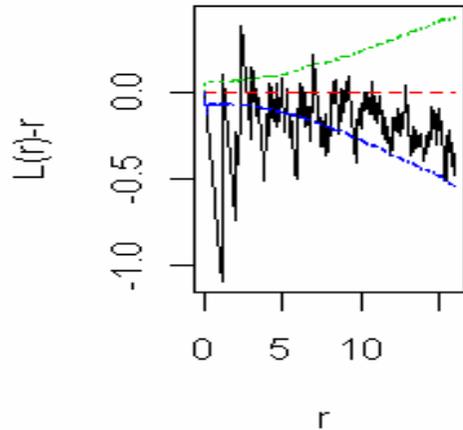
expr.4 fois exact

Spatial_Fig9Jx.txt



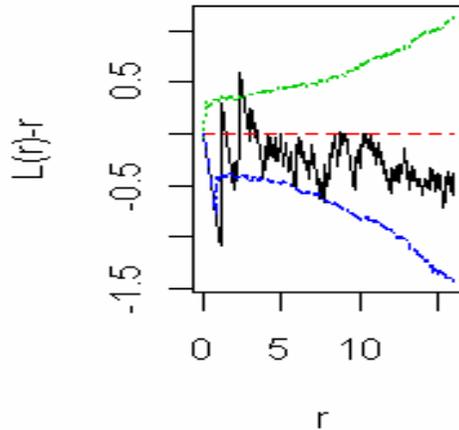
expr.5 fois exact

Spatial_Faux.txt



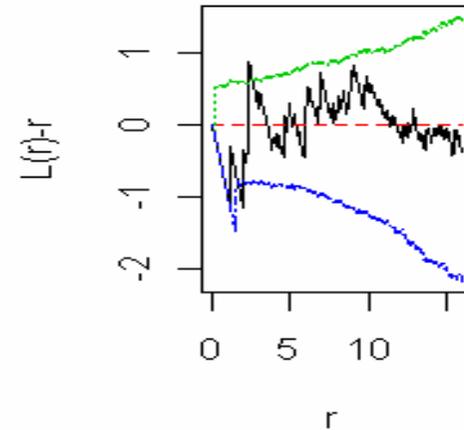
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Faux.txt



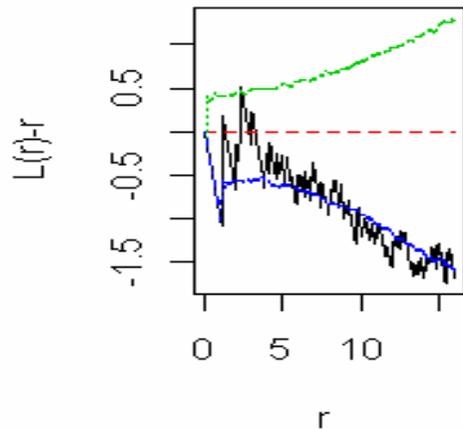
expr 1 fois exact.

Spatial_Faux.txt



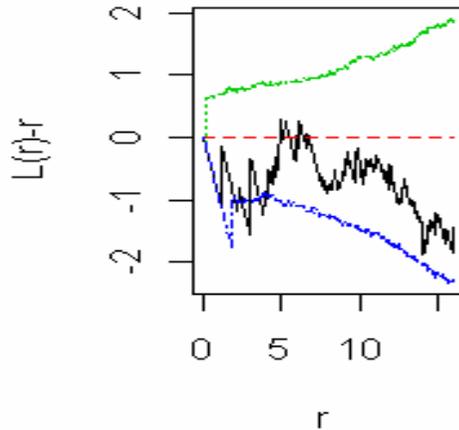
expr.2 fois exact

Spatial_Faux.txt



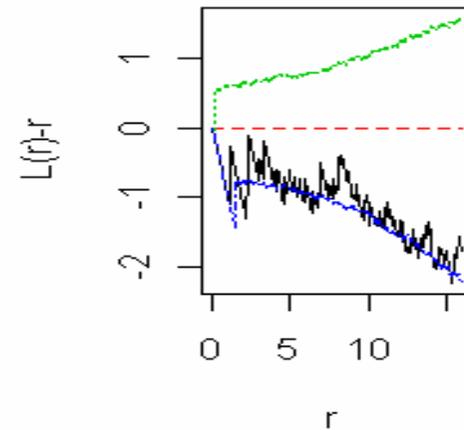
expr. 3 fois exact

Spatial_Faux.txt



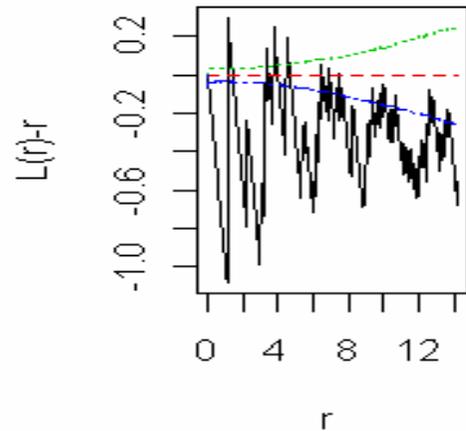
expr.4 fois exact

Spatial_Faux.txt



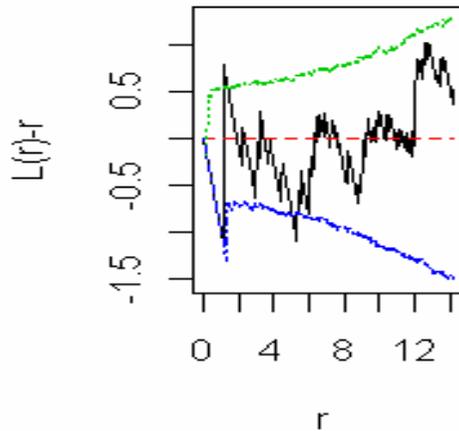
expr.5 fois exact

Spatial_Duporge.txt



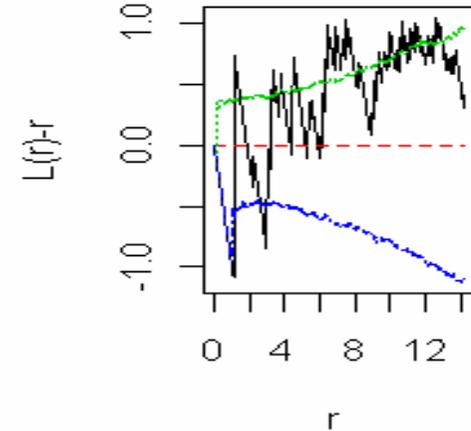
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Duporge.txt



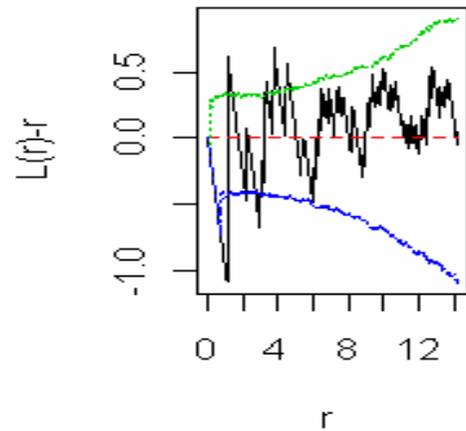
expr 1 fois exact.

Spatial_Duporge.txt



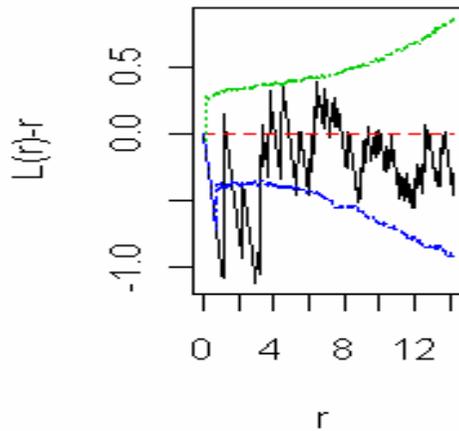
expr.2 fois exact

Spatial_Duporge.txt



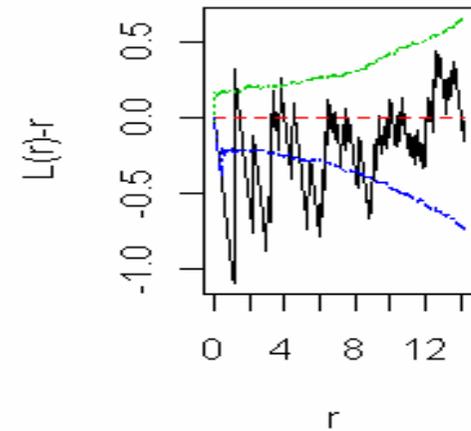
expr. 3 fois exact

Spatial_Duporge.txt



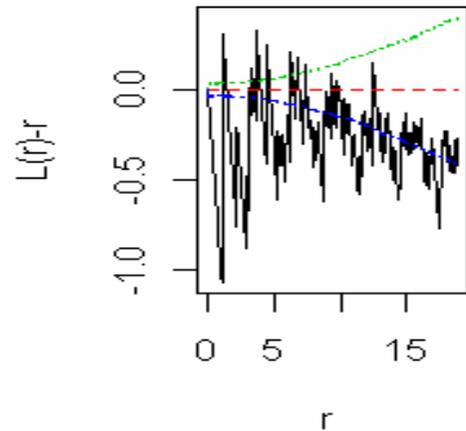
expr.4 fois exact

Spatial_Duporge.txt



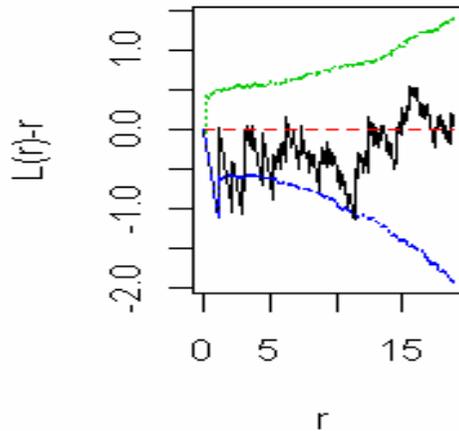
expr.5 fois exact

Spatial_Chollet.txt



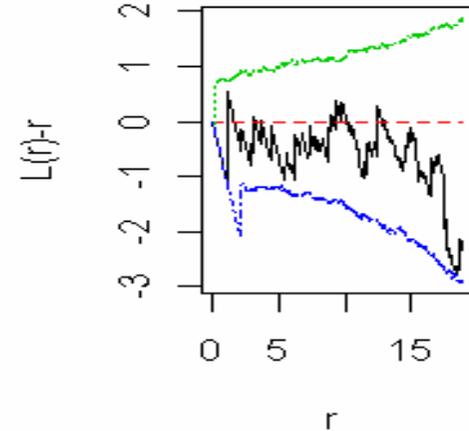
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Chollet.txt



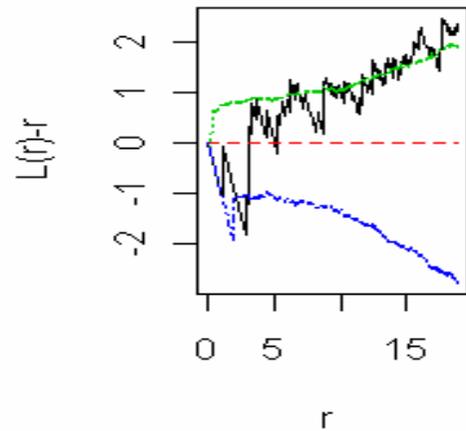
expr 1 fois exact.

Spatial_Chollet.txt



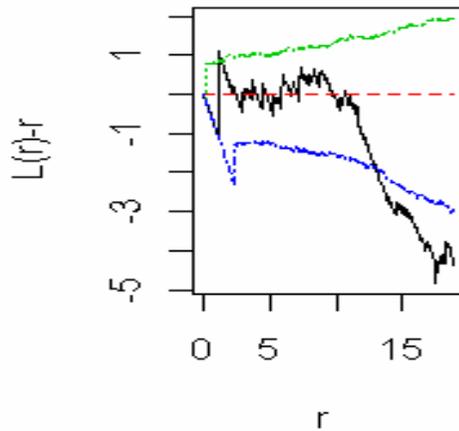
expr.2 fois exact

Spatial_Chollet.txt



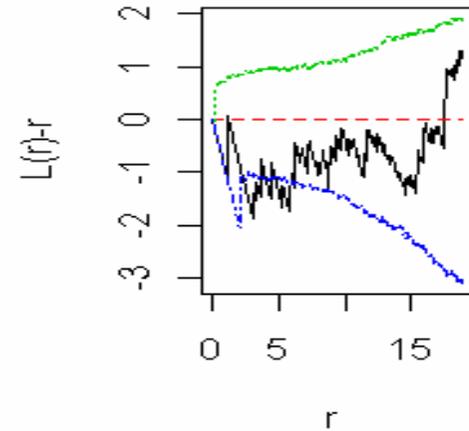
expr. 3 fois exact

Spatial_Chollet.txt



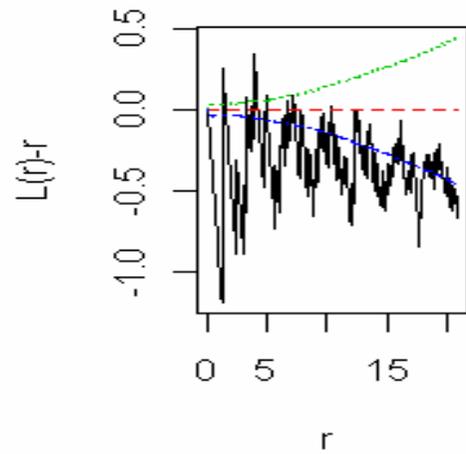
expr.4 fois exact

Spatial_Chollet.txt



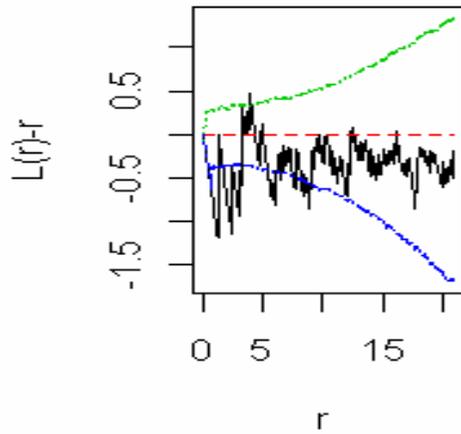
expr.5 fois exact

Spatial_Avril.txt



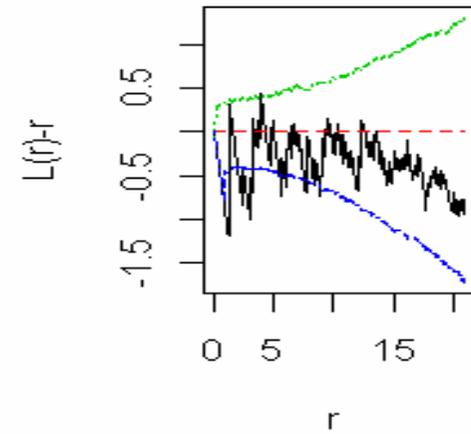
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Avril.txt



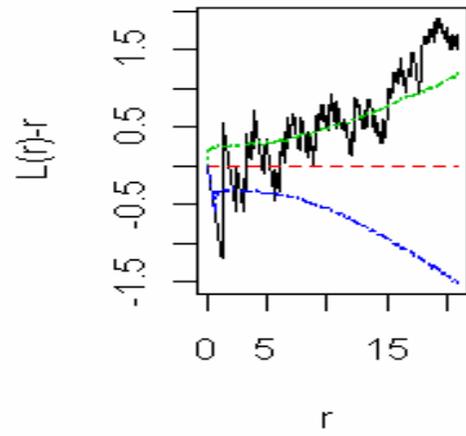
expr 1 fois exact.

Spatial_Avril.txt



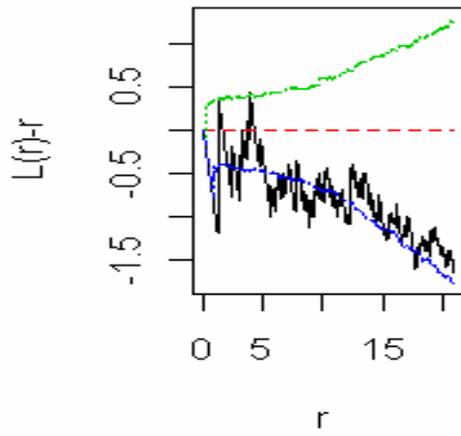
expr.2 fois exact

Spatial_Avril.txt



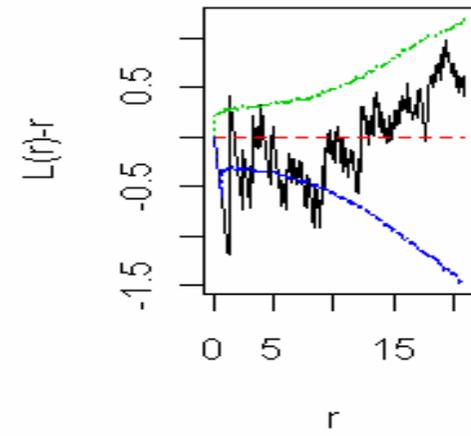
expr. 3 fois exact

Spatial_Avril.txt



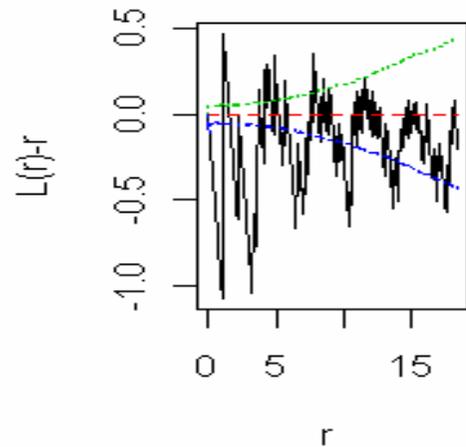
expr.4 fois exact

Spatial_Avril.txt



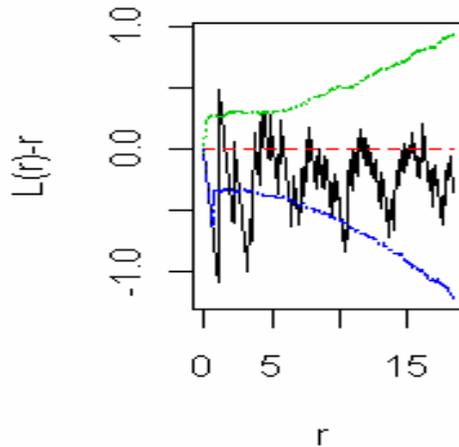
expr.5 fois exact

Spatial_Canère.txt



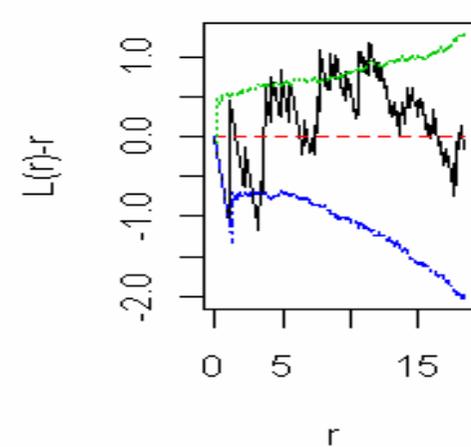
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Canère.txt



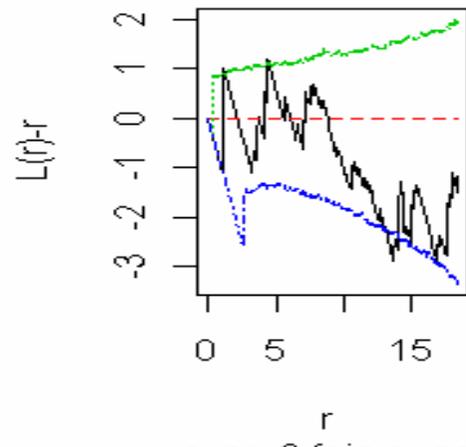
expr 1 fois exact.

Spatial_Canère.txt



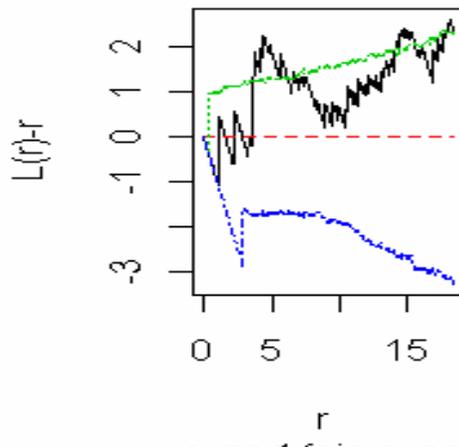
expr.2 fois exact

Spatial_Canère.txt



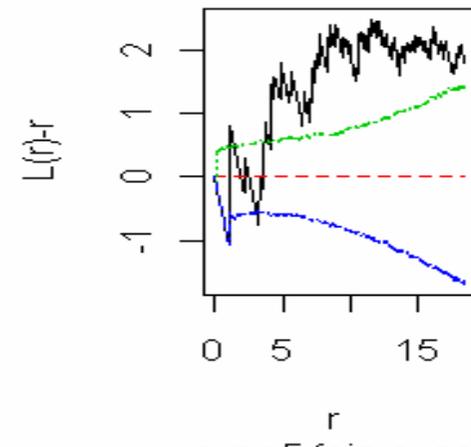
expr. 3 fois exact

Spatial_Canère.txt



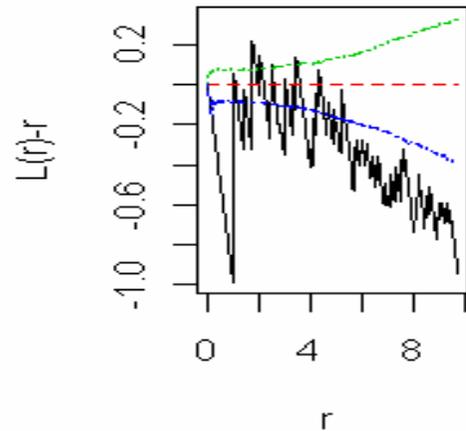
expr.4 fois exact

Spatial_Canère.txt



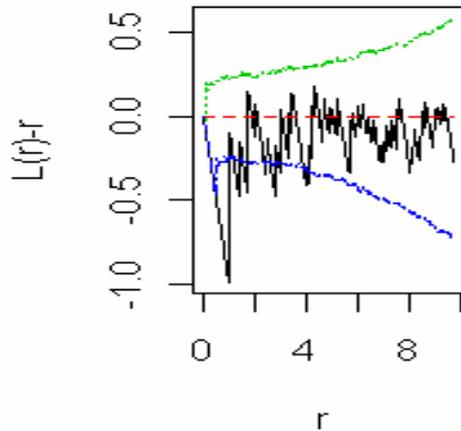
expr.5 fois exact

Spatial_Carb.txt



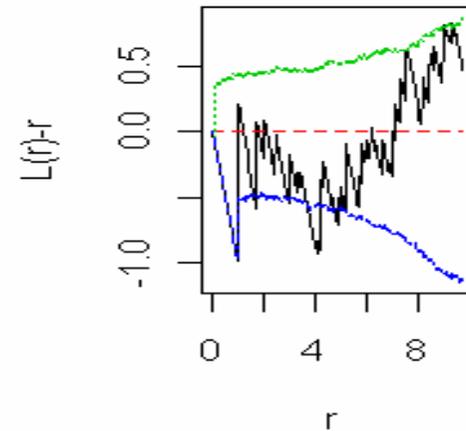
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Carb.txt



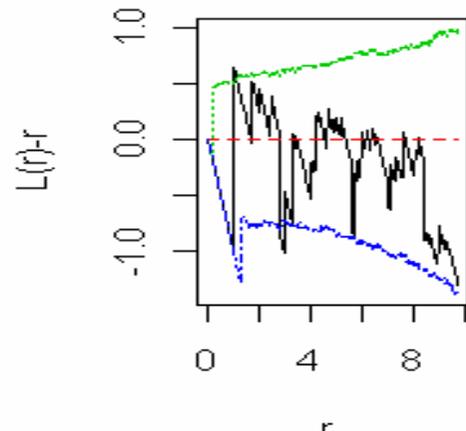
expr 1 fois exact.

Spatial_Carb.txt



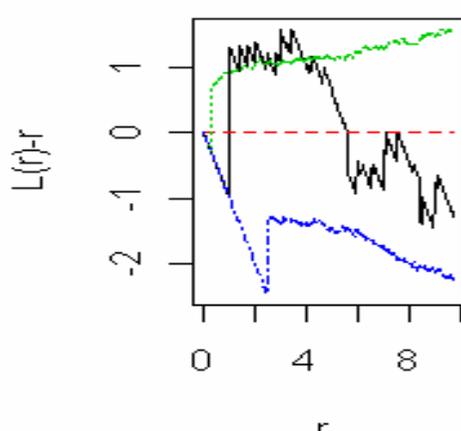
expr.2 fois exact

Spatial_Carb.txt



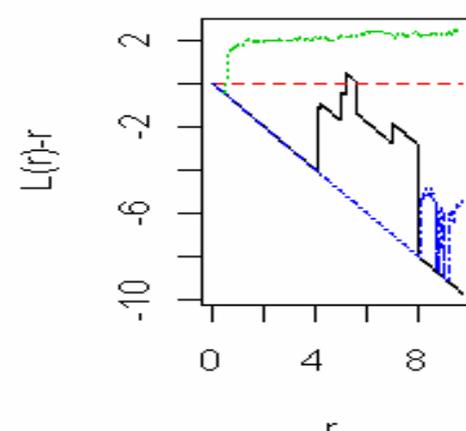
expr. 3 fois exact

Spatial_Carb.txt



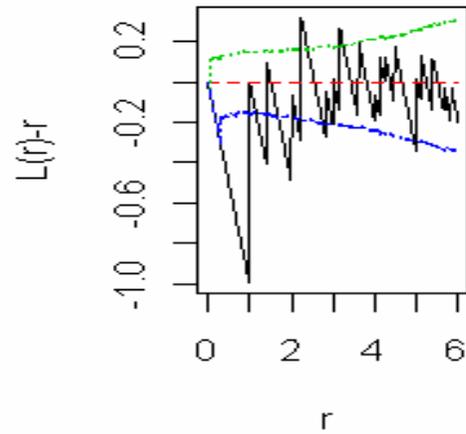
expr.4 fois exact

Spatial_Carb.txt



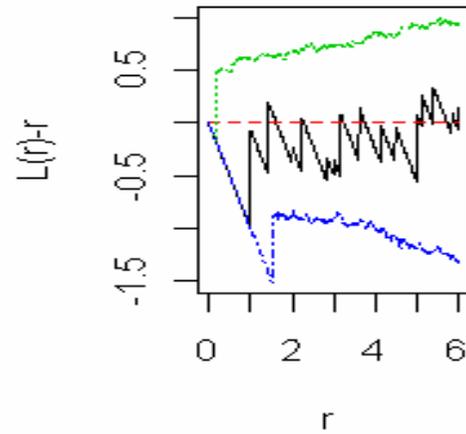
expr.5 fois exact

Spatial_Che1R.txt



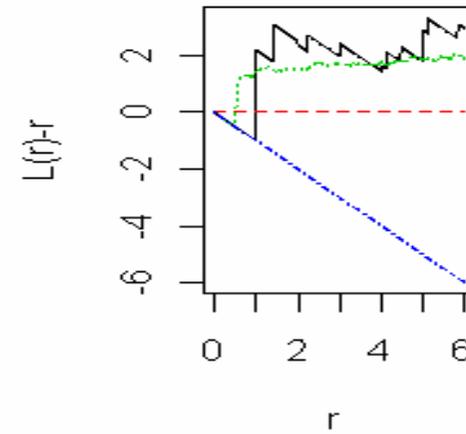
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Che1R.txt



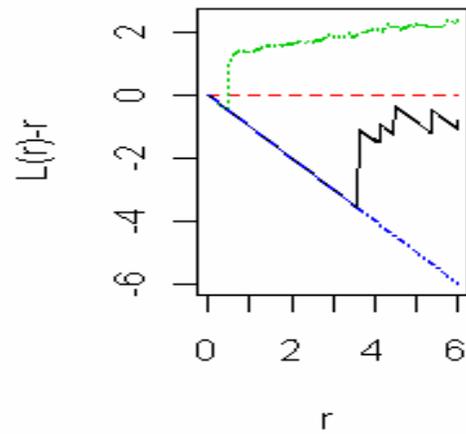
expr 1 fois exact.

Spatial_Che1R.txt



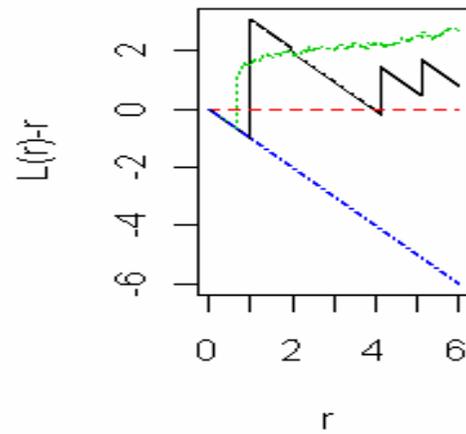
expr.2 fois exact

Spatial_Che1R.txt



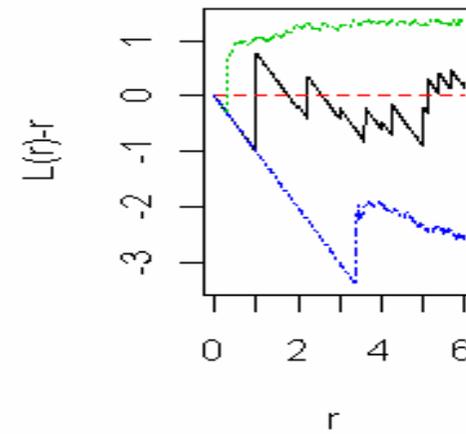
expr. 3 fois exact

Spatial_Che1R.txt



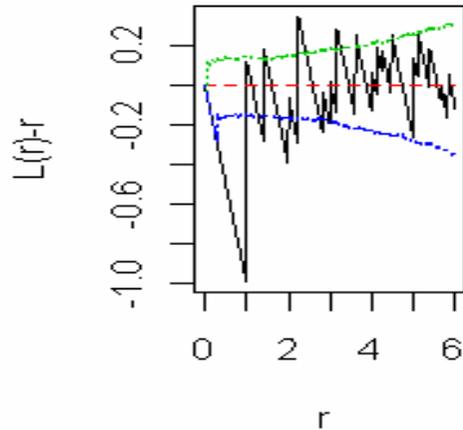
expr.4 fois exact

Spatial_Che1R.txt



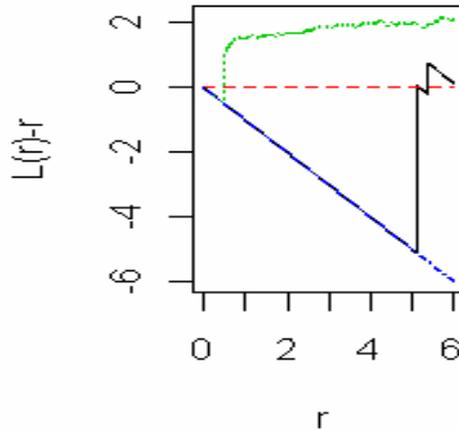
expr.5 fois exact

Spatial_Che2.txt



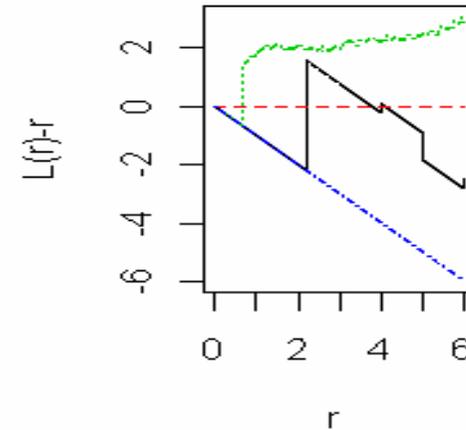
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Che2.txt



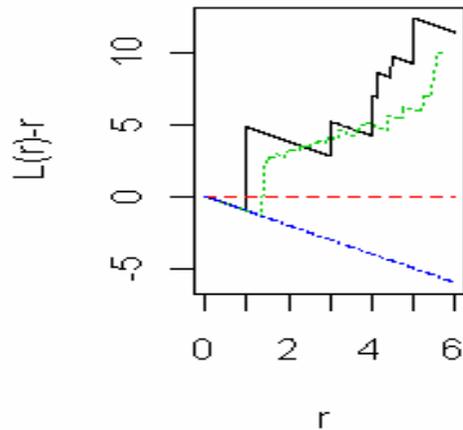
expr 1 fois exact.

Spatial_Che2.txt



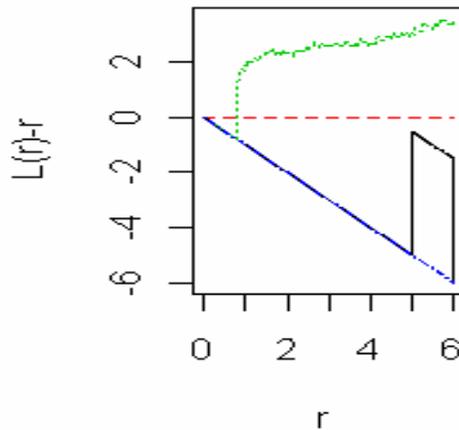
expr.2 fois exact

Spatial_Che2.txt



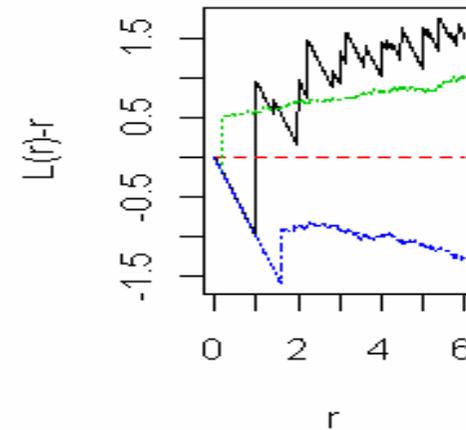
expr. 3 fois exact

Spatial_Che2.txt



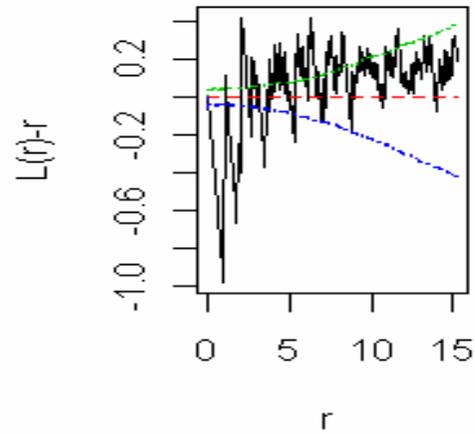
expr.4 fois exact

Spatial_Che2.txt



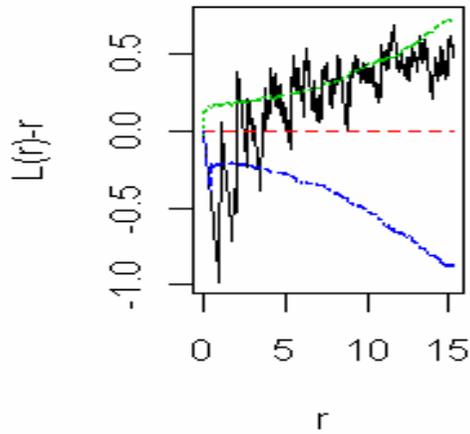
expr.5 fois exact

Spatial_GdBos.txt



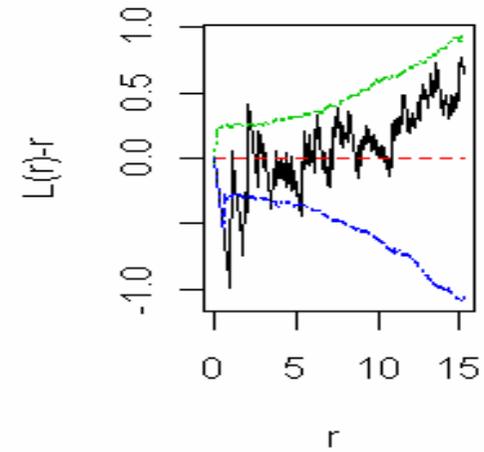
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_GdBos.txt



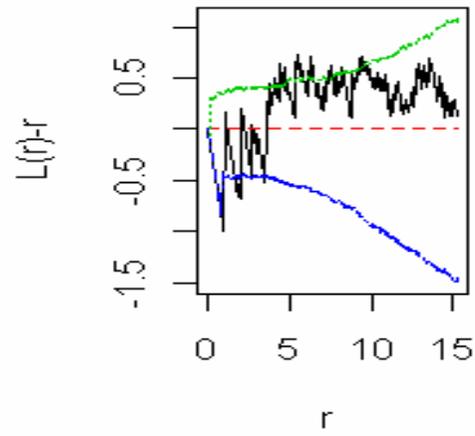
expr 1 fois exact.

Spatial_GdBos.txt



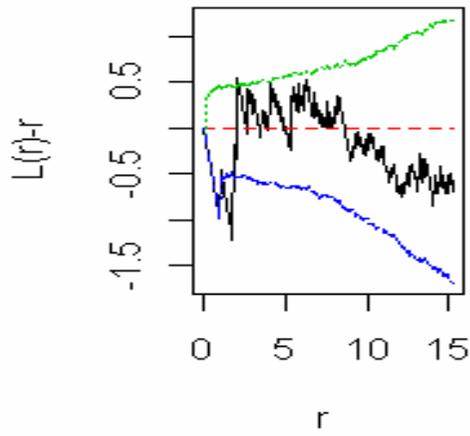
expr.2 fois exact

Spatial_GdBos.txt



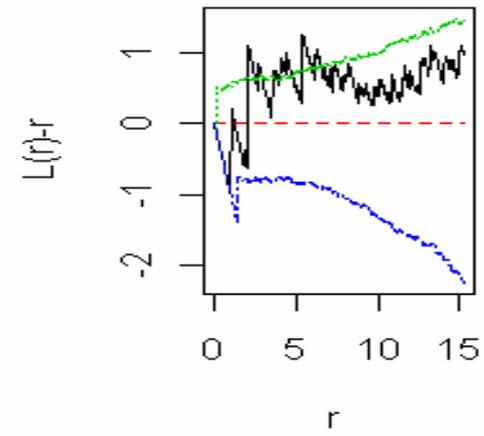
expr. 3 fois exact

Spatial_GdBos.txt



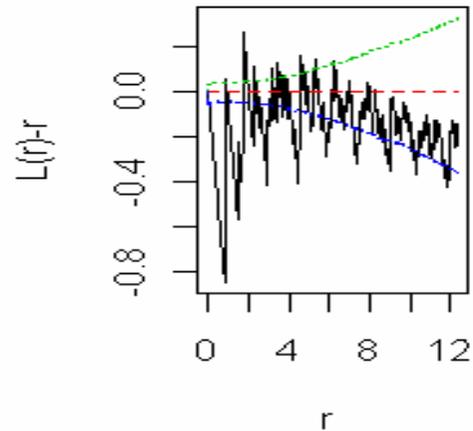
expr.4 fois exact

Spatial_GdBos.txt



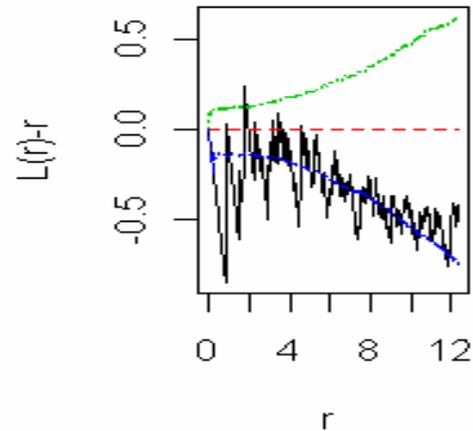
expr.5 fois exact

Spatial_PapeC.txt



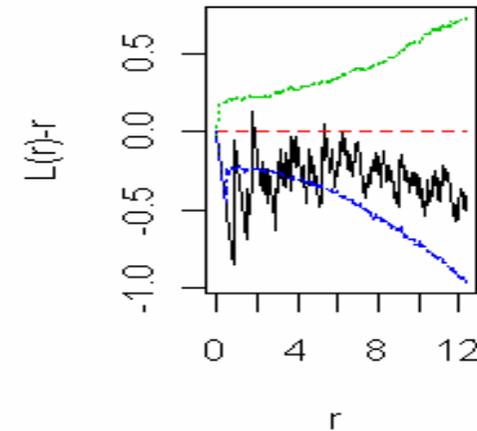
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_PapeC.txt



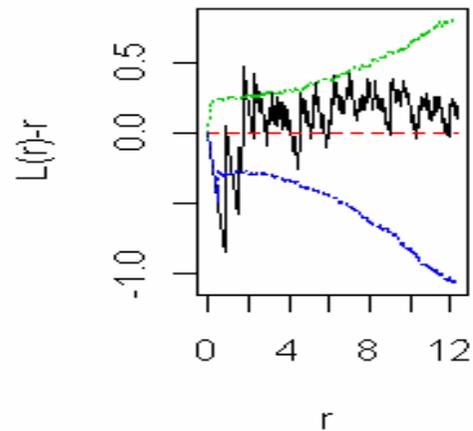
expr 1 fois exact.

Spatial_PapeC.txt



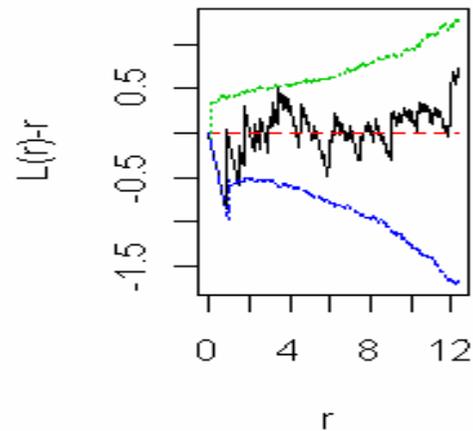
expr.2 fois exact

Spatial_PapeC.txt



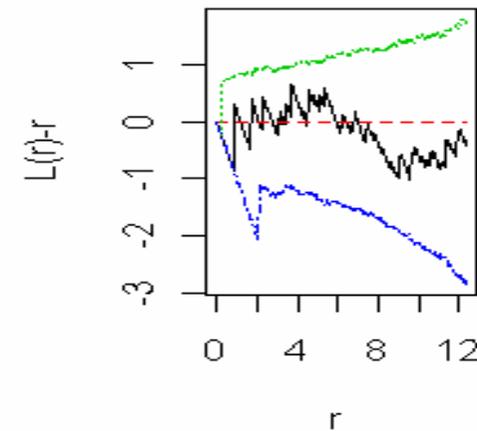
expr. 3 fois exact

Spatial_PapeC.txt



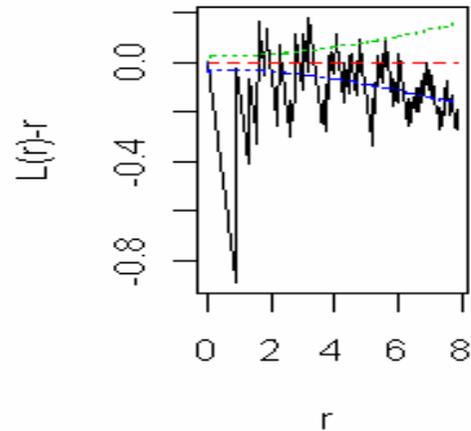
expr.4 fois exact

Spatial_PapeC.txt



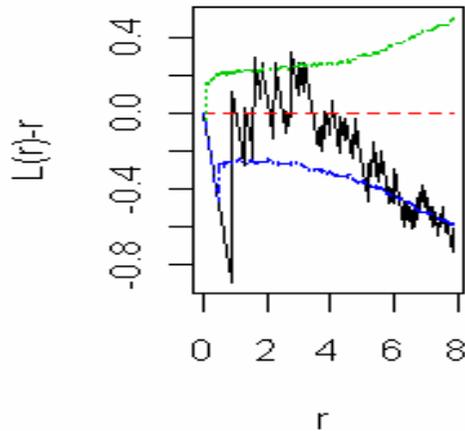
expr.5 fois exact

Spatial_Roch.txt



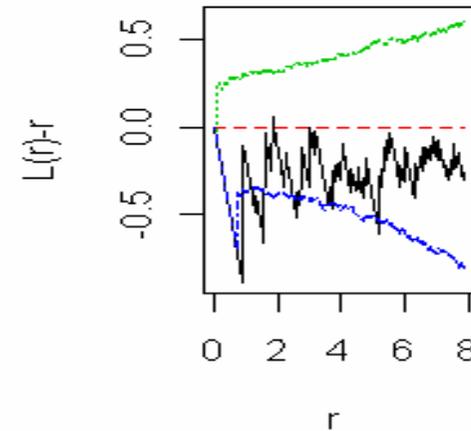
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Roch.txt



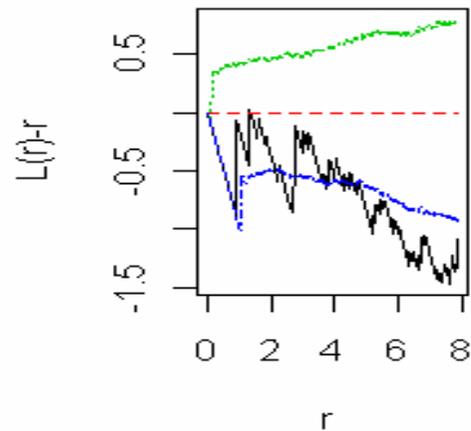
expr 1 fois exact.

Spatial_Roch.txt



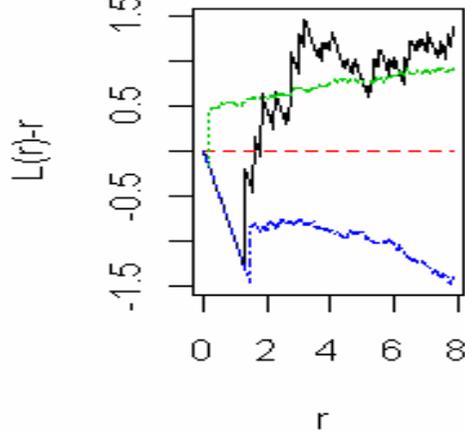
expr.2 fois exact

Spatial_Roch.txt



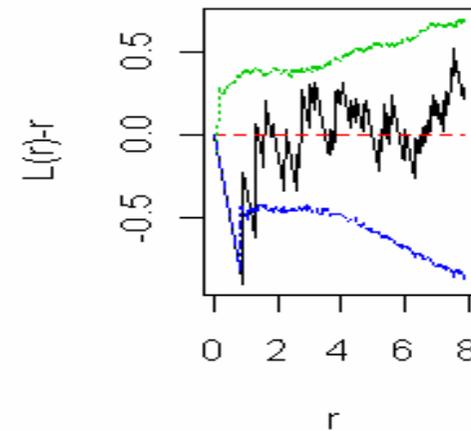
expr. 3 fois exact

Spatial_Roch.txt



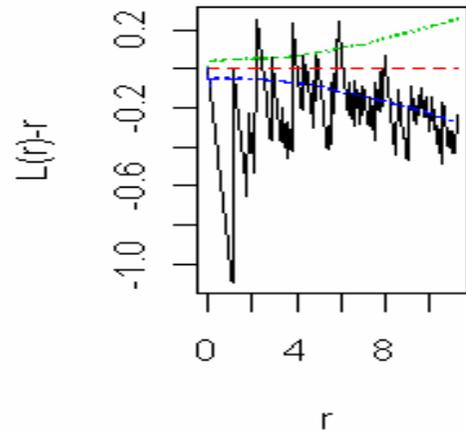
expr.4 fois exact

Spatial_Roch.txt



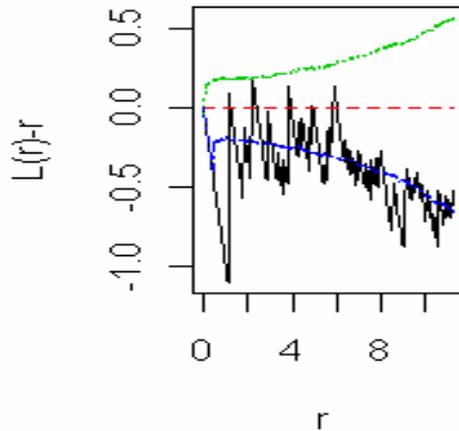
expr.5 fois exact

Spatial_VxGaub.txt



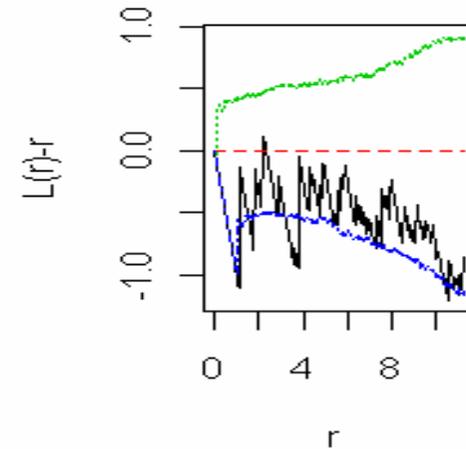
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_VxGaub.txt



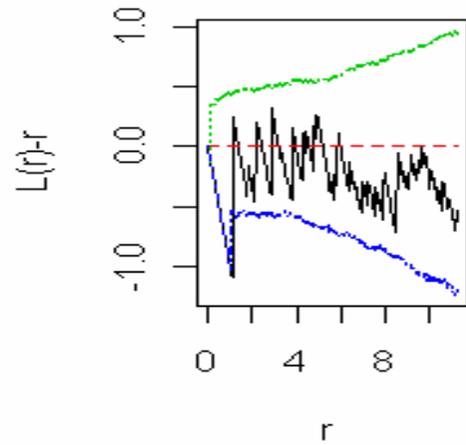
expr 1 fois exact.

Spatial_VxGaub.txt



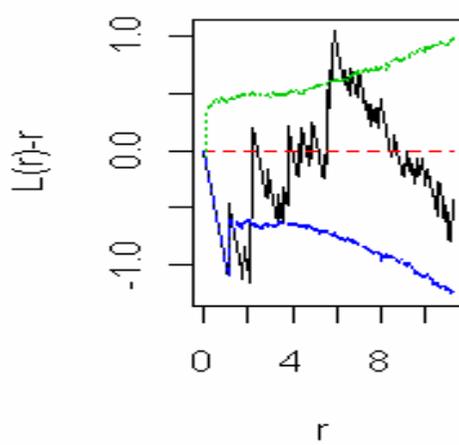
expr.2 fois exact

Spatial_VxGaub.txt



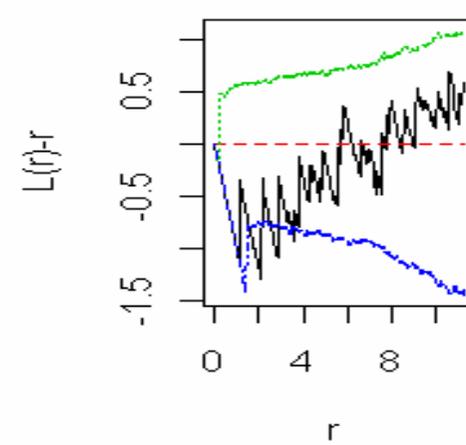
expr. 3 fois exact

Spatial_VxGaub.txt



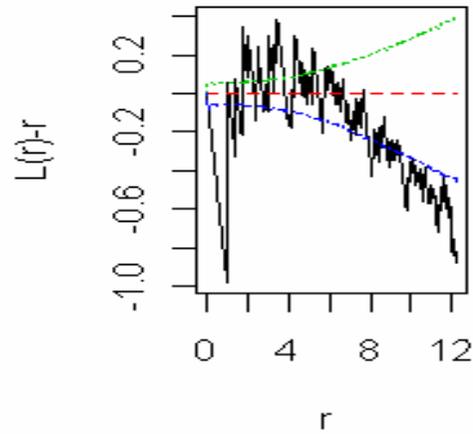
expr.4 fois exact

Spatial_VxGaub.txt



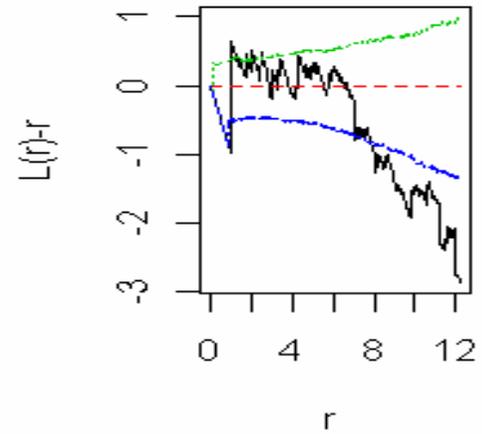
expr.5 fois exact

Spatial_Seg.txt



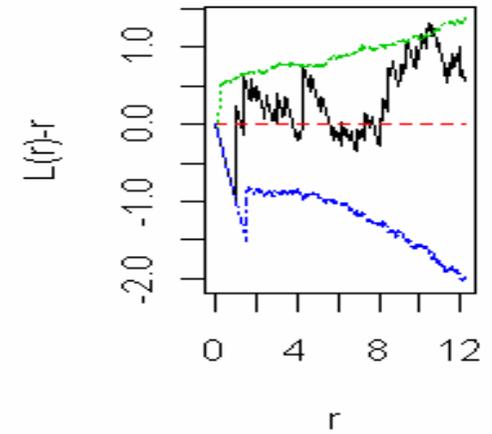
expr. au mois 1 fois ou historic

Spatial_Seg.txt



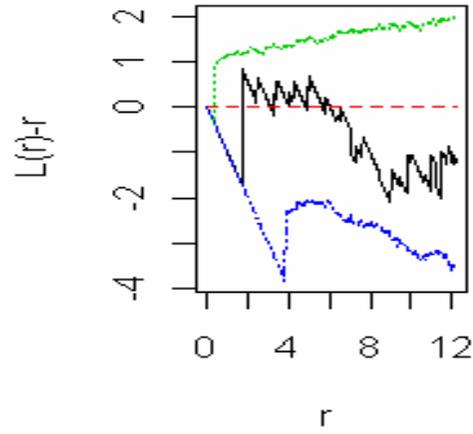
expr 1 fois exact.

Spatial_Seg.txt



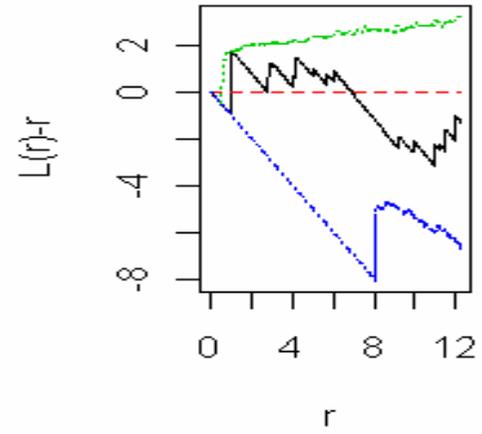
expr.2 fois exact

Spatial_Seg.txt



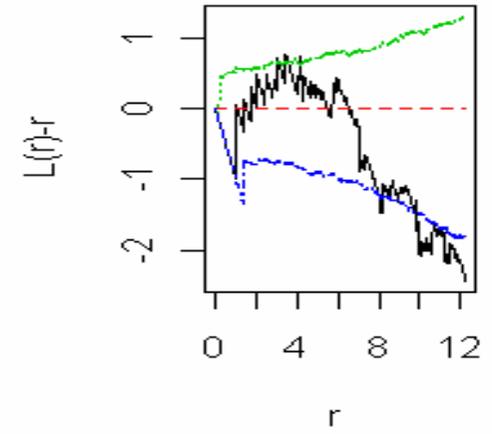
expr. 3 fois exact

Spatial_Seg.txt



expr.4 fois exact

Spatial_Seg.txt

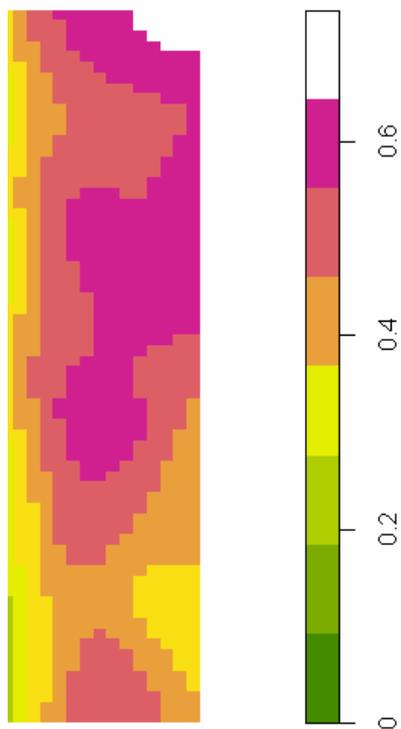


expr.5 fois exact

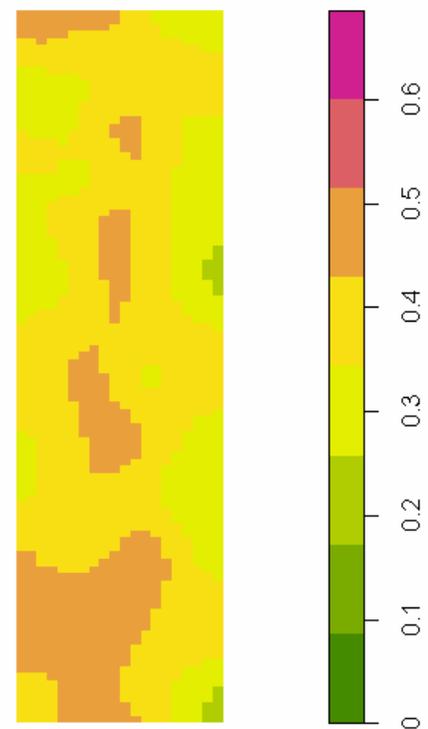
Annexe VI :

Cartes de densité de la population NbaSup1 pour chaque parcelle

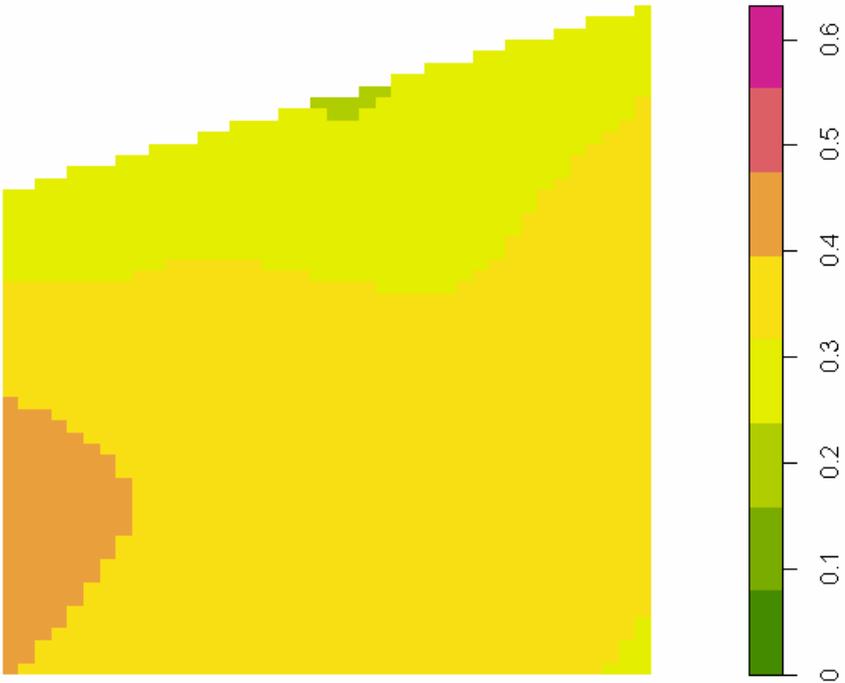
Parcelle: Pontac



Parcelle: Maucamps



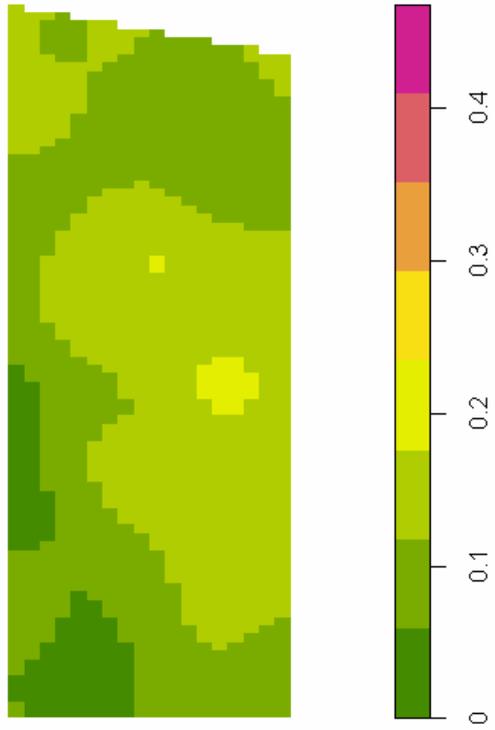
Parcelle: DurfH



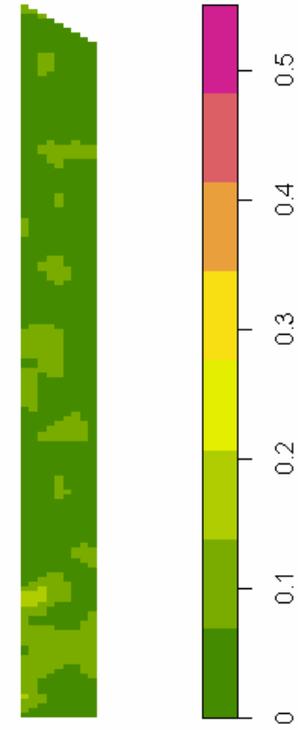
Parcelle: DurfB



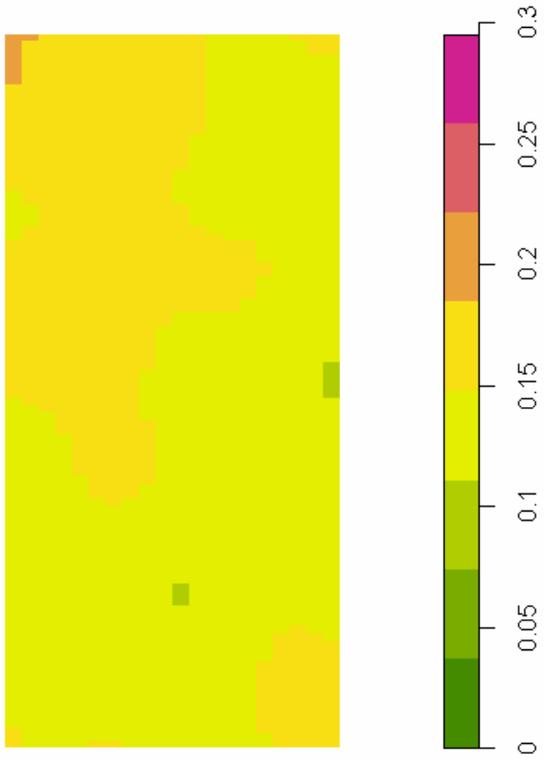
Parcelle: ValStPhil



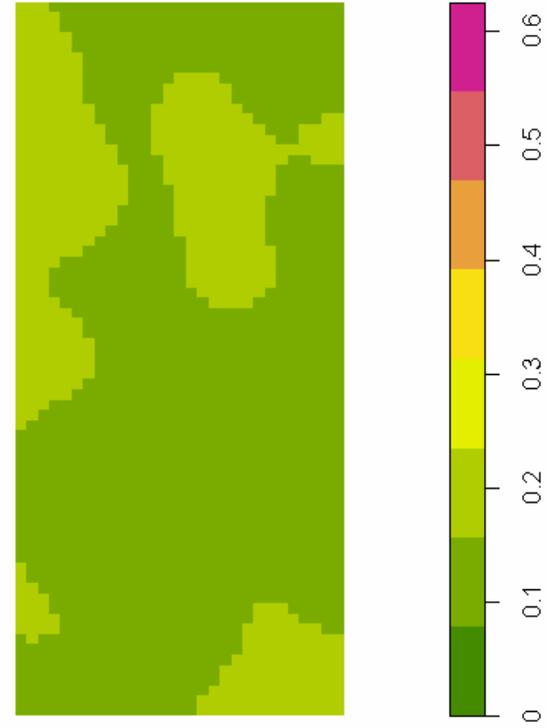
Parcelle: ValCapit



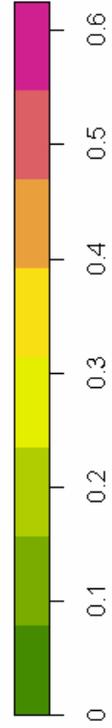
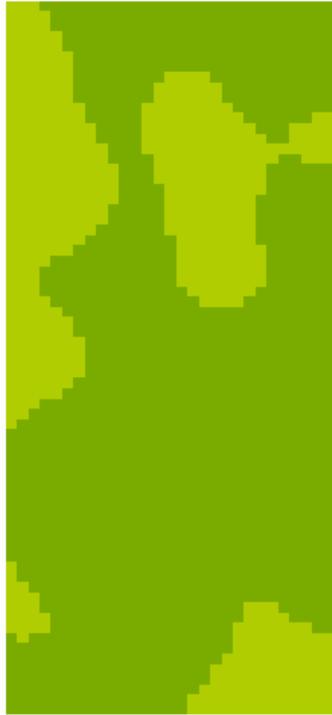
Parcelle: Person



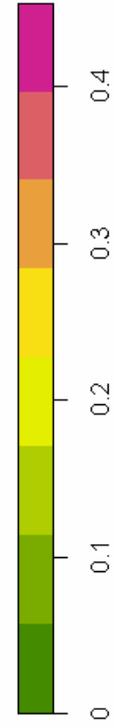
Parcelle: Fig9Jx



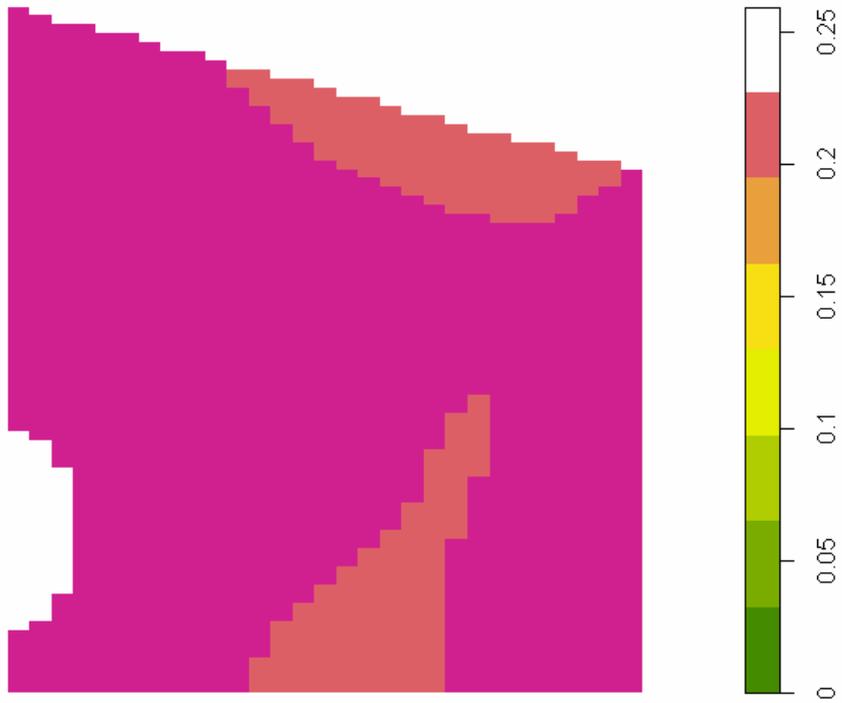
Parcelle: Fig9Jx



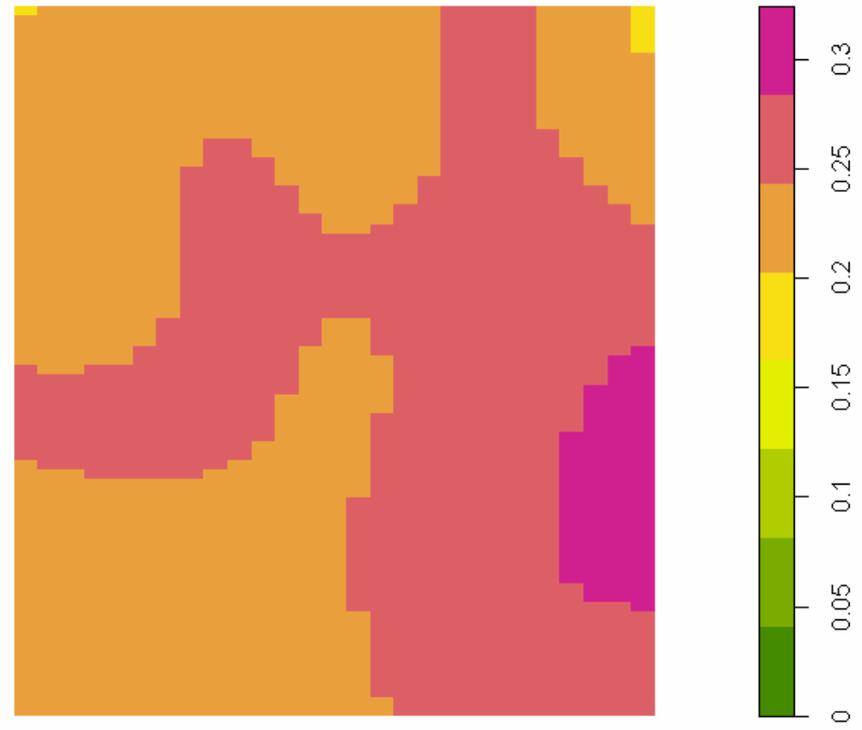
Parcelle: Faux



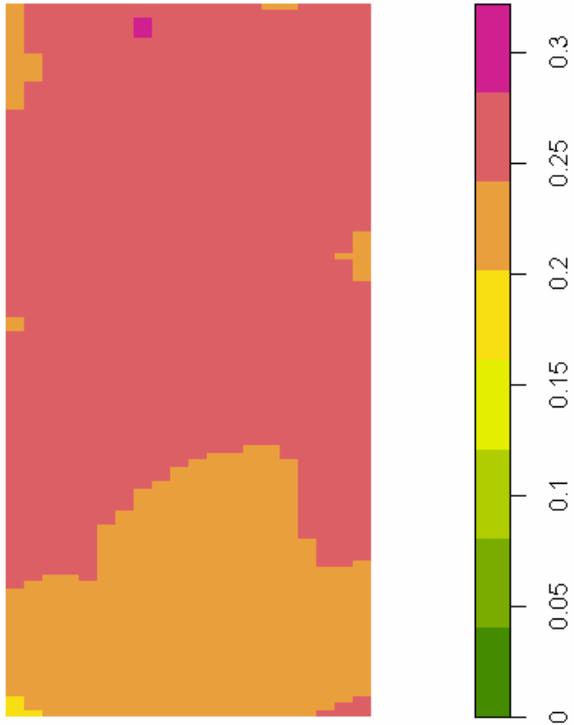
Parcelle: Avril



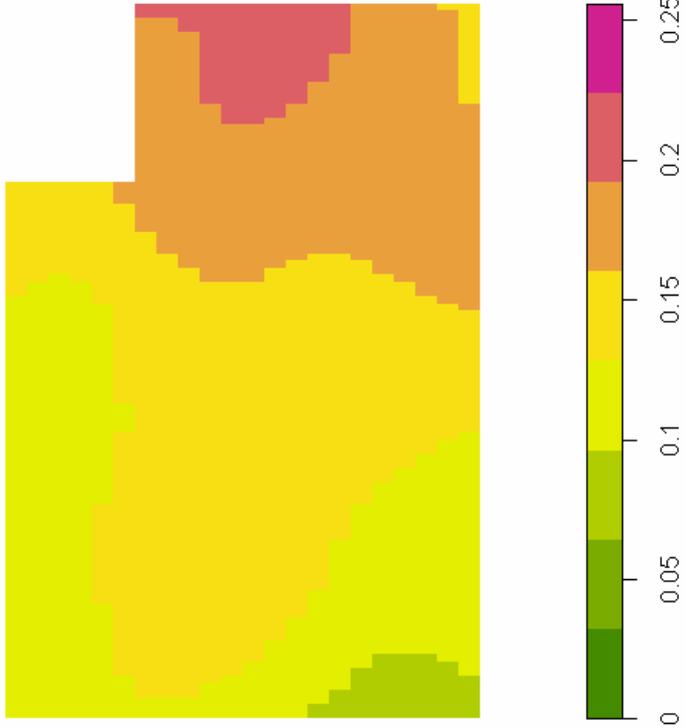
Parcelle: Chollet



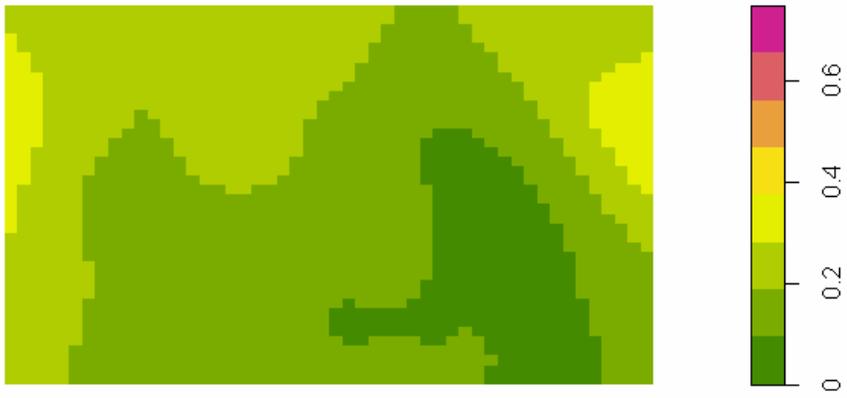
Parcelle: Duporge



Parcelle: Canère



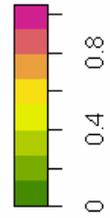
Parcelle: Carb



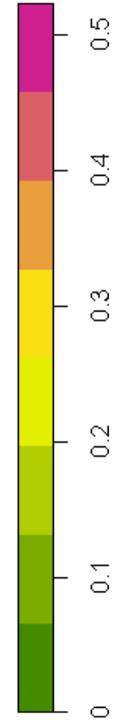
Parcelle: Che1R



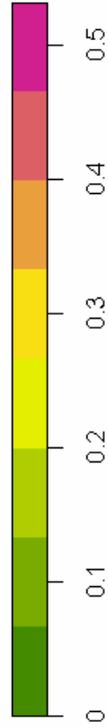
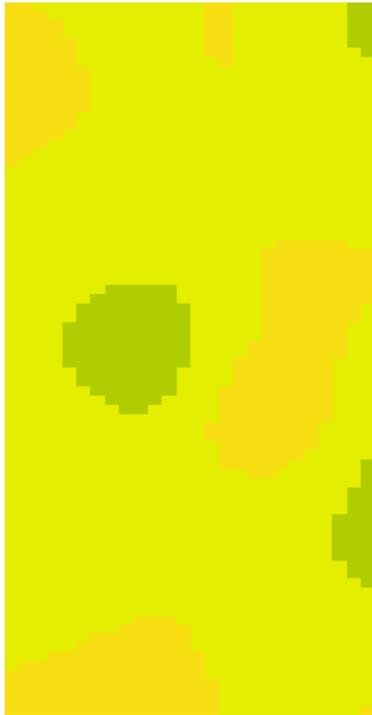
Parcelle: Che2



Parcelle: GdBos



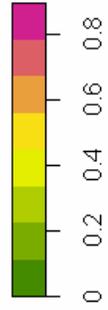
Parcelle: VxGaub



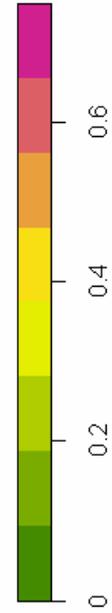
Parcelle: PapeC



Parcelle: Roch

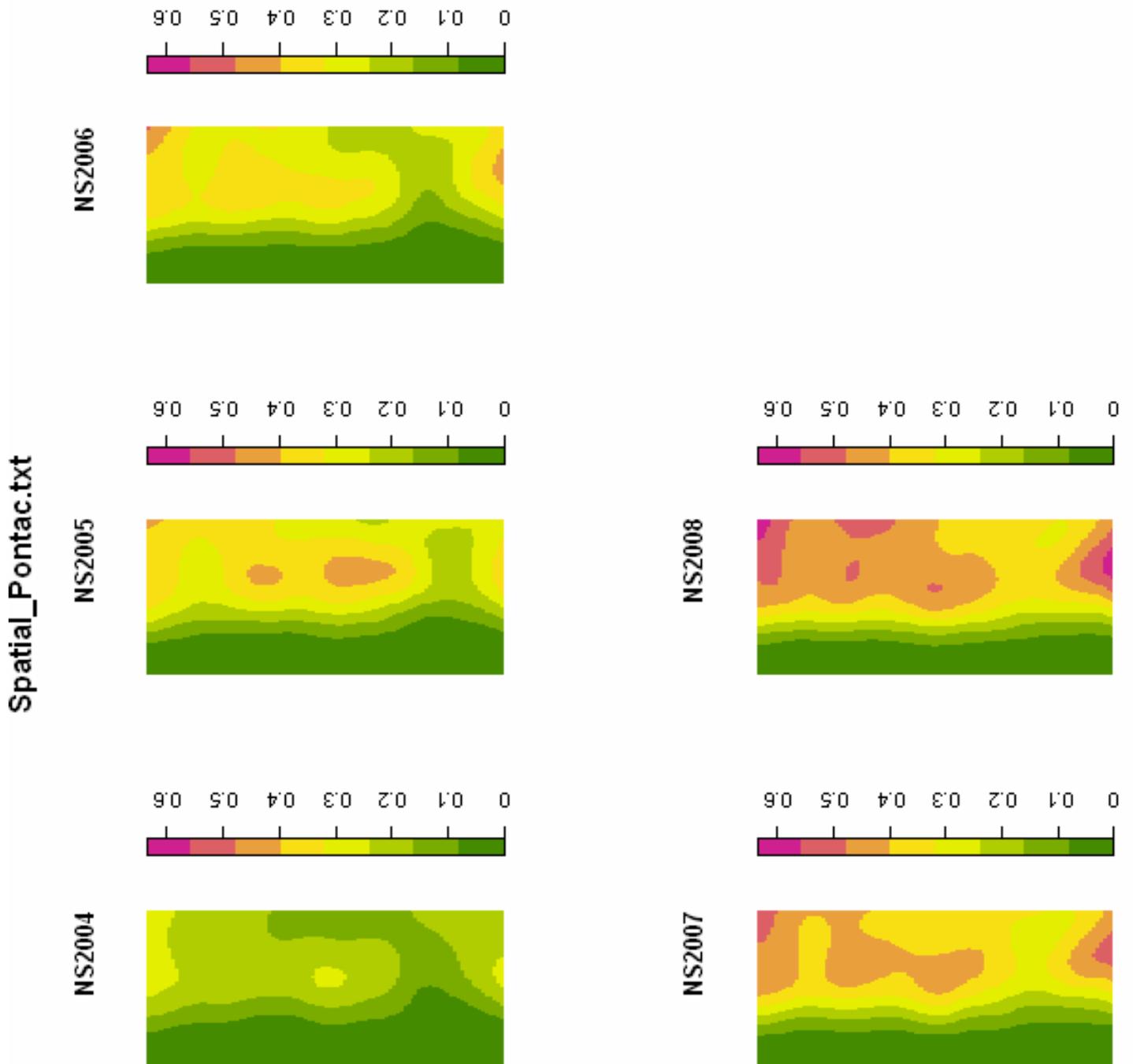


Parcelle: Seg



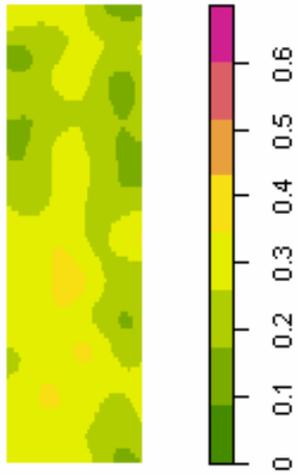
Annexe VII

Cartes de densité de la population de ceps exprimant ou historiques, de 2004 à 2008

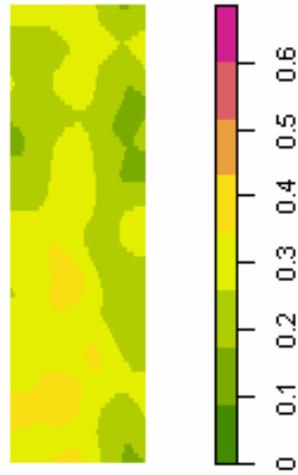


Spatial_Maucamps.txt

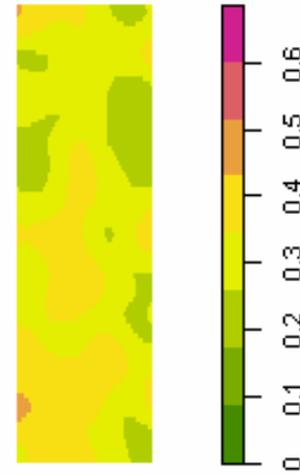
NS2004



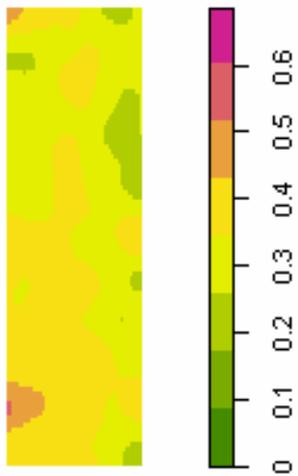
NS2005



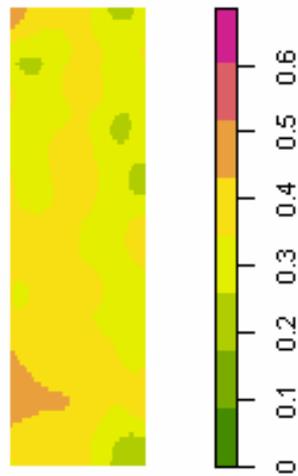
NS2006



NS2007

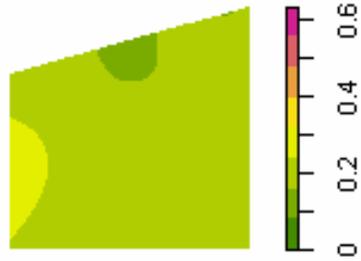


NS2008

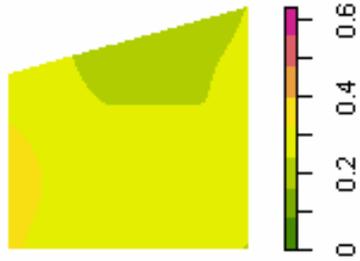


Spatial_DurfH.txt

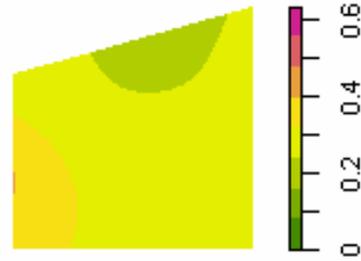
NS2004



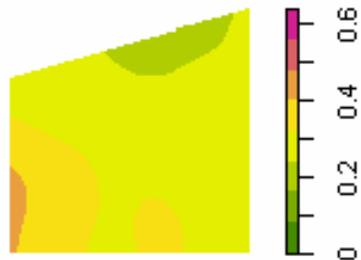
NS2005



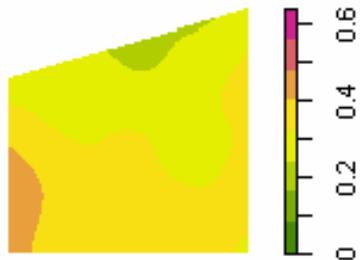
NS2006



NS2007



NS2008



Spatial_DurfB.txt

NS2004



NS2005



NS2006



NS2007

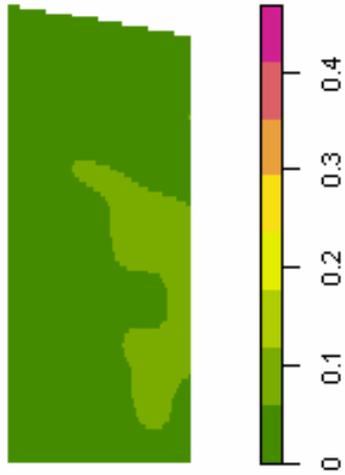


NS2008

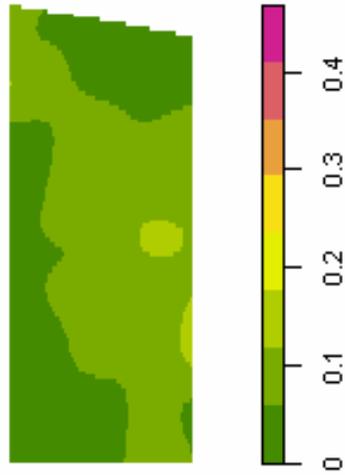


Spatial_ValStPhil.txt

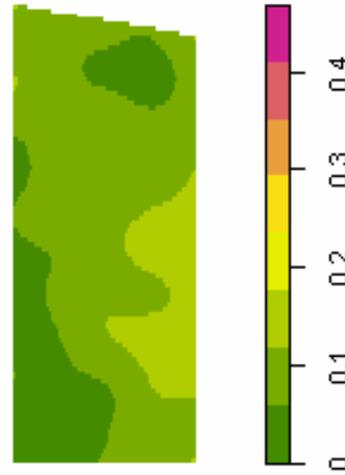
NS2004



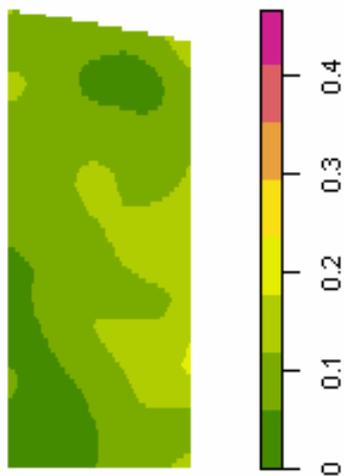
NS2005



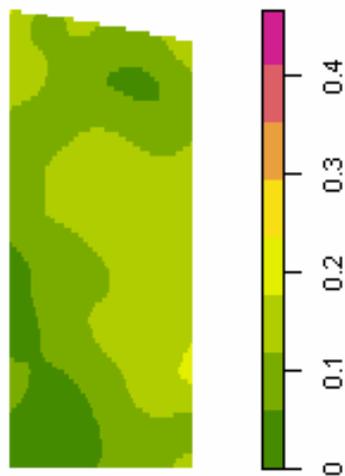
NS2006



NS2007

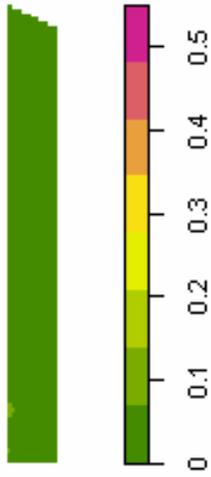


NS2008

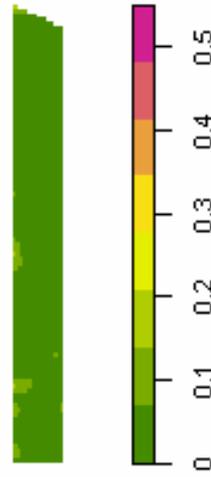


Spatial_ValCapit.txt

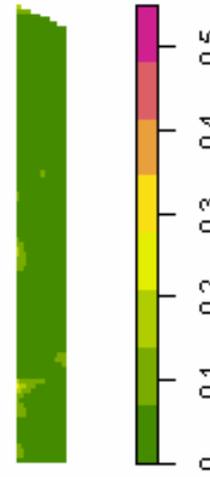
NS2004



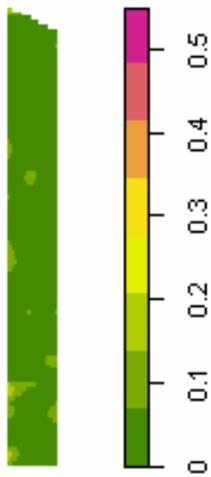
NS2005



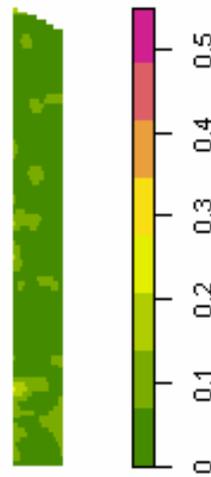
NS2006



NS2007

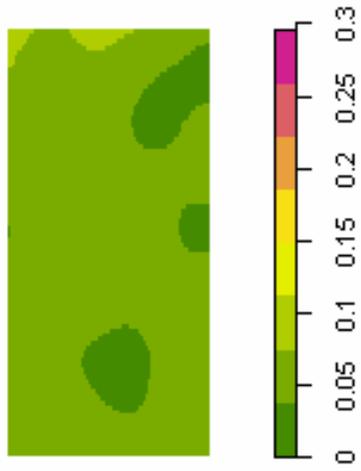


NS2008

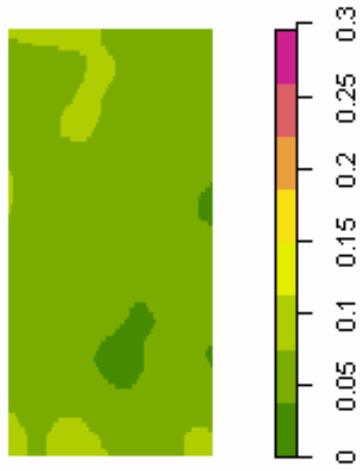


Spatial_Person.txt

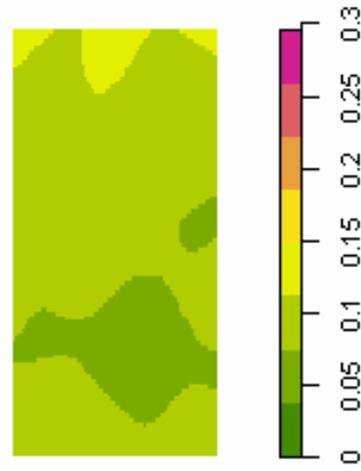
NS2004



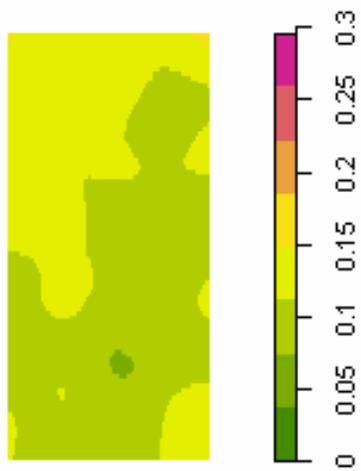
NS2005



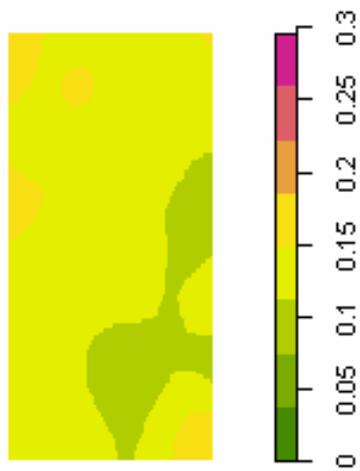
NS2006



NS2007

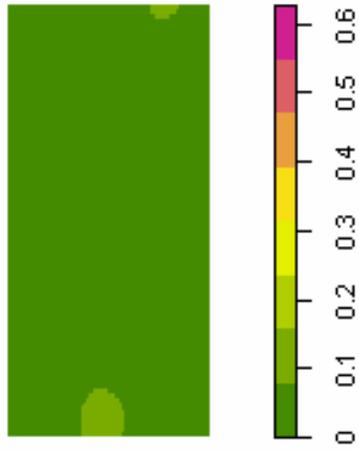


NS2008

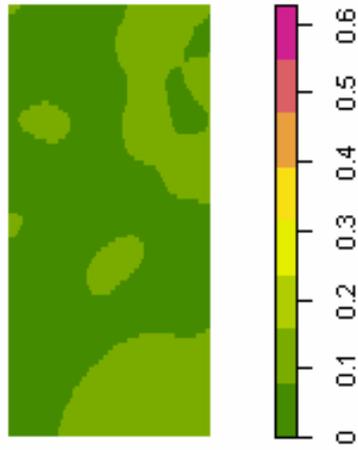


Spatial_FigRos.txt

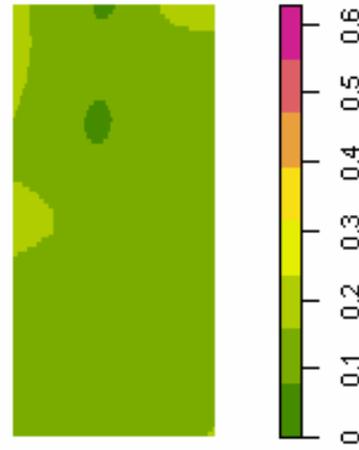
NS2004



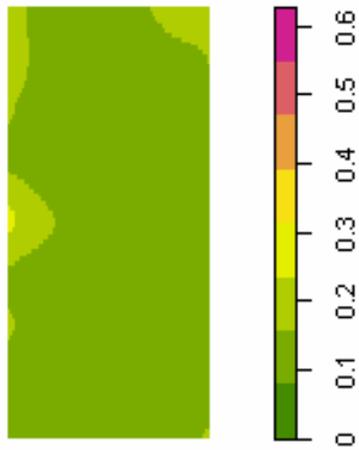
NS2005



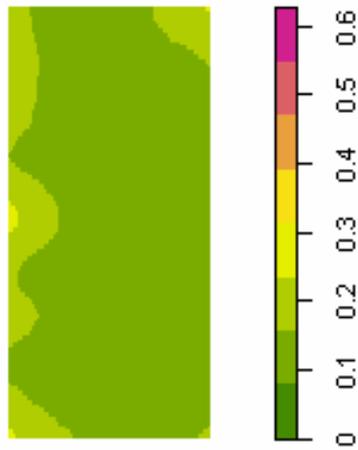
NS2006



NS2007

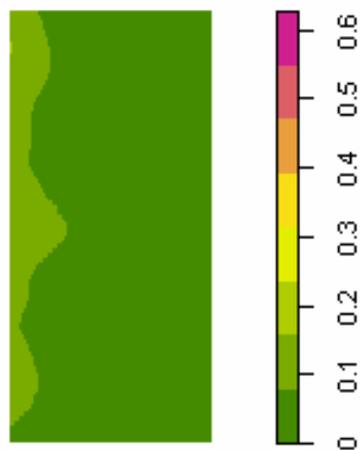


NS2008

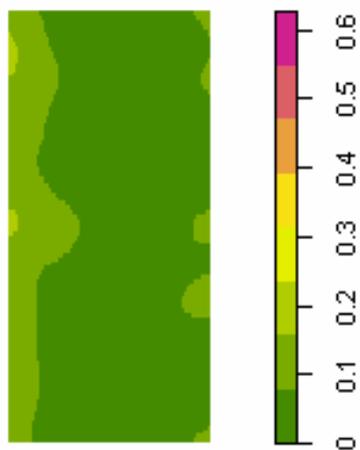


Spatial_Fig9Jx.txt

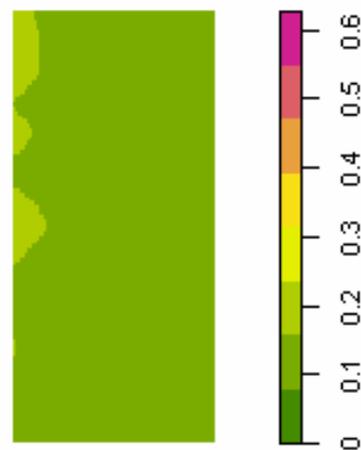
NS2004



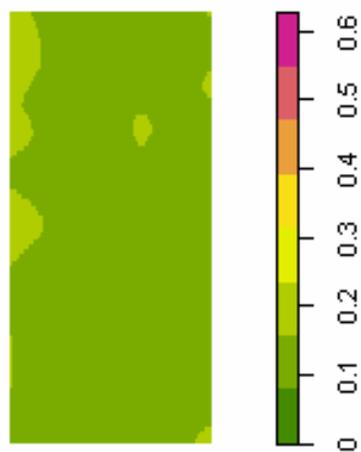
NS2005



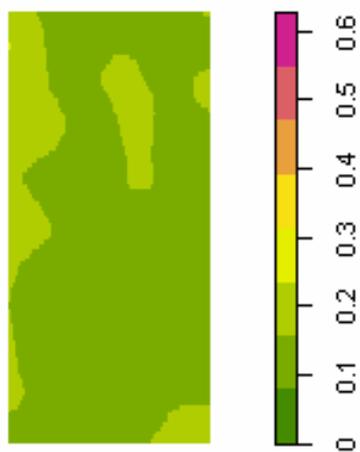
NS2006



NS2007

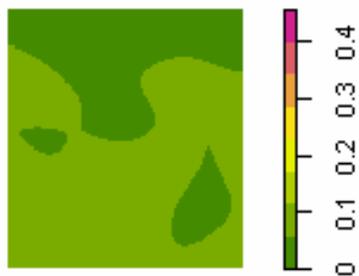


NS2008

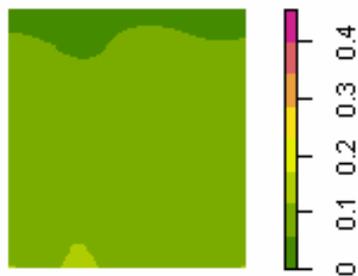


Spatial_Faux.txt

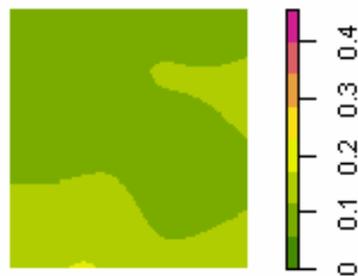
NS2004



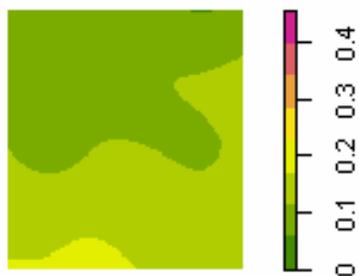
NS2005



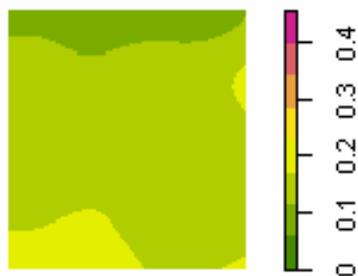
NS2006



NS2007

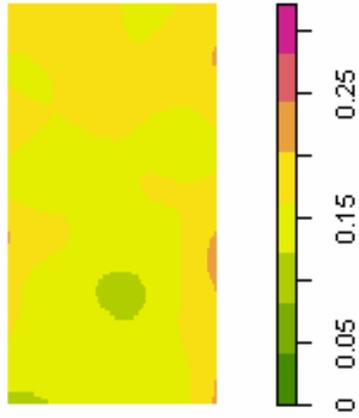


NS2008

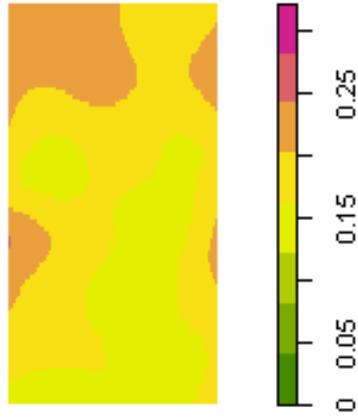


Spatial_Duporge.txt

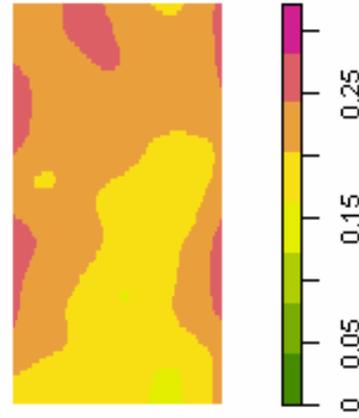
NS2004



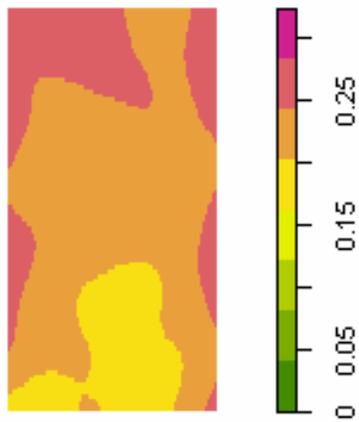
NS2005



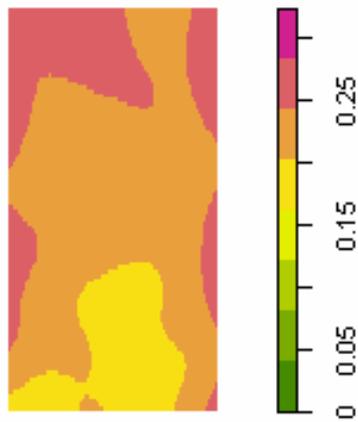
NS2006



NS2007

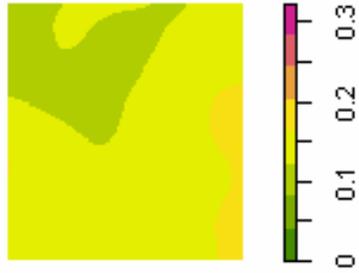


NS2008

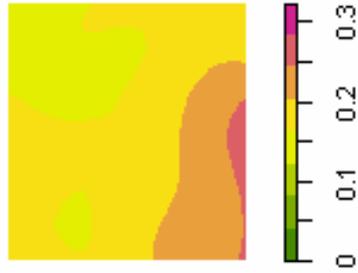


Spatial_Chollet.txt

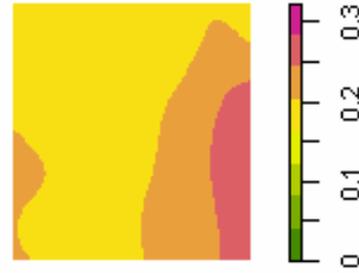
NS2004



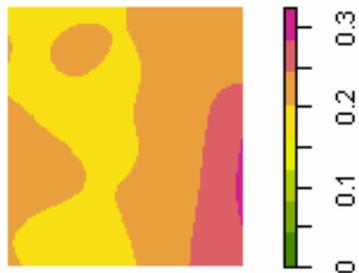
NS2005



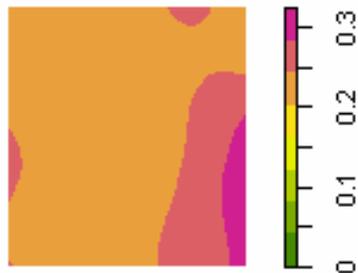
NS2006



NS2007

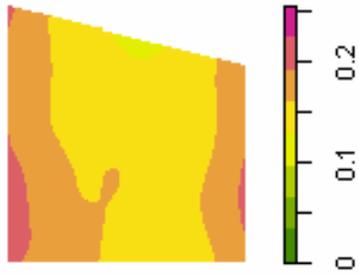


NS2008

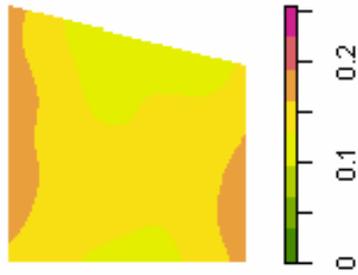


Spatial_Avril.txt

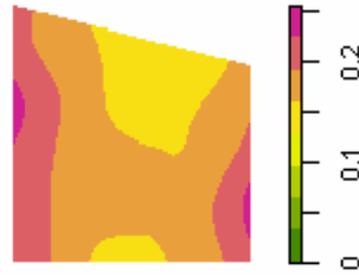
NS2004



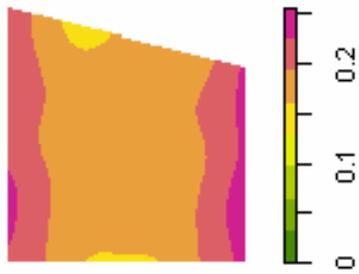
NS2005



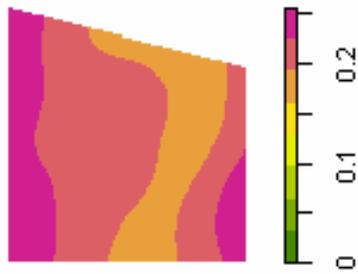
NS2006



NS2007

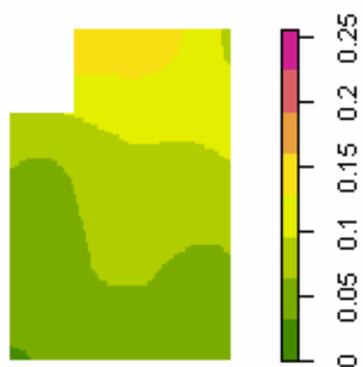


NS2008

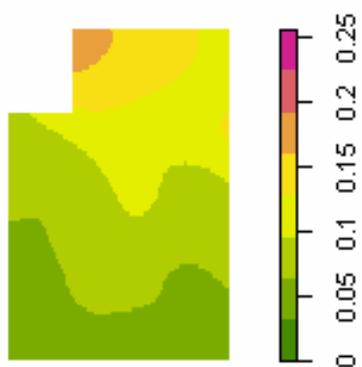


Spatial_Canère.txt

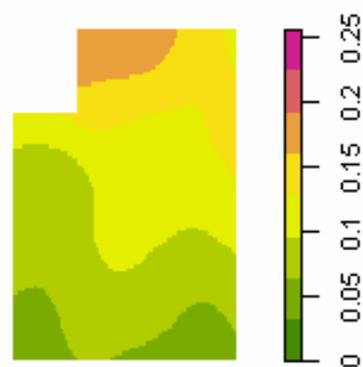
NS2004



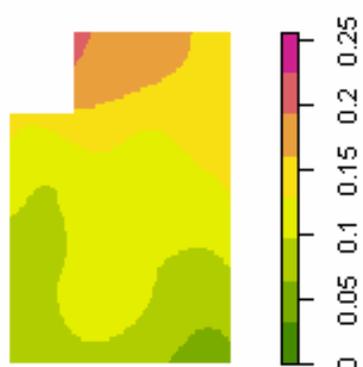
NS2005



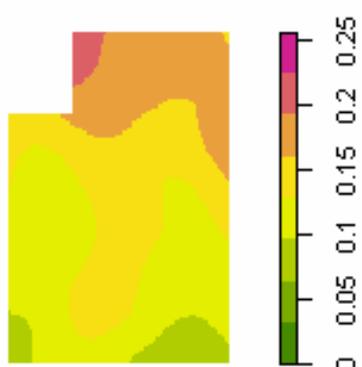
NS2006



NS2007



NS2008



Spatial_Carb.txt

NS2004



NS2005



NS2006



NS2007



NS2008



Spatial_Che1R.txt

NS2004



NS2005



NS2006



NS2007



NS2008



Spatial_Che2.txt

NS2004



NS2005



NS2006



NS2007

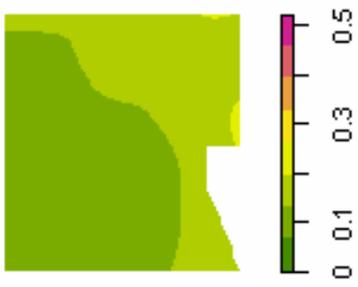


NS2008

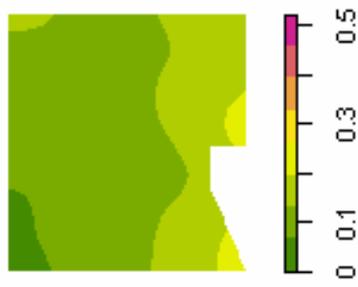


Spatial_GdBos.txt

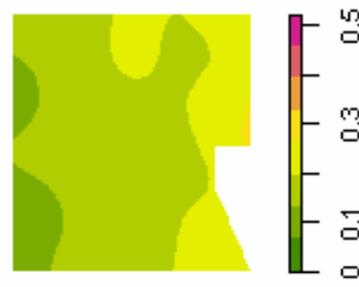
NS2004



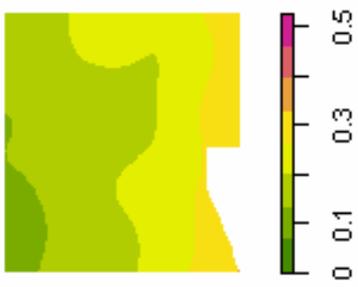
NS2005



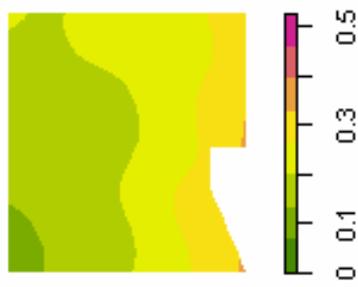
NS2006



NS2007

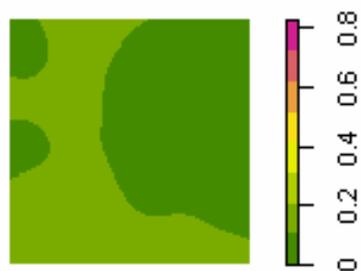


NS2008

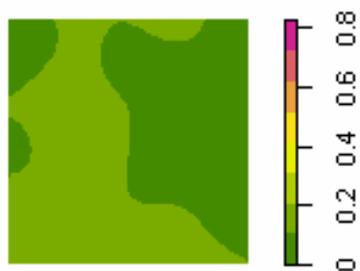


Spatial_PapeC.txt

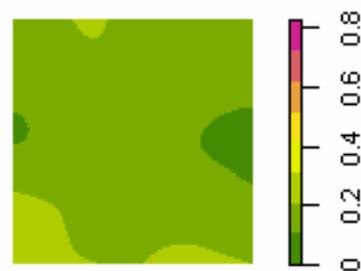
NS2004



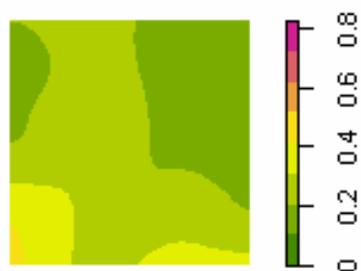
NS2005



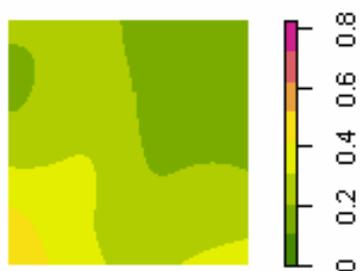
NS2006



NS2007



NS2008



Spatial_Roch.txt

NS2004



NS2005



NS2006



NS2007

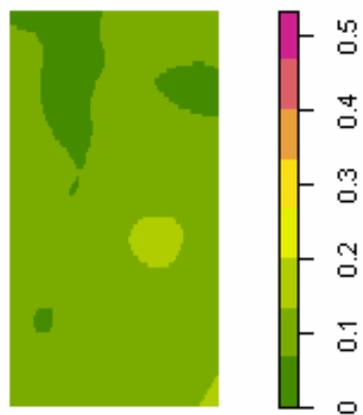


NS2008

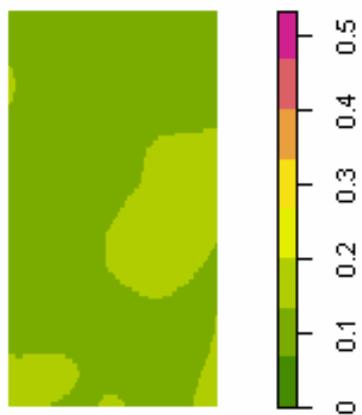


Spatial_VxGaub.txt

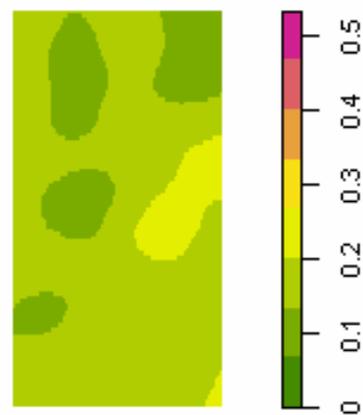
NS2004



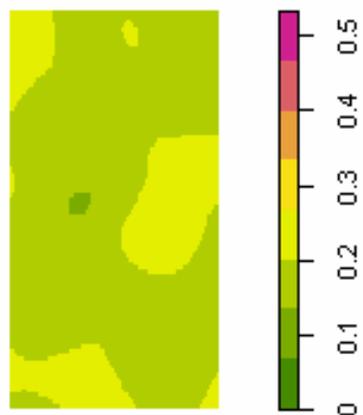
NS2005



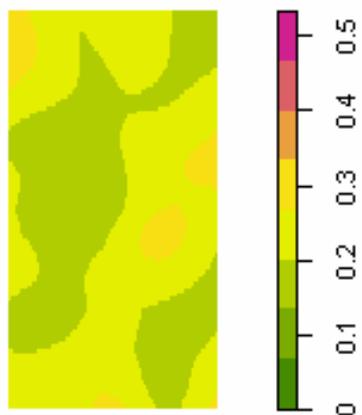
NS2006



NS2007



NS2008



Spatial_Seg.txt

NS2004



NS2005



NS2006



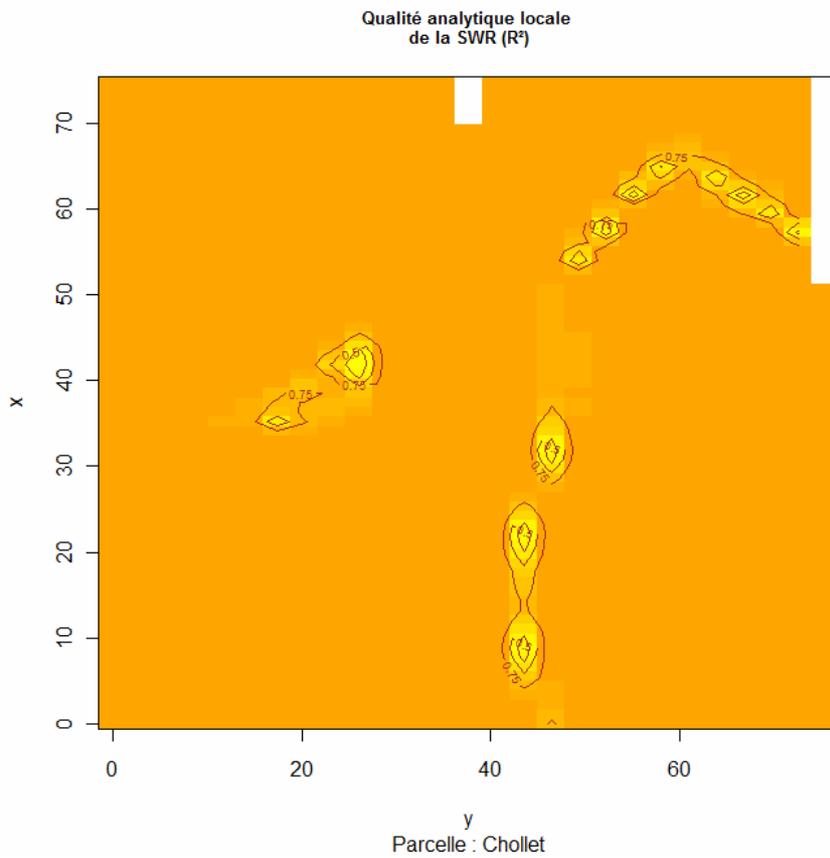
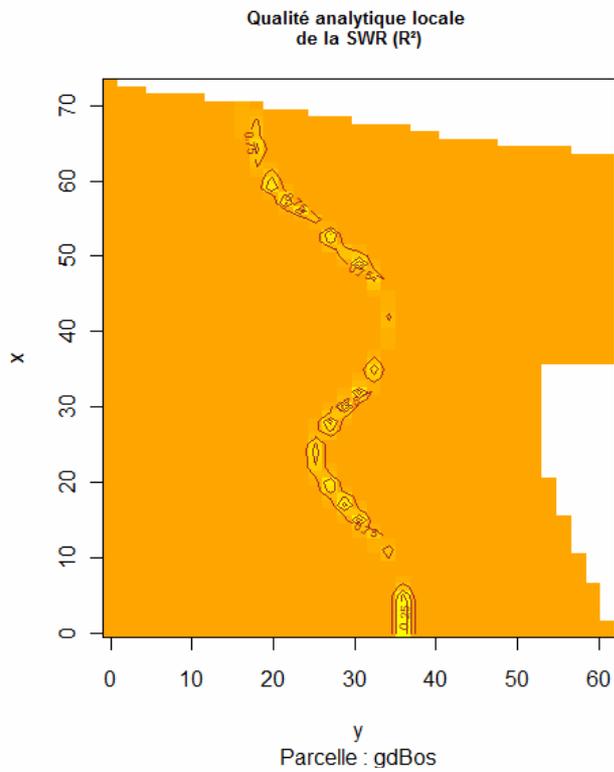
NS2007



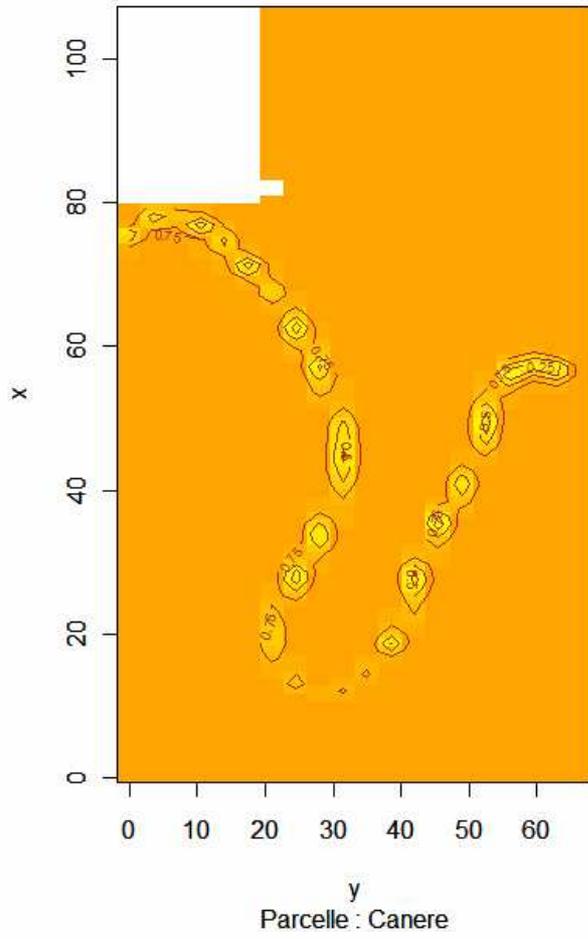
NS2008



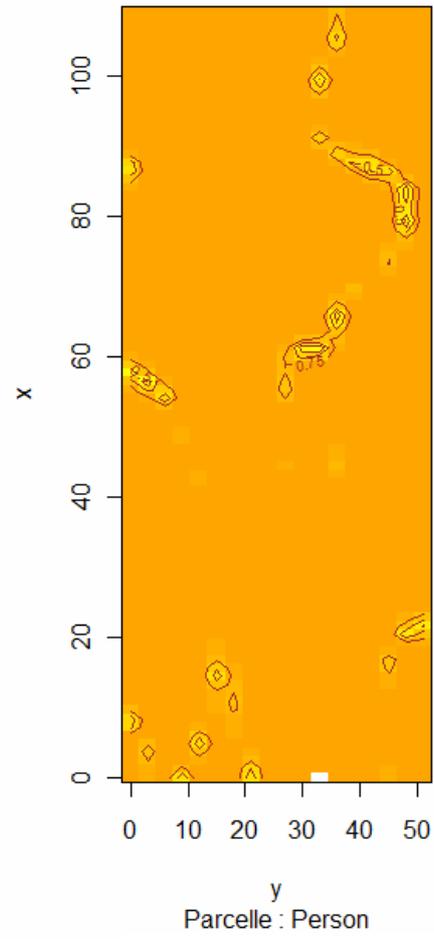
Annexe VIII : Carte de répartition du coefficient R^2 des régressions SGWR



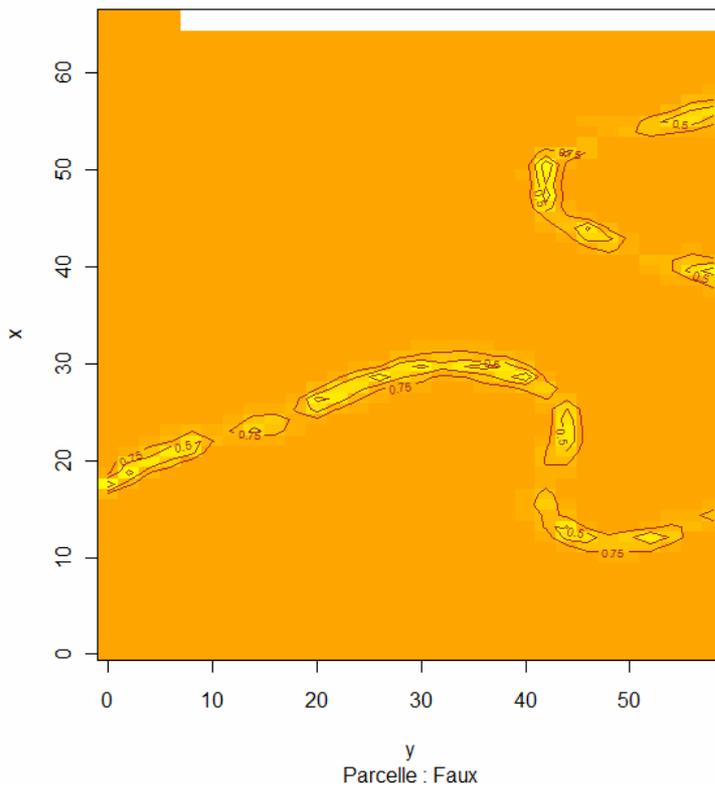
Qualité analytique locale de la SWR (R^2)

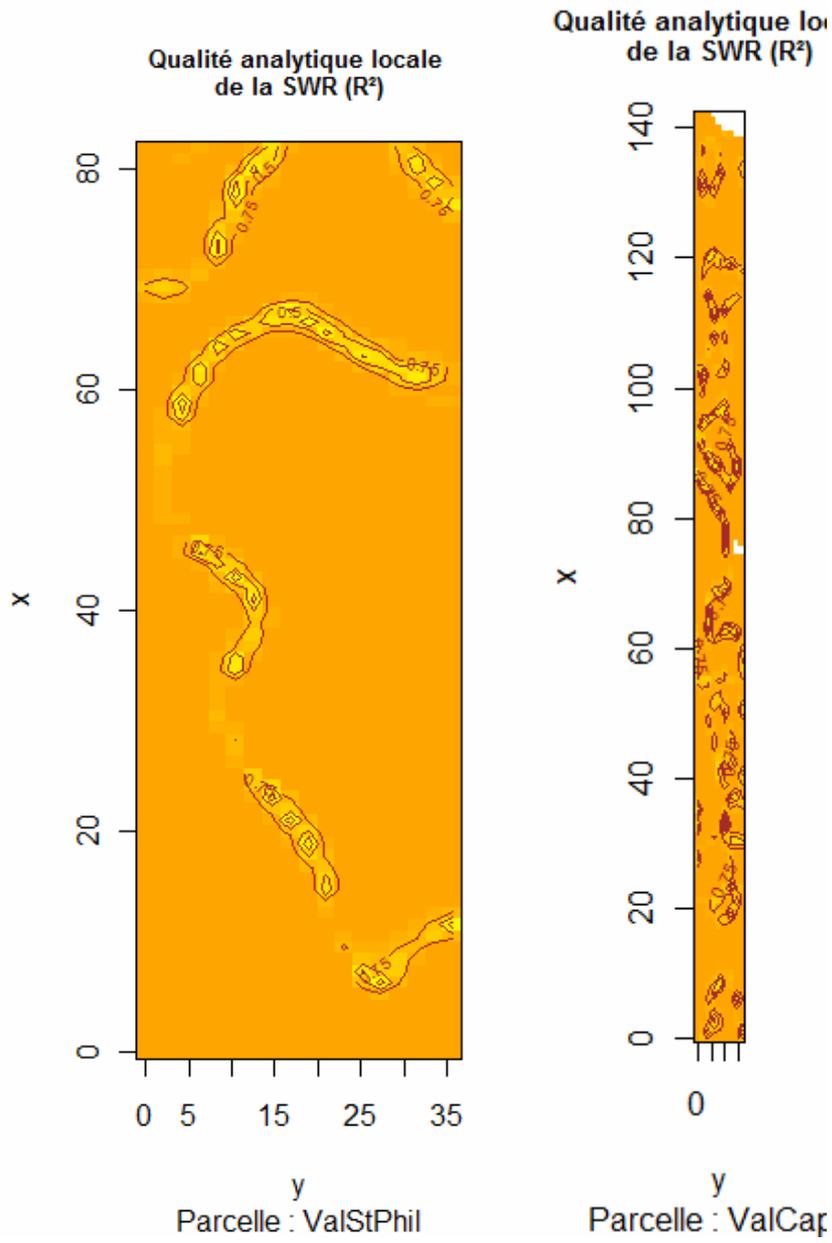


Qualité analytique locale de la SWR (R^2)



Qualité analytique locale de la SWR (R^2)





Annexe IX : La technologie Geocarta®



1 Définition préliminaire de la résistivité électrique d'un sol

La résistivité d'un sol représente sa capacité à limiter le passage d'un courant électrique. Elle s'exprime en ohm.m ($\Omega.m$). Cette faculté est étroitement liée aux caractéristiques intrinsèques et pérennes des sols tels que la teneur en argile, la teneur en eau, la texture, la structure, le taux d'éléments grossiers, la profondeur, le type de substrat géologique, la compaction. La cartographie de la résistivité apparente des sols met donc en évidence leur variabilité spatiale.

2 Dispositif de mesure



Figure 1 – Photographie du système ARP 09

Les dispositifs multi-électrodes permettent de décrire les variations latérales et verticales de la résistivité électrique par l'intermédiaire de sondages et de traînées électriques réalisés en quasi-continu. Pour ce faire GEOCARTA utilise le système ARP qui est un dispositif multi-électrodes mobile. Le système de mesure consiste en un dispositif de traction (un quad en général) ainsi qu'un système électronique de mesure des résistivités et de contrôle en temps réel des différents paramètres, résistivité et positionnement. Le système est piloté en temps réel par un PC embarqué permettant l'acquisition, le contrôle et la mémorisation des données de position et de résistivité électrique. La localisation des mesures est assurée par un GPS StarFire abonné aux corrections différentielles SF II. La précision du positionnement planimétrique est de l'ordre de 20 centimètres. Néanmoins le GPS ne permet pas de fournir directement les altitudes orthométriques. En effet, l'altitude obtenue par technique GPS est une hauteur ellipsoïdale, purement géométrique, c'est à-dire la distance entre le repère au sol et l'ellipsoïde de référence. La transformation de cette composante en hauteur orthométrique exige nécessairement l'information sur l'ondulation du géoïde de précision compatible à celle obtenue par le GPS (centimétrique). En d'autres termes, la détermination des altitudes orthométriques par GPS nécessite la combinaison du géoïde, des données issues du GPS

(altitudes ellipsoïdales) et du nivellement de précision (altitudes orthométriques). La précision des résultats reste tributaire de la qualité du modèle du géoïde (local ou global), des coordonnées des points exprimées dans le système géodésique (WGS 84), ainsi que du réseau de nivellement national (NGA), de la densité et la répartition géographique des points. Les trois cartes de résistivité apparente, intégrant une épaisseur croissante de sol avec l'augmentation de la taille des dipôles de mesure, fournissent des informations complémentaires. Leur analyse permet de décrire la variabilité de la couverture pédologique aussi bien horizontalement que verticalement et ainsi de différencier les unités de sol.

3 Lecture d'une carte de résistivité

Sur chacune de ces cartes, les valeurs de résistivité sont représentées par un jeu de couleur allant du bleu (valeurs les plus basses), du vert (valeurs intermédiaires) au rouge-noir (valeurs les plus hautes). Un histogramme attribué à chaque carte permet de préciser :

la palette de couleur utilisée (1)

les valeurs de résistivité qui lui correspondent (en ohms.m) (2)

les pourcentages des valeurs de résistivité obtenues (3)

le pourcentage de valeurs écrêtées pour la représentation de la carte (en rouge

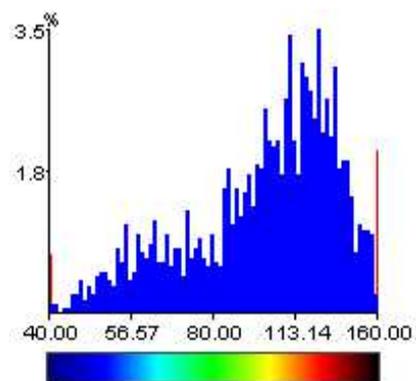


Figure 2 - Histogramme et échelle de couleur d'une carte de résistivité

L'histogramme comme l'échelle de couleur sont des informations très importantes puisqu'ils permettent :

- la connaissance des gammes de valeurs concernées,
- la connaissance de l'étendue de ces valeurs et de leur représentativité sur la carte,
- le zonage des mesures sous forme de tâches colorées,
- la comparaison de ces zones de résistivités entre elles,
- l'examen de l'étendue et répartition spatiales de ces zones.

Les mêmes couleurs sont toujours mises en oeuvre. Il est de ce fait impératif de vérifier à quelles couleurs sont attribuées les valeurs de résistivité. Une représentation des cartes en échelle dite identique facilite la comparaison entre différentes cartes ou différentes profondeurs, la même échelle de couleur étant utilisée pour toutes les cartes. Au contraire, l'échelle dite ajustée permet un examen plus précis de la variabilité sur une parcelle par l'utilisation de toute la palette de couleur pour représenter les valeurs de résistivité.

En raison de l'étendue des valeurs de résistivité habituellement observables sur une prospection (il n'est pas rare d'observer des valeurs s'échelonnant de quelques ohm.m à plusieurs centaines d'ohm.m), l'échelle logarithmique est plus adaptée pour la visualisation des données et a donc été préférée pour la représentation de l'ensemble des cartes de ce rapport.

4 Remarques générales sur l'interprétation d'une carte de résistivité

Les valeurs de résistivité indiquent la difficulté avec laquelle le courant s'est diffusé dans le sol en un endroit donné. Plus les valeurs sont élevées, plus le milieu est résistant au passage du courant et inversement. Ce comportement du courant vis à vis du sol dépend des variables pédologiques rencontrées et de l'état hydrique lors de la prospection.

Comme le système ARP utilise trois types différents de géométrie d'électrodes, nous mesurons la résistivité électrique apparente, moyenne des résistivités électriques entre la surface et la profondeur d'investigation soit environ : 0-50cm / 0-100cm / 0-170cm pour les trois géométries utilisées. La mesure est une mesure volumique intégrant des volumes de plus en plus importants en fonction des 3 profondeurs d'investigation.

Le même code couleur (palette) est utilisé pour la représentation des cartes. Le bleu correspond aux valeurs les plus faibles de la carte alors que le rouge-noir correspond aux valeurs les plus élevées. La couleur verte quant à elle représente les valeurs intermédiaires.

Il faut se garder de comparer des couleurs d'une carte à une autre sans avoir vérifié l'échelle de l'histogramme. L'échelle de couleur est toujours relative à la parcelle ou à l'îlot représenté.

Les résistivités communes s'étalent de quelques dizaines d'ohm.mètre à quelques milliers d'ohm.mètre : une valeur de résistivité inférieure à 20 ohm.mètre, donc très conductrice, correspond de façon quasi certaine à un sol argileux ou salé sous nos latitudes.

Pour les valeurs supérieures à 30 ohm.mètre, il est difficile de se prononcer directement quant à la nature pédologique du sous-sol prospecté. En revanche, une zone d'iso-résistivité bien définie a toute les chances de correspondre à une zone pédologiquement homogène surtout si ceci se vérifie sur les 3 profondeurs.

Annexe X : La technologie Multiplex



1 MULTIPLEX® : un capteur optique portable pour mesurer les constituants des plantes



Issu de 15 années de recherche, MULTIPLEX est un capteur optique multiparamétrique portable mesurant sans contact l'autofluorescence de feuilles ou de fruits.

Ce nouvel outil de diagnostic et de gestion donne une meilleure connaissance de l'état physiologique des plantes et ainsi de leur fonctionnement. Il permet une meilleure gestion des apports d'intrants, l'obtention de produits de meilleure qualité et contribue à la protection de l'environnement.

Ainsi, MULTIPLEX® fournit des informations optiques sur:

- la teneur en chlorophylle
- la concentration en polyphénols constitutifs et induits : flavonols, anthocyanes...

Les avantages de la technologie:

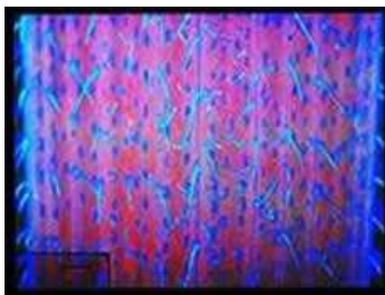
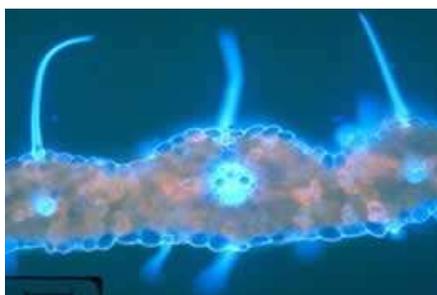
- Mesures simultanées de plusieurs signatures optiques.
- Acquisition des données en temps réel et sans contact.
- Capteur actif, rendant possible les mesures même la nuit.
- Absence de préparation préalable de la plante.
- Outil entièrement portable et autonome pour les mesures au champ.



Utilisation du Multiplex au vignoble

2 Fluorescence et Polyphénols

Sous excitation UV, les feuilles présentent une émission de lumière spécifique et complexe, appelée fluorescence. Il existe fondamentalement deux types de fluorescence : **la fluorescence bleu-vert** et **la fluorescence rouge**. L'imagerie de fluorescence, qui permet de visualiser la fluorescence de la feuille, a démontré que la fluorescence bleu-vert provient principalement de l'épiderme, des trichomes, des faisceaux vasculaires et des parois cellulaires, tandis que la fluorescence rouge provient essentiellement des chloroplastes des cellules mésophylliennes.

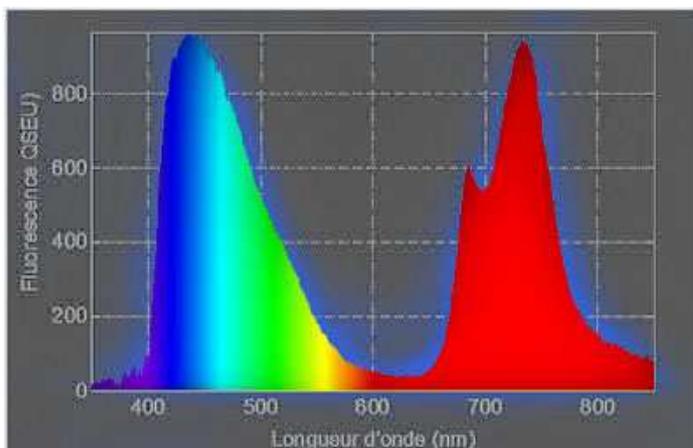


Émission de fluorescence sous excitation UV d'une coupe transversale (gauche) et de la surface (droite) de feuille de blé (photo Sylvie Meyer)

L'analyse spectrale de la fluorescence foliaire indique que la fluorescence bleu-vert est émise dans la plage de 400 à 630 nm tandis que la fluorescence rouge est émise dans les régions rouge et rouge lointain (630 à 800 nm) du spectre.

Le spectre de fluorescence induite par UV des feuilles présente trois maxima, à 440-450 nm, 687 et 735 nm, ainsi qu'un épaulement à 530 nm, qui peut être plus ou moins prononcé. Ces caractéristiques spectrales sont généralement appelées fluorescence bleue (BF), verte (GF), ou conjointement bleu-vert (BGF), rouge (RF) et rouge lointain (FRF).

Ces maxima ont une amplitude variable suivant les propriétés intrinsèques des feuilles et divers facteurs environnementaux : l'espèce de plante, son âge, le côté des feuilles, le stade de développement et les stress auxquels sont soumises les plantes. Par conséquent, la fluorescence foliaire peut être considérée comme un indicateur de l'état physiologique de la plante.



Spectre d'émission de fluorescence d'une feuille de blé sous excitation UV

Pour mieux comprendre la fluorescence des plantes, il est nécessaire de connaître :

- son origine **moléculaire**
- l'origine de son **hétérogénéité**
- l'origine de sa **variabilité**

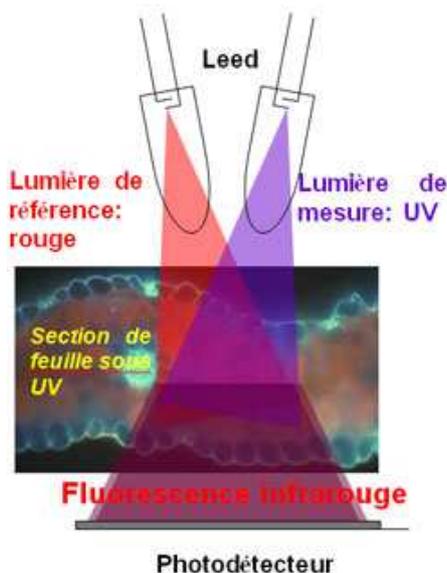
In vivo, la fluorescence rouge est émise uniquement par la **chlorophylle a**. Pendant de nombreuses années, la fluorescence de cette chlorophylle *a* a été utilisée comme indicateur précis et non destructeur du rendement photosynthétique, directement ou indirectement lié aux nombreux types de stress auxquels les plantes sont soumises. Les deux pics de fluorescence (687 et 735 nm) sont dus à la présence de deux photosystèmes dans l'appareil photosynthétique, PSI et PSII.

La fluorescence bleu-vert, réétudiée plus récemment, a une origine très hétérogène avec un grand nombre de fluorophores potentiels, tels que les acides hydroxycinnamiques (caféique, férulique), les chromones, les stilbènes (resvératrol), les coumarines, les isoflavones, les nicotinamides, les flavines, les ptéridines et les alcaloïdes.

Ces molécules se trouvent principalement dans les vacuoles cellulaires lorsqu'elles sont glycosylées ou sont liées à la paroi cellulaire. Les polyphénols liés aux parois semblent être la source principale d'émission.

3 Mesure et indicateurs

Principe de mesure du capteur MULTIPLEX ou méthode « logFER »

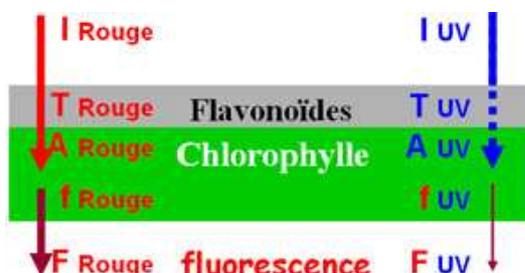


La mesure de l'absorbance UV-visible de l'épiderme foliaire est basée sur la fluorescence émise par la chlorophylle située dans le mésophylle. L'épiderme des feuilles agit comme un filtre physique pour le rayonnement optique incident en réduisant la quantité de lumière qui induit l'émission de fluorescence par la chlorophylle. Cependant, les effets de filtrage sont très différents suivant la longueur d'onde, étant donné qu'ils sont fortement dépendants de la composition moléculaire des feuilles.

Par exemple, dans le cas des flavonols, le rayonnement UV est fortement absorbé par l'épiderme, tandis que dans la plage rouge, l'absorption est très faible. La fluorescence chlorophyllienne, induite séparément par chaque source de lumière, est ensuite mesurée dans l'infrarouge proche à l'aide d'un photodétecteur (Figure 1).

La méthode logFER (Figure 2) est ensuite utilisée pour calculer l'absorbance optique de l'épiderme où :

1. **I Rouge** est l'intensité de la lumière d'excitation rouge,
2. **I UV** est l'intensité de la lumière d'excitation UV,
3. **T** est la transmittance épidermique,
4. **f** est le rendement de fluorescence,
5. **F** est l'intensité de fluorescence chlorophyllienne,
6. **ARouge** est le facteur d'absorption de la chlorophylle dans le rouge,
7. **AUV** est le facteur d'absorption de la chlorophylle dans l'UV.



En utilisant cette notation, l'intensité de fluorescence à chaque longueur d'onde d'excitation est :

$$F_{Rouge} = I_{Rouge} T_{Rouge} A_{Rouge} f_{Rouge}$$

$$F_{UV} = I_{UV} T_{UV} A_{UV} f_{UV}$$

Avec

$$T_{Rouge} \cong 1 \quad \text{et} \quad \frac{I_{Rouge} A_{Rouge} f_{Rouge}}{I_{UV} A_{UV} f_{UV}} = C$$

L'absorbance optique de l'épiderme dans la plage UV peut être directement obtenue à partir du rapport des intensités de fluorescence chlorophyllienne à la longueur d'onde de référence rouge et à la

longueur d'onde de mesure UV :

$$\log \frac{F_{Rouge}}{F_{UV}} = \log \frac{1}{T_{UV}} + Const = A_{FLAV} + Const$$

où C est la constante de l'instrument.

Classe	Nom variable	description			
VARIABLES SANITAIRES	X.historiques	% de ceps historiques			
	X. exprimants	% de ceps exprimant rapport entre le nombre de ceps ayant une note supérieure ou égale à 1 et le nombre de ceps qui ne sont pas des ceps historiques.			
	X.SFfolaire	% de ceps exprimant des symptômes de type décoloration foliaire uniquement rapport entre le nombre de ceps ayant une note égale à 1 ou 2, et le nombre de ceps qui ne sont pas des ceps historiques.			
	X.apolarge	% de ceps exprimant des symptômes de type apoplexie, au sens large rapport entre le nombre de ceps ayant une note égale à 3, 4 ou 5 (au moins quelques rameaux entièrement desséchés) et le nombre de ceps qui ne sont pas des ceps historiques.			
	NSvx	note sanitaire des ceps qui ne sont pas des ceps historiques moyenne pondérée des notes attribuées à tous les ceps qui ne sont pas des ceps historiques (multipliée par 10).			
	NStot	note sanitaire de l'ensemble de la parcelle $NStot=(NSvx/10)*X.historiques$			
	X.cumul	cumul de ceps potentiellement porteurs de la maladie : pourcentage de ceps historiques ou ayant déjà exprimé des symptômes depuis le début de l'étude			
VAR. SOL	Argile_0.50	%argile horizon 0 - 50cm			
	Sable_0.50	%sable horizon 0 - 50cm			
	Argile_50.100	%argile horizon 50 – 100 cm			
	Sable_50.100	%sable horizon 50 – 100 cm			
	RU	RU en mm			
VARIABLES CLIMATIQUES	DD	date d'atteinte du Débourrement			
	DF	date d'atteinte de la Floraison			
	DV	date d'atteinte de la Véraison			
	DM	date d'atteinte de la Maturité			
	NBjTM25	nombre de jours dans l'année où la température moyenne dépasse 25°C			
	NBjTX30	nombre de jours dans l'année où la température maximale dépasse 30°C			
	SomP	abondance des précipitations sur une période donnée (cumul des pluies en mm).			
		Sur chaque stade de développement		Sur chaque microphase de 100°Cj	
		DF	SomP_DF	0-100	SomP_1
		FV	SomP_FV	100-200	SomP_2
	VM	SomP_VM	1300-1400	SomP_14	
			1400-1500	SomP_15	
NBjP	fréquence des pluies sur une période donnée (nombre de jours où les précipitations sont non nulles sur une période donnée).				
	Sur chaque stade de développement		Sur chaque microphase de 100°Cj		
	DF	NBjP_DF	0-100	NBjP_1	
	FV	NBjP_FV	100-200	NBjP_2	
VM	NBjP_VM	1300-1400	NBjP_14		
		1400-1500	NBjP_15		
Tmoy	moyenne des températures journalières moyennes sur une période donnée				
	Sur chaque stade de développement		Sur chaque microphase de 100°Cj		
	DF	Tmoy_DF	0-100	Tmoy_1	
	FV	Tmoy_FV	100-200	Tmoy_2	
VM	Tmoy_VM	1300-1400	Tmoy_14		
		1400-1500	Tmoy_15		

INDICATEURS DE STRESS	ISV	Indice de stress hydrique moyen sur une période donnée (micro phase de 100°Cj)									
		<table border="1"> <tr><td>0-100</td><td>Isv_1</td></tr> <tr><td>100-200</td><td>Isv_2</td></tr> <tr><td>⋮</td><td>⋮</td></tr> <tr><td>1300-1400</td><td>Isv_14</td></tr> <tr><td>1400-1500</td><td>Isv_15</td></tr> </table>	0-100	Isv_1	100-200	Isv_2	⋮	⋮	1300-1400	Isv_14	1400-1500
0-100	Isv_1										
100-200	Isv_2										
⋮	⋮										
1300-1400	Isv_14										
1400-1500	Isv_15										
	VNPL	Quantité d'azote minéralisée/pl/m² sur une période donnée (micro phase de 100°Cj)									
		<table border="1"> <tr><td>0-100</td><td>VNPL_1</td></tr> <tr><td>100-200</td><td>VNPL_2</td></tr> <tr><td>⋮</td><td>⋮</td></tr> <tr><td>1300-1400</td><td>VNPL_14</td></tr> <tr><td>1400-1500</td><td>VNPL_15</td></tr> </table>	0-100	VNPL_1	100-200	VNPL_2	⋮	⋮	1300-1400	VNPL_14	1400-1500
0-100	VNPL_1										
100-200	VNPL_2										
⋮	⋮										
1300-1400	VNPL_14										
1400-1500	VNPL_15										
INDIC VIG.	LAI_max	Palier de LAI maximum atteint chaque année									
	LAI_pente	pente de la courbe de LAI pendant la phase de croissance active									
	deltaC13 et	rapport δ ¹³ C des moûts de raisins									
	Pds_bt_surf	poids de bois de taille ramené à l'unité de surface (1m ²) de vignoble									

Annualisation des variables :

	Variables	2004	2005	2006	2007	2008
VARIABLES SANITAIRES	X.historiques	X.historiques_2004	X.historiques_2005	X.historiques_2006	X.historiques_2007	X.historiques_2008
	X.exprimants	X.exprimants_2004	X.exprimants_2005	X.exprimants_2006	X.exprimants_2007	X.exprimants_2008
	X.SF	X.SF_2004	X.SF_2005	X.SF_2006	X.SF_2007	X.SF_2008
	X.apolarge	Xapolarge_2004	Xapolarge_2005	Xapolarge_2006	Xapolarge_2007	Xapolarge_2008
	NSvx	NSvx_2004	NSvx_2005	NSvx_2006	NSvx_2007	NSvx_2008
	NStot:	NStot_2004	NStot_2005	NStot_2006	NStot_2007	NStot_2008
	X.cumul	X.cumul_2004	X.cumul_2005	X.cumul_2006	X.cumul_2007	X.cumul_2008
STADES PHENO.	DD	DD_2004	DD_2005	DD_2006	DD_2007	DD_2008
	DF	DF_2004	DF_2005	DF_2006	DF_2007	DF_2008
	DV	DV_2004	DV_2005	DV_2006	DV_2007	DV_2008
	DM	DM_2004	DM_2005	DM_2006	DM_2007	DM_2008
VAR CLIMAT / STRESS INTEGRES SUR 100°CJ (i : n° de la microphase concernée (1<i<15))	SomP_i	SomP_i_2004	SomP_i_2005	SomP_i_2006	SomP_i_2007	SomP_i_2008
	NBJP_i	NBJP_i_2004	NBJP_i_2005	NBJP_i_2006	NBJP_i_2007	NBJP_i_2008
	Tmoy_i	Tmoy_i_2004	Tmoy_i_2005	Tmoy_i_2006	Tmoy_i_2007	Tmoy_i_2008
	ISv_i	ISv_i_2004	ISv_i_2005	ISv_i_2006	ISv_i_2007	ISv_i_2008
	VNPL_i	VNPL_i_2004	VNPL_i_2005	VNPL_i_2006	VNPL_i_2007	VNPL_i_2008
INDIC. VIGUEUR	LAI_max	LAI_max_2004	LAI_max_2005	LAI_max_2006	LAI_max_2007	LAI_max_2008
	LAI_pente	LAI_pente_2004	LAI_pente_2005	LAI_pente_2006	LAI_pente_2007	LAI_pente_2008
	deltaC13	deltaC13_2004	deltaC13_2005	deltaC13_2006	deltaC13_2007	deltaC13_2008
	Pds_bt_surf	Pds_bt_surf_2004	Pds_bt_surf_2005	Pds_bt_surf_2006	Pds_bt_surf_2007	Pds_bt_surf_2008

Etude des facteurs environnementaux et techniques favorisant l'expression des symptômes des maladies du bois de la vigne (Esca et Black Dead Arm), dans le vignoble bordelais.