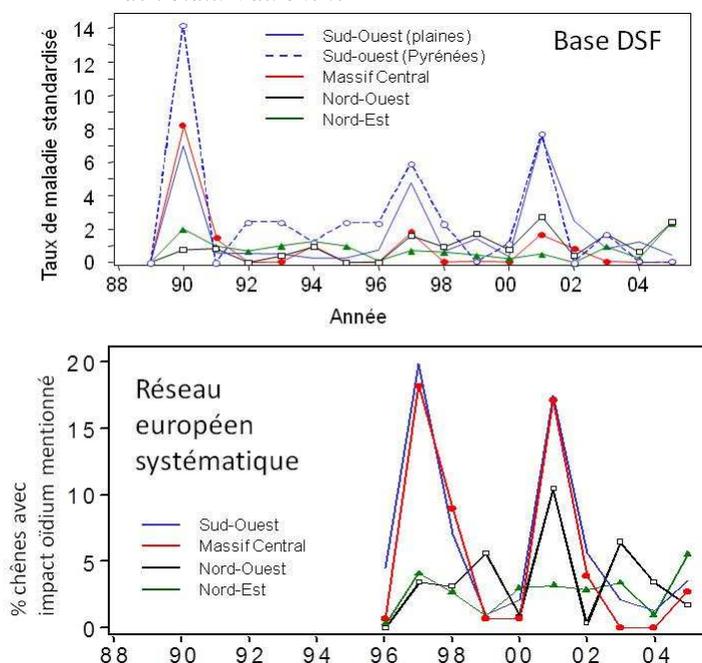


Les variations interannuelles de sévérité de l'oïdium du chêne peuvent-elles s'expliquer par un effet du climat de l'hiver sur *Erysiphe quercicola* ?¹

Marie-Laure Desprez-Loustau, Dominique Piou, Nicolas Feau et Benoît Marçais avec la contribution de nombreux correspondants- observateurs

L'oïdium des chênes est une des **maladies forestières parmi les plus communes**. Toutefois, sa prévalence et sa sévérité sont très variables selon les années et les localités, comme le montrent bien les données de la base du Département Santé des Forêts (DSF) (Nageleisen, 2014). L'analyse de ces données, fait apparaître **un certain nombre de "pics épidémiques"**, en particulier dans le sud-ouest (années 1997- 2001), aussi visibles sur le réseau systématique 16 km x16 km (Figure 1).

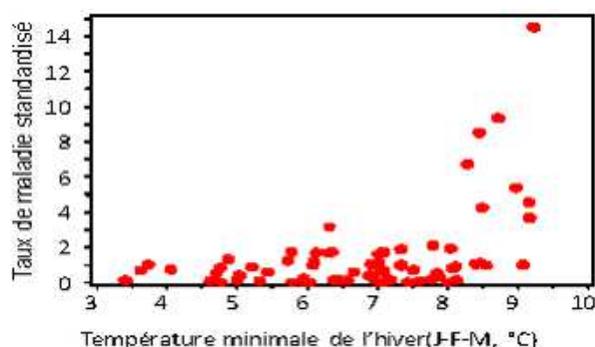
Figure 1 : Variations spatio-temporelles de sévérité de l'oïdium du chêne



Nous avons cherché à comprendre si ces pics pouvaient être expliqués par des variables climatiques. De façon plutôt inattendue pour un parasite foliaire, ce ne sont pas les variables climatiques de la

saison qui ressortent mais celles de l'hiver précédent. En particulier, on observe que **les pics d'oïdium correspondent à des hivers doux** (Figure 2).

Figure 2 : Relation entre sévérité de l'oïdium et température minimale de l'hiver précédent (données DSF - Météo France)



Pour expliquer cette relation statistique, nous avons émis **l'hypothèse que les hivers doux favoriseraient la survie hivernale du champignon**. Celle-ci peut se faire sous deux formes : soit **des chasmothèces** (fructifications sexuées du champignon formées à l'automne sur les feuilles sénescentes), soit sous forme de spores asexuées dans les bourgeons. Les chasmothèces sont des réceptacles à paroi épaisse, mélanisée, considérés comme des organes de résistance aux conditions climatiques défavorables (froid, sécheresse). Dans le cas de l'hivernation **dans les bourgeons (forme drapeau)**, les spores sont protégées par les écailles du bourgeon. Des études sur d'autres oïdiums ont montré que les bourgeons infectés ont une moindre résistance au froid (Spotts et

al 1984). Toutefois, l'avantage d'un tel mode d'hivernation pour le champignon est de rester en parfaite synchronie avec son hôte : dès que les jeunes feuilles se développent, les spores sont présentes et le champignon peut initier de nouvelles infections. Dans le cas de l'hivernation sous forme de chasmothèces, une phase cruciale est la synchronisation temporelle au printemps entre débourrement (= production de tissus sensibles au pathogène) et émission des ascospores (= inoculum primaire) permettant l'initiation de l'épidémie (Dantec et al 2015).

Nous avons montré par ailleurs que l'oïdium est causé par un complexe d'espèces morphologiquement très proches, dont les deux plus importantes en France sont *Erysiphe alphitoides*, l'espèce décrite au moment de l'invasion au début du 20ème siècle (Desprez-Loustau 2002,

Mougou et al 2008) et *E. quercicola*, décrite de façon beaucoup plus récente au Japon (Takamatsu et al 2007) et dont la date d'arrivée en Europe est inconnue mais probablement largement antérieure à 2007.

L'objectif de cette étude était donc de répondre aux questions suivantes:

- (1) les hivers doux favorisent-ils la survie de l'oïdium dans les bourgeons ?
- (2) les deux espèces *E. alphitoides* et *E. quercicola* sont-elles capables d'hiverner dans les bourgeons ?
- (3) la meilleure survie dans les bourgeons explique-t-elle une plus grande sévérité de la maladie en fin de saison, en favorisant une infection très précoce de la première pousse ?

Dispositif d'étude

Les observations ont été réalisées principalement sur des placettes de régénération naturelle (*Quercus robur* et/ou *Q. petraea*) pour couvrir au mieux l'aire de répartition du chêne sessile et pédonculé en France. Au total, 69 parcelles ont fait l'objet d'observations sur la présence de la forme drapeau entre 2008 et 2013. Une enquête plus approfondie pour relier forme drapeau et sévérité a été menée sur 39 parcelles en 2012, 34 en 2013. Sur chaque parcelle, 3 transects de 100 m de long et 1.5 m de large ont été observés, soit une surface totale observée de 450 m².

De 2008 à 2011, les observations n'ont porté que sur la prévalence des pousses drapeaux au moment du débourrement, avec envoi d'échantillons. En 2009, des échantillons complémentaires de pousses oïdiées ont été récoltés en été. En 2012 et



2013, 3 séries d'observations ont été faites: (1) au moment du débourrement pour la notation de la prévalence des pousses drapeaux; (2) à la fin de la première pousse (mi-juin) pour la notation des symptômes et l'envoi d'échantillons ; (3) en fin d'été (septembre), pour une 2ème notation de symptômes et récolte d'échantillons. Les passages (2) et (3) ont également été réalisés sur des plantations de l'année de chêne, observées à l'occasion de l'enquête annuelle du DSF sur la réussite des plantations. L'identification des espèces *E. alphitoides* et *quercicola* à partir des échantillons récoltés a été réalisée par des méthodes moléculaires.

Résultats

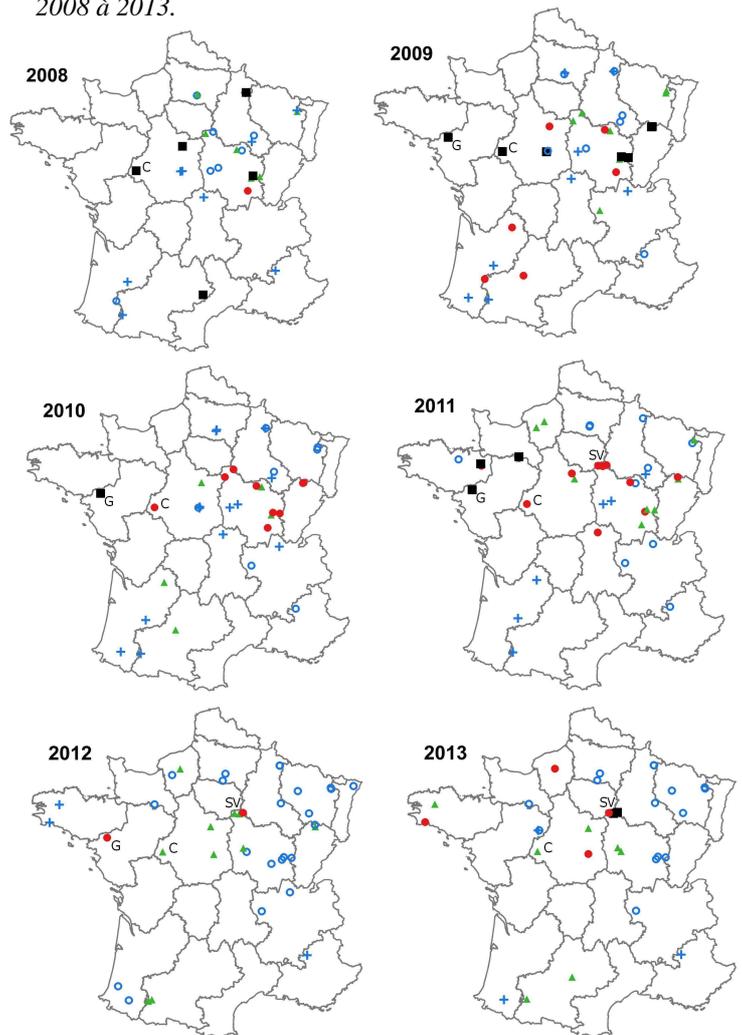
Analyse de la fréquence locale de formes drapeaux

Les observations réalisées sur le dispositif de régénérations naturelles depuis 2008 sont synthétisées dans la Figure 3. Au total des drapeaux ont été observés pour 57% des 69 parcelles suivies au moins une année. Toutefois, les fréquences de drapeaux observées sont très faibles sur toutes les parcelles observées et toutes les années, dans 95% des cas avec moins de 1% des semis présentant un drapeau. Si on rapporte la fréquence de pousses drapeaux par unité de surface, on obtient une moyenne d'un semis-drapeau par 10.6 m², ce qui pourrait en faire une source d'inoculum non négligeable vu les capacités de multiplication et de dispersion de l'oïdium

Les analyses statistiques font apparaître les facteurs suivants comme pouvant expliquer la fréquence de drapeaux:

- la hauteur des semis : très peu de drapeaux sont observés au-delà de 70 cm
- l'année (Figure 4)
- la longitude et la latitude, avec une tendance à plus de drapeaux vers l'ouest et le nord du pays (mais il y a relativement peu de parcelles dans le sud)
- l'espèce de chêne, avec significativement plus de drapeaux sur Q. petraea (Figure 4)
- la parcelle, certaines parcelles présentent régulièrement des taux élevés, comme en forêt de Gavre (44) : 1.39% sur 4 ans, Soucy-Voisines (89): 0.83% sur 3 ans, Saint-Loup sur Semouse (70) : 0.6% sur 4 ans, Chinon (37) : 0.5% sur 6 ans.

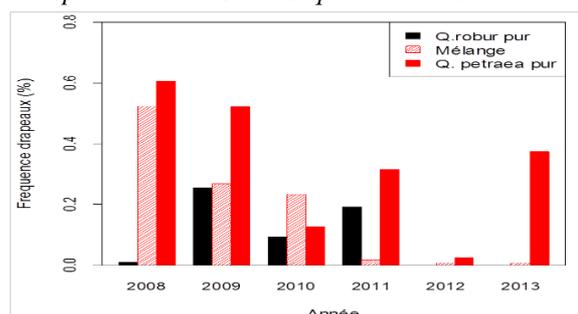
Figure 3. Répartition des pousses drapeaux en France de 2008 à 2013.



O absence de pousses drapeaux, ▲ de 0 à 1, ● de 1 à 5 et ■ plus de 5 pousses par 1000 semis; + parcelles avec semis de plus de 70 cm de haut très défavorable à la présence de pousses drapeaux. Parcelles Gavre (G), Chinon (C) et Soucy-Voisines (SV).

On observe également une auto-corrélation temporelle : 80% des sites ayant eu des drapeaux une année donnée en ont l'année suivante, contre 10% pour les sites sans drapeaux l'année précédente. La densité d'arbres semenciers n'a pas d'effet significatif.

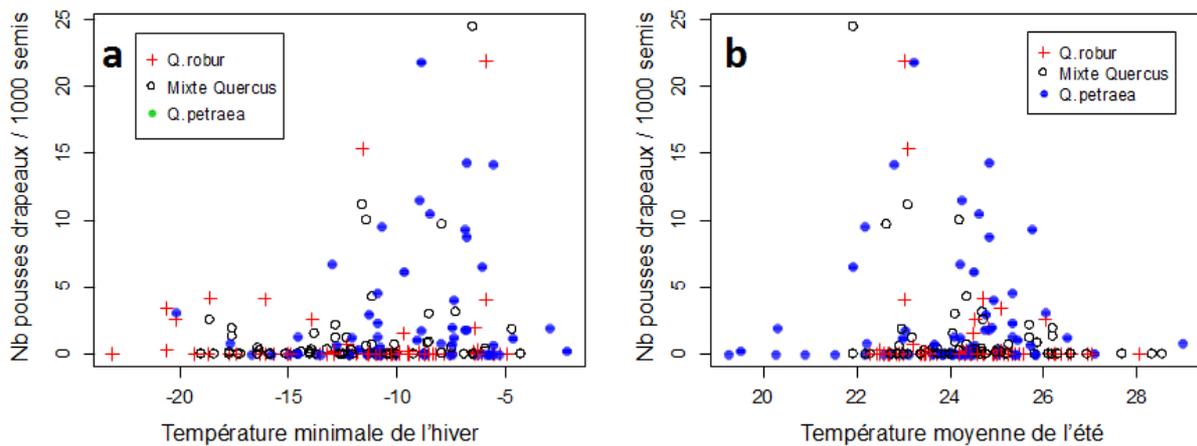
Figure 4 : Fréquence de pousses drapeaux selon l'espèce de chêne sur la séquence 2008-2013.



Dans un deuxième temps, des variables climatiques ont été sélectionnées pour cibler les périodes de formation des bourgeons infectés (été précédent), de la survie durant la mauvaise saison (hiver précédent) et du développement des drapeaux (printemps). Les variables climatiques les plus explicatives sont en premier lieu la température minimale

atteinte durant l'hiver, puis les températures maximales journalières de l'été, et le gel en fin d'hiver (en Avril) (Figure 5). Ces 3 variables n'expliquent toutefois pas complètement les variations spatio-temporelles observées.

Figure 5 : Effet de variables climatiques sur la fréquence de pousses drapeaux pendant la séquence 2008-2013.

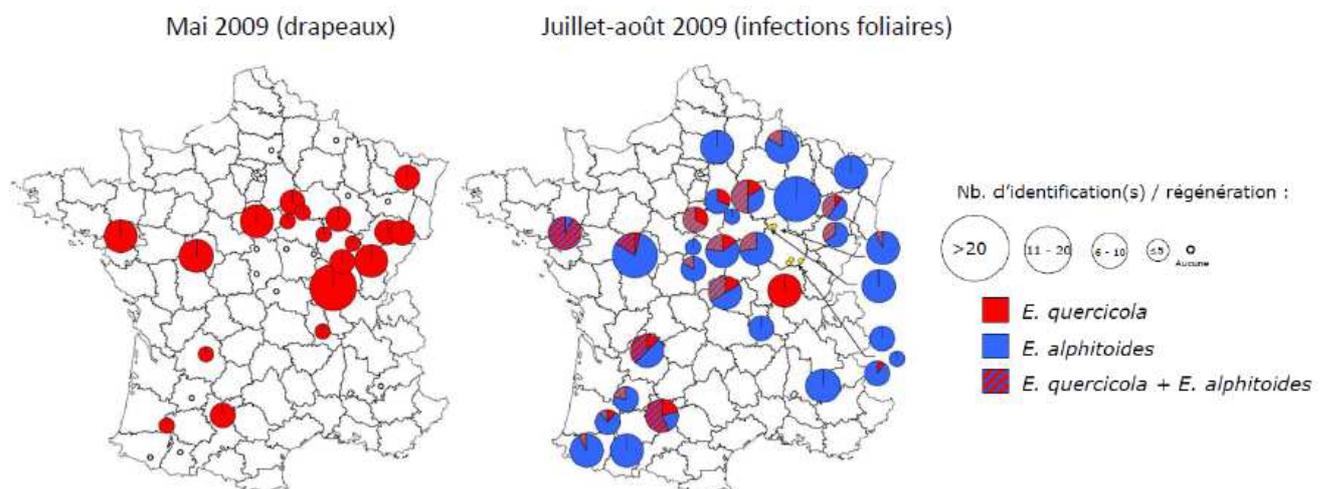


Fréquence relative de *Erysiphe alphitoides* et *Erysiphe quercicola*

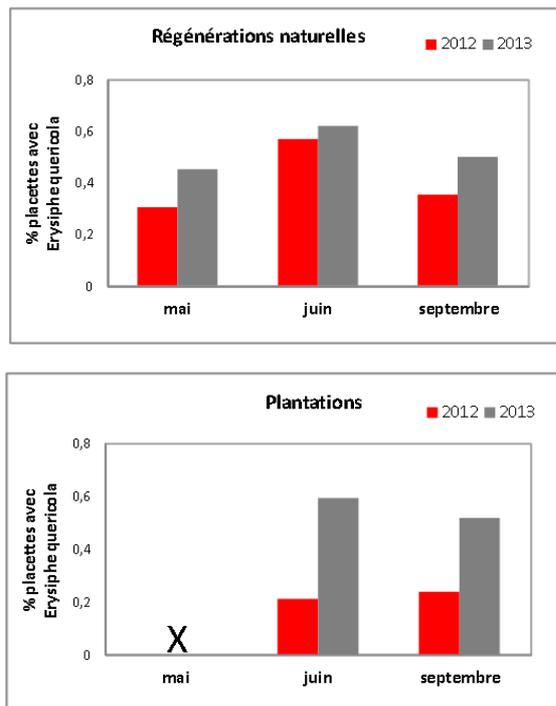
Des analyses sur l'espèce d'Erysiphe responsable des pousses drapeaux ont été menées. Dans tous les cas, seul *E. quercicola* a été identifié sur 154 pousses drapeaux provenant de 22 parcelles (Feau et al, 2012, Marçais et al, 2016).

La fréquence relative de *E. quercicola* au sein de tous les échantillons d'oïdium analysés décroît fortement au cours de la saison, même si on le retrouve dans une grande proportion des parcelles dans lesquelles des drapeaux ont été observés au moment du débourrement (Figure 6).

Figure 6 : Fréquence relative de *E. alphitoides* et *E. quercicola* pour différents types de symptômes d'oïdium au cours de la saison

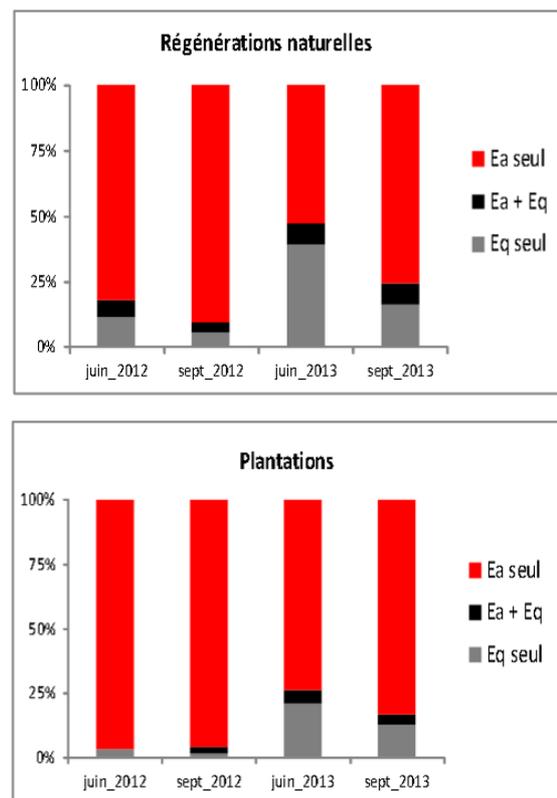


Ces résultats ont été confirmés en 2012-2013. Au deuxième passage (mai-juin), *E. quercicola* est détecté dans environ 60% des parcelles de régénération naturelle. Cette fréquence baisse entre juin et septembre (Figure 7). A noter que cette tendance n'est pas (2012) ou peu (2013) retrouvée en plantations.



Quand on considère la fréquence relative de détection des différentes espèces d'oïdium au niveau des plants, on observe que *E. quercicola* diminue entre juin et septembre de chaque année, aussi bien pour les régénérations naturelles que pour les plantations (Figure 8). *E. quercicola* est détecté soit seul, soit en mélange avec *E. alphitoides* au sein des lésions foliaires. Des taux beaucoup plus faibles de *E. quercicola* sont observés sur le dispositif plantations, pourtant majoritairement de chênes sessiles. Ceci pourrait être lié à de moindres sources d'inoculum (absence de *E. quercicola* des pépinières sources ?) ou à des effets micro-climatiques (absence de l'effet semenciers?).

On peut noter que malgré la très faible fréquence de drapeaux en début de saison, en particulier en 2012 mais aussi en 2013 (moins de 1% des semis en régénérations naturelles), *E. quercicola* est présent de façon significative en début d'été dans les régénérations avec près de 20% des semis testés porteurs d'*E. quercicola* en 2012 et 50% en 2013 (Figure 8).

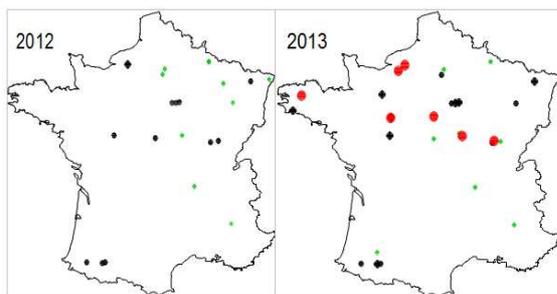


Les fréquences d'*E. quercicola* en juin et septembre de la même année dans une même parcelle sont fortement corrélées, de même entre années pour les parcelles de régénérations naturelles analysées en 2012 et 2013. Ceci est cohérent avec le fort effet parcelle observé dans l'analyse de la fréquence des pousses drapeaux. Toutefois, on n'observe pas de relation significative entre les taux de *E. quercicola* à l'automne 2012 (la plupart nuls ou faibles) et la fréquence de drapeaux en 2013.

Modèle climatique de présence d'*Erysiphe quercicola*

Logiquement, la structuration de la présence d'*E. quercicola* ressemble beaucoup à celle observée pour les pousses-drapeaux avec une présence plus forte vers l'ouest de la France, en 2013 par rapport à 2012 et dans les parcelles avec présence de *Q. petraea* plutôt que dans les parcelles de *Q. robur* purs (Figure 9). Les variables climatiques influençant la fréquence d'*E. quercicola* sont les mêmes que pour les pousses-drapeaux : la variable la plus explicative est la somme des températures minimales inférieures à 0 de novembre à mars.

Figure 9 : Fréquence d'*E. quercicola* en France durant les 2 années d'enquête.

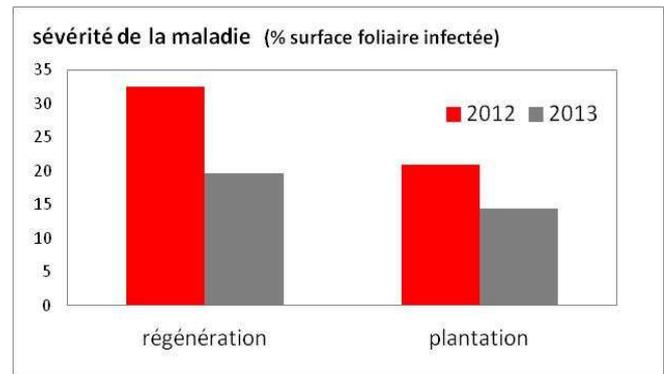


absent ●, 50-90% ●, 90-100% ●

Relation entre fréquence des espèces d'oïdium et sévérité de la maladie

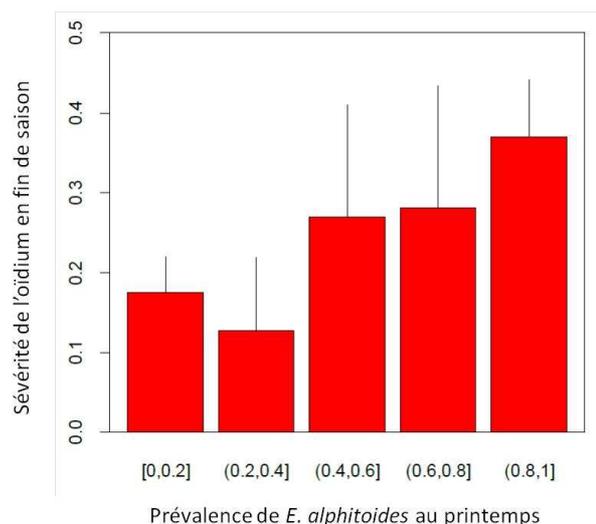
On observe une grande variation dans la sévérité de la maladie en fin de saison selon les parcelles, allant de presque 0 à plus de 50% de surface foliaire infectée en moyenne. Le taux d'infection moyen est de 32% en 2012 et 20% en 2013, pour le dispositif de régénérations naturelles ; les taux sont plus faibles en plantations avec 21% et 15% (Figure 10). On n'observe pas de corrélation des valeurs d'infection entre années pour une même parcelle dans le cas des régénérations naturelles.

Figure 10 : Sévérité d'infection par l'oïdium en fin de saison sur les 2 dispositifs suivis en 2012 et 2013



Aucun effet significatif lié à la situation géographique ou à l'espèce de chêne n'est mis en évidence sur le taux d'infection en fin de saison. La prévalence de drapeaux ou de *E. quercicola* au printemps, la co-occurrence de *E. quercicola* et *E. alphitoides* ne sont pas non plus identifiées comme variables explicatives. Par contre, la sévérité en Octobre est positivement liée à la prévalence de maladie, en particulier d'*E. alphitoides*, estimée en Juin (Figure 11).

Figure 11 : Relation entre prévalence d'*E. alphitoides* au printemps et sévérité de l'oïdium en fin de saison



Conclusions et perspectives

Cette étude a permis d'associer la forme drapeau à l'espèce *Erysiphe quercicola* et de préciser son importance dans l'épidémiologie de l'oïdium du chêne.

La stricte association entre la forme drapeau et *E. quercicola* (et réciproquement des chasmothèces, i.e. fructifications sexuées, avec *E. alphitoides*, Feau et al 2012) est un résultat inattendu. En effet, l'hivernation de l'oïdium dans les bourgeons avait été décrite comme prépondérante (bien que peu fréquente), voire la seule effective en l'absence de chasmothèces dans les années suivant l'invasion de l'oïdium en Europe, associée à l'espèce alors nouvellement décrite *E. alphitoides* (Raymond 1927, Woodward et al 1929). Il est difficile à l'heure actuelle de concilier ces observations avec nos résultats: *E. quercicola* a-t-il été introduit en Europe en même temps que *E. alphitoides* au début du 20^{ème} siècle, voire avant? En effet les deux espèces sont très proches morphologiquement au stade conidien (asexué), ce qui expliquerait qu'on ait pu détecter la présence de *E. quercicola* seulement depuis que les marqueurs moléculaires sont disponibles. Mais dans ce cas, il faudrait aussi supposer que soit les chasmothèces de *E. alphitoides* sont passés inaperçus pendant des années voire des décennies (en Grande-Bretagne en particulier où ils ne sont mentionnés que depuis 1946, Robertson & MacFarlane 1946, Lonsdale 2015), soit que cette espèce était également capable d'infecter les bourgeons quand elle a été introduite. Ceci pourrait peut être s'expliquer par des conditions plus favorables à cette époque pour l'infection des bourgeons : inoculum très abondant en phase épidémique, arbres souvent recépés ou émondés, favorisant le polycyclisme des pousses. *E. alphitoides*

aurait ensuite été supplanté au niveau des bourgeons par *E. quercicola*, qui semble plus apte à cette infection, y compris dans son aire d'origine au Japon. Il se pourrait qu'il y ait un trade-off (compromis) entre l'aptitude à former des chasmothèces et celle à infecter les bourgeons (Susumu Takamatsu, communication personnelle). Ainsi, *E. alphitoides* aurait peu à peu perdu l'aptitude à infecter les bourgeons tandis qu'il formait de plus en plus de chasmothèces, à l'inverse de *E. quercicola*. Cette partie de l'hypothèse est encore difficile à tester mais nous continuons à analyser des pousses-drapeaux chaque année afin de voir si *E. alphitoides* pourrait être trouvé dans des conditions particulières. Nous espérons d'autre part pouvoir bientôt répondre à la première question concernant la date d'arrivée de *E. quercicola* en Europe grâce à l'analyse d'échantillons d'herbiers.

Concernant l'impact du climat, l'hypothèse initiale d'un effet favorable des hivers doux sur la survie de l'oïdium dans les bourgeons se vérifie jusqu'à un certain point. On observe plutôt un effet inhibiteur des hivers rigoureux (températures minimales inférieures à -12°C), ce qui conduit à un gradient géographique avec une fréquence plus grande de drapeaux et de *E. quercicola* dans l'Ouest de la France. Des résultats obtenus à l'échelle européenne (en cours de publication) vont dans le même sens avec une quasi-absence de *E. quercicola* dans les pays scandinaves. La fréquence de drapeaux semble aussi favorisée par des étés tempérés. De plus, la hauteur des plants est apparue comme un facteur explicatif majeur de la probabilité de drapeau, ce qui pourrait peut-être s'expliquer par un effet âge, avec une influence positive du polycyclisme sur la probabilité d'infection des bourgeons.

Alors que le chêne pédonculé est généralement considéré comme plus sensible à l'oïdium que le chêne sessile *Q. petraea* (Marçais & Desprez-Loustau, 2014), on observe une fréquence de pousses drapeaux plus forte pour cette dernière espèce (en ayant vérifié qu'il ne s'agit pas d'un facteur confondu avec le gradient longitudinal). Ceci suggère que *E. alphitoides* et *E. quercicola* présentent des préférences d'espèces hôtes différentes au sein du genre *Quercus*, comme cela est observé au Japon dans la zone putative asiatique d'origine des deux espèces (Takamatsu et al 2007). Nous avons également observé des différences entre descendances de chêne pédonculé pour leur sensibilité respective à *E. alphitoides* et *E. quercicola* (résultats non publiés). L'abondance locale de *E. quercicola* dans certaines parcelles, alors qu'il est présent sur tout le territoire à une fréquence très inférieure à celle d'*E. alphitoides* (Mougou-Hamdane et al 2010) pourrait s'expliquer, en plus des effets climatiques et d'espèces hôtes, par des facteurs micro-environnementaux ou historiques.

Bien que le cycle biologique de *E. quercicola* reste mal connu, plusieurs observations (notamment la baisse de sa fréquence relative en cours de saison) vont dans le sens d'une moindre capacité colonisatrice de cette espèce par rapport à *E. alphitoides* (Hamelin et al 2016). Ceci pourrait s'expliquer par le fait que *E. quercicola* n'a qu'une forme de dissémination (conidies) alors que *E. alphitoides* bénéficie en plus de la dissémination par les formes sexuées, en particulier ascospores. En assurant de multiples foyers infectieux, cette forme d'infection primaire serait plus efficace au final que les formes drapeaux, parfaitement synchronisées avec l'hôte et assurant un foyer initial plus dense, mais avec une

fréquence d'occurrence très faible (du moins dans les conditions de l'étude).

Au final, la meilleure survie dans les bourgeons durant les hivers doux ne semble pas pouvoir expliquer les pics épidémiques d'oïdium. L'absence de corrélation entre fréquence de drapeaux et/ou d'*E. quercicola* et sévérité de l'oïdium en fin de saison suggère que la présence de cette espèce en plus de *E. alphitoides* ne serait pas déterminante pour expliquer la sévérité des épidémies d'oïdium. Des niveaux élevés d'infection peuvent être observés pour des situations très contrastées, que ce soit en absence d'*E. quercicola* ou avec une forte abondance de cette espèce. Il faut toutefois souligner que les températures minimales hivernales observées dans notre étude (allant de -23 à -3°C ; médiane -11°C) sont toutes inférieures à celles de 1990 ou 2001 dans le piémont pyrénéen, où des pics d'oïdium avaient été observés (Figure 1). En extrapolant notre modèle climatique on obtiendrait des survies exceptionnelles d'*E. quercicola* pour Biarritz en 1990 et 2001, avec une prévalence de drapeaux de l'ordre de 20-40%, ce qui pourrait avoir des conséquences épidémiologiques importantes. Dans une perspective de réchauffement climatique, l'effet d'hivers particulièrement doux reste donc à considérer. Les températures hivernales affectent d'autre part la synchronie entre débourrement des chênes et émission des ascospores, avec un effet sur la sévérité finale de la maladie (Dantec et al 2015). Des études de modélisation sont en cours afin d'étudier si un indice de synchronie pourrait être utilisé comme indice de risque.

Références bibliographiques

- Dantec, CF, Ducasse, H, Capdevielle, X, Fabreguettes, O, Delzon, S, Desprez Loustau, ML. 2015. Escape of spring frost and disease through phenological variations in oak populations along elevation gradients. *Journal of Ecology* 103: 1044-1056
- Desprez Loustau, ML. 2002. L'Oïdium du chêne, une maladie fréquente mais mal connue. *Cahiers du DSF* (1): 95-99.
- Feau N, Lauron-Moreau A, Piou D, Marçais B, Dutech C, Desprez-Loustau ML. 2012. Niche partitioning of genetic lineages involved in the oak powdery mildew complex. *Fungal Ecology* 5: 154-162
- Hamelin, FM, Bisson A, Desprez-Loustau ML, Fabre F, Mailleret L. 2016. Temporal niche differentiation of parasites sharing the same plant host: oak powdery mildew as a case study. *Ecosphere* e01517
- Lonsdale D. 2015. Review of oak mildew, with particular reference to mature and veteran trees in Britain. *Arboricultural Journal*, 37: 61-84.
- Marçais B, Desprez-Loustau M-L. 2014. European oak powdery mildew: impact on trees, effects of environmental factors, and potential effects of climate change. *Annals of Forest Science* 71: 633-642
- Marçais B, Piou D, Dezette D, Desprez-Loustau, ML. 2016. Can oak powdery mildew severity be explained by indirect effects of climate on the composition of the Erysiphe pathogenic complex? *Phytopathology*.
- Mougou A, Dutech C, Desprez-Loustau ML. 2008. New insights into the identity and origin of the causal agent of oak powdery mildew in Europe. *Forest Pathology* 38:275-287
- Mougou-Hamdane A, Giresse X, Dutech C, Desprez-Loustau ML. 2010. Spatial distribution of genetically differentiated groups of oak powdery mildew fungi in France, using quick molecular detection methods. *Annals of Forest Science*: 7-212
- Nageleisen LM. 2014. Quelques indicateurs de la santé des forêts françaises (1989–2014). http://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/thermometre_sante_foret_2014v2.pdf
- Raymond J. 1927. Le blanc du chêne. *Ann Epiphyt*, 13: 94-129.
- Robertson N, Macfarlane, I. 1946. The occurrence of perithecia of the oak mildew in Britain. *Transactions of the British Mycological Society*, 29: 219-220.
- Spotts RA, Chen PM. 1984. Cold Hardiness and Temperature Responses of Healthy and Mildew-Infected Terminal Buds of Apple During Dormancy. *Phytopathology* 74:542-544
- Woodward RC, Waldie JSL, Steven HM. 1929. Oak mildew and its control in forest nurseries. *Forestry*, 3: 38-56.
- Takamatsu S, Braun U, Limkaisang S, Kom-Un S, Sato Y, Cunnington JH. 2007. Phylogeny and taxonomy of the oak powdery mildew *Erysiphe alphitoides* sensu lato. *Mycological Research* 111:809-826