

Université de Montréal

Influence du cultivar et de la source de l'inoculum sur le
développement de la tavelure du pommier

Par
Tristan Jobin

Département de Sciences Biologiques
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures en vue de
l'obtention du grade de M.Sc. en Sciences Biologiques

Décembre 2003

© Tristan Jobin, 2003



QH

302

U54

2004

v. 005

Direction des bibliothèques

AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :
Influence du cultivar et de la source de l'inoculum sur le développement de la tavelure
du pommier

Présenté par :
Tristan Jobin

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

.....
Dr. Jacques Brisson, président-rapporteur

.....
Dr. Peterjürgen Neumann, directeur de recherche

.....
Dr. Odile Carisse, co-directeur

.....
Dr. Marc St-Arnaud, membre du jury

RÉSUMÉ

La tavelure du pommier, causée par le *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint., est la maladie la plus dévastatrice des vergers du nord-est américain. Même si plusieurs outils sont en place afin d'aider les producteurs pomicoles, plusieurs avenues laissent place à des efforts de recherche. C'est le cas de l'influence du cultivar et de l'origine de l'inoculum sur le développement de la tavelure. Étant donné que la plupart des travaux sur la tavelure ont été réalisés avec un cultivar sensible, McIntosh par exemple, il est important de répéter l'expérience avec différentes variétés afin de vérifier si la table modifiée de Mills peut être ajustée en fonction du cultivar, si l'origine de l'inoculum entraîne une variation au niveau de la sensibilité variétale et si les modèles de maturation des ascospores s'appliquent à tous les cultivars. Cinq cultivars représentant 90% de la production québécoise et affichant une sensibilité différente à la tavelure ont été sélectionnés pour notre étude, soient McIntosh, Cortland, Empire, Spartan et Paulared. En se basant sur nos résultats, il appert que la durée de mouillure minimum requise pour une infection varie en fonction du cultivar. Nous avons également pu observer un effet significatif du cultivar, de l'origine de l'inoculum et de l'interaction des deux sur l'efficacité d'infection et la production en conidies par lésions. L'effet du cultivar sur le patron d'éjection des ascospores au printemps a aussi été étudié. Tous les cultivars ont affiché une période d'éjection retardée par rapport au principal modèle utilisé en ce moment au Québec. Des différences ont pu être observées pour le niveau d'éjection initial et le taux d'éjection pour toute la saison. À la lumière des résultats obtenus, il semble clair que les outils en place, la table de Mills et les modèles de maturation d'ascospores entre autres, devront être adaptés afin de tenir compte de l'influence du cultivar et de l'origine de l'inoculum.

Mots-clés : *tavelure, cultivar, inoculum, Venturia, développement maladie.*

ABSTRACT

Apple scab, caused by *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint., is the most destructive disease in northeastern America orchards. Even though many tools are available for the growers, some research areas need to be investigated further. It is the case for the influence of cultivars and inoculum sources on scab development. Since most of the work done on apple scab was done using a susceptible cultivar, such as McIntosh, it is important to study the impact of other varieties on the current tools being used in the orchards. This information may lead to modifications of the Mills table that would include cultivar susceptibility through minimum leaf wetness, and an adjustment of prediction models for ascospore maturation to account for different cultivars. We also investigated the influence of cultivar and of the source of inoculum on infection efficiency and conidia production. Five cultivars, representing 90% of the growing area in Quebec, McIntosh, Cortland, Empire, Spartan and Paulared, were selected for this study. Based on our results, it seems that the minimum leaf wetness required for an infection varies with the cultivar. We also observed considerable variations in infection efficiency and conidia production due to the cultivar and to the origin of the inoculum. The effect of cultivar on ascospore ejection in the spring has also been studied. All cultivars showed a delayed ejection period when compared with the currently used model. Differences have been observed in terms of initial ejection level and seasonal ejection rate. Based on our study, it is clear that the current tools used to manage apple scab must be modified and validated to take in consideration the influence of cultivars and inoculum sources in the orchards.

Keywords: *apple scab, cultivar, inoculum, Venturia, disease development.*

REMERCIEMENTS

Je remercie tout ceux qui ont participé, de près ou de loin, à l'élaboration et au bon déroulement des travaux de recherche présentés dans ce document.

Un merci spécial pour mes deux directeurs de recherche, Dr. Odile Carisse et Dr. Peter Neumann, sans qui rien de tout cela n'aurait pu être possible.

À toute l'équipe de phytopathologie du CRDH, l'équipe de travail la plus productive et la plus sympathique du gouvernement fédéral, merci de votre collaboration, de votre accueil chaleureux et merci pour les innombrables heures de plaisir passées en votre compagnie.

TABLE DES MATIÈRES

Page de présentation du jury	ii
RÉSUMÉ	iii
ABSTRACT	iv
REMERCIEMENTS	v
TABLE DES MATIÈRES	vi
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
INTRODUCTION	1
PRODUCTION POMICOLE.....	1
La pomme.....	1
Ennemis de la pomme	2
LA TAVELURE DU POMMIER.....	2
L'agent pathogène.....	3
Développement de la maladie et symptômes	4
MOYENS ET OUTILS DE LUTTE.....	5
Mesures prophylactiques.....	5
Lutte chimique	6
Dose potentielle d'ascospores	8
Modèles de maturation et d'éjection des ascospores	8
Croissance foliaire.....	9
Table de Mills	10
Sensibilité variétale	11
OBJECTIFS	15
CHAPITRE 1 : ÉTUDE SUR LE NOMBRE D'HEURES DE MOUILLURE MINIMAL REQUIS POUR UNE INFECTION EN SERRE PAR DES ASCOSPORES DU <i>VENTURIA INAEQUALIS</i> SUR CINQ CULTIVARS PRÉSENTANT DIFFÉRENTS NIVEAUX DE SENSIBILITÉ À LA TAVELURE..	16
INTRODUCTION	16
MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	19

Production des arbres	19
Inoculum	19
Dispositif expérimental.....	20
Inoculation.....	20
Séchage.	21
Incubation.....	21
Analyses.	21
RÉSULTATS	22
DISCUSSION	25
CHAPITRE 2 : ÉTUDE DE L'INFLUENCE DE L'INOCULUM SUR LA SENSIBILITÉ RELATIVE DE CINQ CULTIVARS À LA TAVELURE DU POMMIER.....	30
INTRODUCTION	30
MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	35
Production des arbres	35
Inoculum	35
Dispositif expérimental	36
Inoculation.....	36
Incubation.....	37
Collecte des données	37
Analyse des résultats	38
RÉSULTATS	38
DISCUSSION	54
CHAPITRE 3 : ÉTUDE SUR LE PATRON D'ÉJECTION DES ASCOSPORES POUR CINQ CULTIVARS.....	60
INTRODUCTION	60
MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	63
Analyses.	63
RÉSULTATS	64
DISCUSSION	78
CONCLUSION	84

RÉFÉRENCES : 86

LISTE DES FIGURES

Figure 1a. Nombre moyen de lésions par arbre selon le cultivar.....	23
Figure 1b. Nombre moyen de lésions par arbre selon la durée de mouillure.....	24
Figure 1c. Nombre d'heures de mouillure minimum moyen requis pour une infection selon le cultivar.	25
Figure 2a. Efficacité de l'infection pour cinq cultivars de pommier et cinq inoculums d'origines différentes.	41
Figure 2b. Productivité en conidies par lésion pour cinq cultivars de pommier et cinq inoculums d'origines différentes.....	42
Figure 2c. Efficacité de l'infection pour cinq cultivars de pommier en fonction de l'origine de l'inoculum.....	43
Figure 2d. Efficacité de l'infection de cinq inoculums d'origine différente sur cinq cultivars de pommier.....	44
Figure 2e. Productivité en conidies par lésion pour cinq cultivars de pommier en fonction de l'origine de l'inoculum.....	45
Figure 2f. Productivité en conidies par lésions pour cinq inoculums d'origine différente sur cinq cultivars de pommier.	46
Figure 2g. Efficacité de l'infection pour 24 interactions inoculum-cultivar.....	47
Figure 2h. Productivité en conidies par lésion pour 24 interactions inoculum-cultivar.	48
Figure 2i. Graphique d'analyse en groupements hiérarchiques pour 24 interactions inoculum-cultivar regroupés en fonction de l'efficacité de l'infection.....	49
Figure 2j. Graphique d'analyse en groupements hiérarchiques pour 24 interactions inoculum-cultivar regroupés en fonction de la productivité en conidies par lésion.	50
Figure 2k. Interaction compatible entre une conidie (origine : Empire) et la surface supérieure de la feuille d'un pommier (cultivar : Empire) observée au microscope électronique (4500X).	51

Figure 2l. Interaction incompatible entre une conidie (origine : Empire) et la surface supérieure de la feuille d'un pommier (cultivar : Paulared) observée au microscope électronique (1800X).	52
Figure 2m. Interaction incompatible entre une conidie (origine : Empire) et la surface supérieure de la feuille d'un pommier (cultivar : Paulared) observée au microscope électronique (2000X).	53
Figure 3a. Courbe d'éjection des ascospores du <i>Venturia inaequalis</i> pour les cultivars Cortland, Empire, Paulared, McIntosh et Spartan et valeurs prédites par le modèle de Gadoury et MacHardy (1982).	65
Figure 3b. Pourcentage d'ascospores éjectées du <i>Venturia inaequalis</i> pour les cultivars Cortland, Empire, Paulared, McIntosh et Spartan et valeurs prédites par le modèle de Gadoury et MacHardy 1982).	68
Figure 3c. Pourcentage d'ascospores éjectées du <i>Venturia inaequalis</i> pour les cultivars Cortland, Empire, Paulared, McIntosh et Spartan et les cinq réplicats. La courbe représente les valeurs prédites par le modèle de Gadoury et MacHardy 1982). ...	69
Figure 3d. Courbe d'éjection des ascospores du <i>Venturia inaequalis</i> pour le cultivar Cortland.	70
Figure 3e. Courbe d'éjection des ascospores du <i>Venturia inaequalis</i> pour le cultivar Empire.	71
Figure 3f. Courbe d'éjection des ascospores du <i>Venturia inaequalis</i> pour le cultivar McIntosh.	72
Figure 3g. Courbe d'éjection des ascospores du <i>Venturia inaequalis</i> pour le cultivar Paulared.	73
Figure 3h. Courbe d'éjection des ascospores du <i>Venturia inaequalis</i> pour le cultivar Spartan.	74
Figure 3i. Taux d'éjections d'ascospores du <i>Venturia inaequalis</i> et proportion initiale d'ascospores éjectées pour cinq cultivars de pommier.	75
Figure 3j. Accumulation de degrés jours requise pour atteindre 5, 10, 50, 90 et 95% d'ascospores éjectées pour cinq cultivars de pommier.	76

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 3a. Paramètres associés avec chaque modèle d'éjection d'ascospores du <i>Venturia inaequalis</i> pour cinq cultivars de pommier.	77
---	----

INTRODUCTION

PRODUCTION POMICOLE

La pomme est d'une grande importance économique dans l'industrie fruitière au Canada, avec une production annuelle de plus de 400 000 tonnes en 2003 (Anonyme, 2004). L'étendue des vergers en production s'élève à 21 100 hectares, plaçant ainsi la superficie consacrée à la pomiculture au deuxième rang dans l'industrie fruitière, tout juste derrière le bleuet, à 25 200 hectares et devant le raisin, à 9 600 hectares. La surface consacrée mondialement à la production pomicole se chiffre à 5 428 069 ha, la Chine étant au premier rang, avec tout près de 42 % de l'étendue.

Le Québec produit à lui seul près de 33 % des pommes du Canada. Plus de 700 producteurs occupent environ 7500 hectares. La variété McIntosh est de loin la plus cultivée, occupant 62 % de la superficie des vergers (Anonyme, 2003). En ajoutant les cultivars Cortland, Empire, Spartan et Paulared, c'est 90 % de la production québécoise qui est représentée par ces variétés.

La pomme

Le pommier (*Malus domestica* Borkh.) est un membre de la famille des *Rosaceae*, sous-famille *Pomoideae* (Jones et Aldwinckle, 1990; Westwood, 1988). Certains auteurs ont émis l'hypothèse que le pommier provient de l'Asie mineure (Gordon, 1991, Westwood, 1988) et que, suite au déplacement des Grecs et des Romains, la culture du pommier se soit étendue vers l'ouest et le nord de l'Europe (Bultitude, 1983). Les Européens ont ensuite introduit la culture du pommier en Amérique (Bultitude, 1983). La répartition géographique du pommier est toutefois limitée par un besoin de 1000 à 1600 heures à une température de 5°C ou moins et par une tolérance au gel de -30°C (Westwood, 1988).

Ennemis de la pomme

Plusieurs maladies peuvent provoquer des dégâts et occasionnellement des pertes significatives dans les vergers du Québec : la brûlure bactérienne (*Erwinia amylovora* (Burrill) Winslow *et al.*), le blanc du pommier (*Podosphaera leucotricha* (Ell. et Ev.) Salmon), la pourriture du calice du fruit (*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary, *Botrytis cinerea* (Pers.) Fr., *Alternaria spp.*), la maladie du plomb (*Chondrostereum purpureum* (Pers.) Fr.), les chancres (*Nectria galligena* Bres., *Botryosphaeria obtusa* (Schwein.) Shoemaker) et la moucheture (*Schizothyrium pomi* (Mont. et Fr.) Arx. De nombreux ravageurs et organismes nuisibles comme le carpocapse (*Cydia pomonella* (Linnaeus)) et la mouche de la pomme (*Rhagoletis pomonella* (Walsh)), le charançon de la prune (*Conotrachelus nenuphar* (Herbst)), l'hoplocampe (*Hoplocampa testudinea* (Klug)), la tordeuse à bandes obliques (*Choristoneura rosaceana* (Harris)), divers mammifères et nématodes peuvent également causer des dégâts si la gestion est inadéquate. Mais aucun ravageur n'est aussi dévastateur que la tavelure du pommier, causée par le champignon *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.

LA TAVELURE DU POMMIER

La tavelure demeure la maladie la plus susceptible de mettre en danger la rentabilité de la récolte. Par exemple, en 2002 au Québec, certains vergers commerciaux ont essuyé des pertes frôlant 100 %, pertes imputables strictement à cette maladie (Charest, communication personnelle). Le contrôle de la maladie est critique pour les producteurs puisque la présence d'une seule lésion sur le fruit rend ce dernier invendable sur le marché frais. Il n'est donc pas surprenant de constater que 10 % de tous les pesticides utilisés au Québec, toutes cultures confondues, le sont pour réprimer la tavelure du pommier (Anonyme, 1992) et que, dans un verger typique, 45 % des traitements chimiques visent à contrer cette maladie.

La tavelure est maintenant bien établie dans la plupart des régions de production et ce, partout dans le monde, malgré les efforts pour enrayer l'agent pathogène lors de l'apparition des premiers symptômes dans de nouvelles régions. Les exemples d'épidémies rapportés par MacHardy (1996) en Australie et dans les états du Montana et de Washington au cours du XXe siècle illustrent bien l'ampleur de l'apparition et l'efficacité de la propagation de la maladie. Il semble donc clair qu'une région où les conditions climatiques sont favorables au développement de la tavelure n'est pas à l'abri d'une contamination extérieure à court ou moyen terme, dépendant des sources d'inoculum avoisinantes.

L'agent pathogène

L'agent pathogène responsable de la tavelure du pommier est le champignon *Venturia inaequalis*, (anamorphe *Spilocaea pomi* Fr.), un ascomycète qui attaque le genre *Malus*. Le champignon hiverne sous forme de pseudothèces dans la litière au sol et sera libéré sous forme d'ascospores au printemps alors que la température sera plus clémente. Un seul pseudothèce peut contenir environ 150 asques, à raison de huit ascospores par asque (MacHardy, 1996). Les ascospores sont éjectées lors des pluies et atteindront une hauteur de 5 mm tout au plus avant d'être emporté par le vent et d'atteindre potentiellement le jeune tissu foliaire sensible aux infections (Aylor et Anagnostakis, 1991). La maturation des ascospores est fonction de l'accumulation de degrés jours et la période d'éjection s'étire sur environ 6 à 8 semaines. Au Québec, cette période correspond approximativement de la fin d'avril jusqu'à la mi-juin. Les lésions résultant de ces infections par les ascospores sont dites primaires et produiront une grande quantité de conidies afin d'assurer la propagation et la pérennité de chaque individu. Les infections primaires sont donc d'une importance capitale et doivent être réprimées efficacement afin d'éviter des coûts supplémentaires d'applications de fongicides durant l'été et les années suivantes mais aussi afin de diminuer les risques d'infection sur les fruits, très vulnérables, particulièrement aux lésions sur les bouquets floraux, qui produiront des conidies responsables des infections dites secondaires. Plusieurs cycles d'infections secondaires peuvent avoir lieu durant l'été, dépendant de

la fréquence des pluies et de la présence de conditions climatiques propices aux infections. Le champignon s'établit et croît dans la partie sous-cuticulaire de la feuille durant l'été, passera par une brève forme saprobionte en automne avant de croître à nouveau et d'amorcer le stade sexué pour recommencer son cycle de vie au printemps.

Développement de la maladie et symptômes

Afin que le processus d'infection débute sur une feuille, une ascospore ou une conidie doit être déposée sur du tissu foliaire sensible, n'ayant pas encore acquis de résistance ontogénique. Cette résistance se manifeste au cours du développement de la feuille, à un stade qui dépend entre autres du taux de croissance et du cultivar (Schwabe, 1979). Une fois sur la feuille, la présence d'eau est absolument nécessaire pour le déroulement de l'infection (Tomerlin et Jones, 1983). Si l'eau est présente en quantité suffisante et durant un laps de temps adéquat, il y aura formation du tube germinatif et pénétration de la cuticule. Plusieurs autres facteurs sont impliqués, dont la température qui joue un rôle crucial ainsi que le bagage génétique de l'hôte et de l'agent pathogène.

Les lésions peuvent faire leur apparition aussi rapidement que 7 jours après l'infection, en conditions optimales, mais ne deviennent habituellement visibles qu'entre 10 et 20 jours, dépendant encore une fois de multiples facteurs durant la période d'incubation (Tomerlin et Jones, 1983). Une décoloration pâle sur la feuille précédera de deux ou trois jours l'apparition d'une tache olivâtre ou brunâtre, ronde et de taille variable, dépendant du site d'infection, de la résistance ontogénique acquise par la feuille et de la présence d'autres lésions. La coloration plus foncée est due à la présence du mycélium alors que les nombreuses conidies donnent une texture veloutée à la lésion. Sur la pomme, les lésions prendront l'apparence de taches liégeuses craquelées, menant souvent à une déformation du fruit suite à une croissance inégale aux sites d'infection. Lorsqu'elle se développe en entrepôt, la tavelure apparaît sous forme de petits points noirs et est souvent appelée « pin-point scab ». Dans les situations où l'agent pathogène est présent en grand nombre et que les infections sont multiples, les feuilles peuvent être totalement recouvertes de lésions, subir une

déformation importante et éventuellement tomber par manque de ressources énergétiques ou suite à la présence importante de lésions sur le pétiole. Les fruits peuvent quant à eux se fendre complètement, la présence de crevasses ouvrant ainsi la porte à d'autres parasites. Outre les feuilles et les fruits, l'agent pathogène peut infecter pétioles, sépales, hampes florales et, rarement, écailles de bourgeons (MacHardy, 1996).

MOYENS ET OUTILS DE LUTTE

Que ce soit via des mesures chimiques directes comme les fongicides, ou encore par des moyens physiques ou biologiques, plusieurs options s'offrent aux pomiculteurs afin de limiter l'incidence et la multiplication de l'agent pathogène. L'alternative la plus efficace demeure une gestion intégrée, faisant appel à la combinaison de plusieurs méthodes. Malheureusement, le temps et l'argent jouant souvent contre les producteurs, la gestion de la tavelure dans les vergers québécois année après année est toute une aventure et il est rare de pouvoir visiter un verger totalement exempt de tavelure. Voici donc quelques pratiques et outils visant à réduire au minimum l'incidence de la tavelure.

Mesures prophylactiques

L'utilisation de mesures prophylactiques dans la lutte contre la tavelure vise principalement à réduire et même enrayer l'inoculum primaire, c'est-à-dire les ascospores éjectées au printemps. La plupart des stratégies visent donc une intervention pendant le stade saprobionte du champignon, pour contrer ou nuire à la formation des pseudothèces et ainsi inhiber la production d'ascospores. Les méthodes employées peuvent avoir pour cible l'agent pathogène lui-même ou la litière de feuilles au sol. Les interventions au sol incluent, entre autres, le déchiquetage des feuilles, l'application de matière favorisant la décomposition rapide de la litière, l'urée par exemple, et le retrait complet de la litière (Keitt *et al.*, 1941, MacHardy et Jeger, 1983,

Biggs et Warner, 1990, Sutton, 1992, Sutton *et al.*, 2000). Les actions directes sur le champignon peuvent être réalisées en pulvérisant un fongicide ou toute autre substance nocives pour le champignon ou inhibant la formation de pseudothèces. L'application d'organismes vivants affectant le cycle de vie du *V. inaequalis* est également une avenue très intéressante. Certains champignons antagonistes comme *Microsphaeropsis ochracea* (Carisse et Bernier, 2002) et *Athelia bombacina* Pers. (Heye et Andrew, 1983) ont donné de bons résultats en vergers et représentent de bonnes options pour réduire la quantité d'inoculum présent le printemps suivant. L'utilisation de mesures prophylactiques se bute cependant à certains obstacles de taille, cette situation étant particulièrement frappante pour les pomiculteurs québécois. Pour être efficaces, les traitements doivent être réalisés alors que la grande majorité des feuilles se retrouve au sol. Or, il n'est pas rare qu'au Québec, la neige recouvre le sol bien avant que toutes les feuilles ne soient tombées. Les conditions sont alors très défavorables aux pulvérisations, la litière devenant inaccessible et la température étant trop basse pour permettre une bonne interaction entre les produits et l'agent pathogène, surtout dans le cas d'agents de lutte biologique. La possibilité d'appliquer certains traitements après la récolte mais avant la chute des feuilles ou au printemps est en ce moment à l'étude et pourrait constituer une solution aux mauvaises conditions météorologiques des automnes québécois (Carisse et Rolland, 2004).

Lutte chimique

La situation a grandement évolué depuis la fin du XIX^e siècle alors que la bouillie bordelaise, originalement conçue pour contrôler le mildiou de la vigne, fit son apparition dans les vergers européens pour lutter contre la tavelure. De nos jours, un bon nombre de fongicides ayant différents modes d'action sont disponibles. Les applications de fongicides peuvent être faites selon deux approches : la couverture en protection ou en éradication. La plupart du temps, ces deux stratégies sont combinées afin de maximiser l'efficacité des traitements et de réduire la pression de sélection d'individus résistants dans la population du *V. inaequalis*. Les fongicides protectants agiront au niveau de la germination des spores, empêchant ainsi la pénétration du tissu

sensible. Au Québec, l'utilisation repose principalement sur les dithiocarbamates et les fongicides à base de phthalamides. Leur efficacité est très grande puisque ces molécules agissent à plusieurs niveaux sur le champignon, rendant les risques de résistance pratiquement inexistant. La couverture foliaire est cependant critique puisqu'une surface non protégée est vulnérable à une infection. Plusieurs cas d'incidence inexplicée de tavelure sont d'ailleurs attribués à une mauvaise couverture foliaire suite à une application en conditions défavorables, avec un pulvérisateur inadéquatement calibré ou selon certains paramètres, la vitesse du tracteur par exemple, erronés. Les fongicides éradicants agissent sur le champignon en inhibant le développement de ce dernier plusieurs heures, jusqu'à 96, selon le produit, après le début de l'infection. Plusieurs familles de molécules sont utilisées au Québec, notamment les benzimidazoles, thiophanates, inhibiteurs d'ergostérol, anilino-pyrimidines et les strobilurines. Ils peuvent donc être utiles si les conditions météorologiques ne permettent pas une bonne couverture en protection ou encore si la concentration d'inoculum est très élevée, réduisant ainsi les risques d'infection. Les producteurs peuvent également n'utiliser strictement que cette classe de fongicides, en se basant sur les infections calculées par les systèmes prévisionnels, stoppant ainsi les infections dans les premiers jours de développement. Cette stratégie est cependant à risques puisqu'il est envisageable que les conditions ambiantes empêchent tout arrosage durant une bonne période de temps. Par exemple, une forte pluie suivie d'averses fréquentes combinées à de forts vents durant quelques jours risque de causer des maux de tête à un producteur se fiant uniquement à cette approche. La plupart de ces fongicides ont la capacité d'agir autant en protection qu'en éradication. Il est donc possible d'arroser selon un calendrier précis en tenant compte de la durée d'action respective. Cependant, cette approche comporte des risques, surtout en périodes d'infections sévères, où la concentration d'inoculum est plus élevée. La plupart des producteurs utilisent donc une combinaison de toutes ces approches dans le but premier de tenir en échec les infections primaires afin d'éviter des dépenses supplémentaires durant le cours de l'été. Un choix judicieux de produits pour l'élaboration de la gestion est également critique afin d'éviter le développement de résistance aux fongicides dans le verger. Plusieurs articles rapportent l'émergence de

souches résistantes dans diverses régions à travers le monde, causant d'importantes pertes de rendement si la détection est tardive et l'utilisation des fongicides inappropriée (Dekker, 1977, Jones, 1981, Thind *et al.*, 1986, Hilderbrand *et al.*, 1988, Sholberg *et al.*, 1989, Köller *et al.*, 1991, Smith *et al.*, 1991, Braun et McRae, 1992, Carisse et Pelletier, 1994,; Kunz *et al.*, 1997). Encore pire, dans certains cas, la résistance ne se limite pas à un seul fongicide mais à plus d'une classe (Köller et Wilcox, 2001) et le nombre de molécules différentes propices à utilisation s'en voit diminué, augmentant du même coup la probabilité de voir apparaître d'autres souches résistantes.

Dose potentielle d'ascospores

L'évaluation du PAD, le potentiel d'ascospores (traduit de l'anglais pour potential ascospore dose), est réalisée en fin de saison, à l'automne (MacHardy *et al.*, 1999). Le PAD se veut en fait une estimation de la production d'ascospore par mètre carré de sol dans le verger. Un relevé de tavelure est effectué en automne tout juste avant la chute des feuilles. On obtient ainsi le nombre de lésions par mètre carré de feuille. Ce nombre est multiplié par plusieurs facteurs de conversion afin d'obtenir une valeur finale, représentant la dose d'ascospore qui sera théoriquement présente lors du printemps suivant. Ce nombre est comparé à une échelle établie par MacHardy *et al.* (1993) et permet de déterminer les stratégies de régies de fongicides offertes au producteur. Si le PAD est très faible, il est envisageable de réduire le nombre de traitements, surtout en début de saison où la quantité de tissu sensible est faible. L'évaluation du PAD s'avère donc très utile, surtout pour les vergers où l'inoculum est bas et où les producteurs sont prêts à adopter une gestion moins conservatrice.

Modèles de maturation et d'éjection des ascospores

Plusieurs modèles ont été élaborés afin de prédire le début et la fin de la période d'éjection des ascospores (Massie et Szkolnik, 1974, Gadoury et MacHardy, 1982, James et Sutton, 1982, Proctor, 1982, St-Arnaud *et al.*, 1985, Lagarde, 1988, St-

Arnaud et Neumann 1990b, Rossi *et al.*, 2000). Se basant sur plusieurs critères comme l'accumulation de degrés jours, la fréquence des pluies et la luminosité, les chercheurs ont pu établir une relation faisant état de la proportion d'ascospores matures et prêtes à être éjectées par rapport au stock d'ascospores immatures restant. Ainsi, les producteurs sont dotés d'excellents outils pour établir le début et la fin des éjections d'ascospores. Il peut cependant s'avérer difficile de valider certains modèles en conditions de champ, surtout dans une autre région que celle où le modèle a été conçu. La disparité des conditions environnementales pendant les éjections entre les régions éloignées compliquent d'autant plus les choses mais certains modèles sont robustes et peuvent être utilisés à grande échelle (Gadoury et MacHardy, 1982). MacHardy et Gadoury (1985) ont élaboré et validé un modèle prédisant la maturation des ascospores durant toute une saison à partir de l'accumulation de degrés jours. Le stade phénologique «pointe argentée» du cultivar McIntosh est utilisé comme point de départ et plus de 25 ans de données météorologiques accumulées ont permis de développer un modèle pour toute la saison des éjections primaires. Ainsi, il est possible de prédire la proportion d'ascospores matures à une date ultérieure précise. Il y a cependant une certaine marge d'erreur, mais les résultats publiés sont tout de même probants et ce modèle s'avère un excellent outil dans la gestion des risques de tavelure.

Croissance foliaire

La présence ou non d'ascospores doit cependant être corrélée à une autre variable importante : la présence de jeune tissu sensible. Très peu d'études ont porté sur l'importance attachée à la croissance foliaire durant la période d'éjection primaire ou encore au stade phénologique du pommier lors des premières éjections. Pourtant, l'absence de tissu sensible réduit nécessairement le risque d'infection à zéro, peu importe la quantité de spores présentes dans l'air. Moller (1980) a démontré que le stade phénologique varie entre les cultivars au moment de la première éjection. Ce phénomène était déjà bien connu, certaines variétés ayant un débourrement plus hâtif et conséquemment présentant un stade différent au moment des premières éjections. Ce qui n'est pas considéré, par contre, est l'influence de la quantité de tissu foliaire

sensible sur la sévérité de l'infection. En effet, un cultivar présentant un stade phénologique plus avancé sera plus enclin à un risque sévère vu la plus grande quantité de tissu présent. La croissance foliaire durant les éjections primaires semble également être passablement ignorée dans la littérature sur la tavelure. La possibilité de modéliser cette croissance selon les conditions météorologiques tout au long de la saison procurerait sans doute un outil profitable aux producteurs pour la gestion des applications fongicides en les guidant au niveau de la nécessité de traiter ou non, dépendant du taux d'apparition de nouveau feuillage. Seem et Szkolnik (1978) ont publié une étude des différents stades phénologiques pour les cultivars Cortland et McIntosh en fonction de la température mais la publication d'un deuxième article avec deux années de données supplémentaires et une compilation mathématique, n'a jamais eu lieu.

Table de Mills

Suite à l'établissement des paramètres qui influencent l'infection, soient la température, la présence d'eau libre à la surface du tissu et l'humidité relative, au début du vingtième siècle, il restait à les quantifier et à obtenir les données les reliant les uns aux autres. Keitt et Jones (1926), furent les premiers à publier un article sur le temps minimum requis pour une infection en fonction de la température. Un peu moins de vingt ans plus tard, W. D. Mills publia les résultats de ses longues années d'observations (Mills, 1944) et sept ans plus tard, une courbe fut établie et publiée, faisant état de la relation entre la température et le temps de mouillure minimum requis pour obtenir une infection légère, modérée ou sévère (Mills et Laplante, 1951). De plus, Mills et Laplante firent la distinction entre les ascospores et les conidies, proposant que les conidies prenaient $2/3$ du temps requis par les ascospores pour infecter le tissu dans les mêmes conditions. La table de Mills, élaborée à l'origine pour avertir les producteurs des instances où un arrosage au soufre est nécessaire, a été modifiée quelque peu afin de corriger certaines erreurs et anomalies révélées par les connaissances acquises via la recherche à travers les décennies. À mesure que des études semblables à celle de Mills et Laplante ont été publiées (Moore, 1964, Sys et

Soenen, 1970, Schwabe, 1980, Olivier, 1983, 1984, Bosshard *et al.*, 1985), on peut noter que ces derniers semblaient avoir surestimé le temps nécessaire requis pour obtenir une infection à partir d'ascospores. En fait, la majorité des auteurs s'accordaient pour dire que la table de Mills comporte un écart d'environ trois heures avec les résultats obtenus. Grâce aux travaux de Brook (1969), qui ont démontré que l'éjection des ascospores se faisait en très grande majorité (95-99%) durant le jour, la table de Mills, qui tenait compte autant des pluies diurnes que nocturnes, a pu être réajustée. Ainsi, MacHardy et Gadoury (1989), ont publié une nouvelle table basée sur la température et de nombre d'heures de mouillure requis pour une infection légère, modérée ou sévère, comme Mills l'avait fait en 1944. La courbe décrivant les critères pour une infection légère est la plus utilisée, étant donné qu'une seule tache rend le fruit invendable à l'état frais. Cette attitude est plutôt conservatrice. La plupart des tests ayant été réalisés avec McIntosh, un cultivar très sensible, et avec un inoculum très élevé, il est envisageable que certaines situations impliquant des cultivars plus tolérants et un inoculum plus faible pourraient permettre l'utilisation d'une autre courbe d'infection.

Sensibilité variétale

Tous les cultivars n'ont pas la même sensibilité à la tavelure (Carisse et Dewdney, 2002, Dewdney *et al.*, 2003). La différence de sensibilité dépend de leur bagage génétique distinct. Pourtant, les implications concrètes de la sensibilité variétale en verger ont été peu étudiées et approfondies au cours des dernières décennies. Quelques auteurs ont élaboré des listes de sensibilité basées strictement sur des observations en verger par des conseillers ou par les producteurs (Aldwinckle 1974, Olivier *et al.* 1984). Szkolnik (1978) a réalisé une étude impliquant 30 cultivars, en mettant l'accent sur le nombre de lésions en fonction de l'âge de la feuille, le type de lésions et la production de conidies. Des tests en serres ont été réalisés avec des conidies et les essais en champ ont été faits avec des ascospores, laissant les pommiers à proximité d'un verger abandonné durant la période des éjections primaires. Szkolnik a clairement démontré certaines différences entre des cultivars commerciaux mais ne

fournit pas de suggestion quant à l'utilisation de ces différences dans un système prévisionnel ou dans une modification de régies de fongicides. Schwabe (1980) s'est penché sur le nombre d'heures minimum de mouillure requis pour une infection par des ascospores et des conidies en fonction du cultivar. Bien que les cultivars affichent des courbes d'infection différentes, il est difficile d'en tirer des conclusions précises, les conditions d'inoculation semblant être variables entre les essais. Plusieurs applications pratiques ont été proposées à partir de ces travaux mais aucune impliquant la sensibilité variétale n'a été proposée par l'auteur. Sys et Soenen (1970) se sont également concentrés sur les critères d'infection nécessaires à une infection, en particulier le nombre d'heures de mouillure requis pour une infection selon Mills et Laplante (1951) en utilisant deux cultivars, McIntosh et Golden Delicious, mais les deux jeux de données ont été combinés sans discrimination. Jeger (1981), dans une étude portant sur le suivi de la tavelure au cours de la saison, a observé une différence significative entre six cultivars en plantation mixte au niveau de l'incidence, de la sévérité et du nombre de conidies par lésion. L'auteur a également souligné l'importance du stade phénologique, de l'origine de l'inoculum et du design de plantation dans le développement de la maladie. Aucune avenue concrète n'a malheureusement été proposée afin d'utiliser ces facteurs dans une modification de la régie de fongicides. En 1992, les résultats d'une étude exhaustive sur neuf cultivars commerciaux de Nouvelle-Angleterre ont été rapportés par Smith (1992). L'objectif était de quantifier la résistance partielle des neuf cultivars et d'évaluer l'importance des critères utilisés pour mesurer cette résistance. La densité de pseudothèces et d'asques, la production d'ascospores, le taux de maturation, la quantité de tissu sensible à chaque stade phénologique, la date associée à chaque stade phénologique, la période d'incubation, la production de conidies par lésion, le développement de la maladie et la résistance ontogénique ont été répertoriés pour les neuf cultivars. L'incidence et la sévérité de la maladie ont différencié significativement entre les cultivars, tout comme la production en conidies. Encore une fois, aucun moyen concret n'a été apporté afin d'utiliser ces données et conclusions en conditions de vergers commerciaux. Les résultats de cette étude demeurent certes intéressants, mais n'ont pas été publiés. Plus récemment, une étude ayant pour but d'évaluer plusieurs

composantes de résistance partielle chez 21 cultivars plantés au Canada a été réalisée (Dewdney, 2000, Dewdney *et al.*, 2003). De plus, le nombre d'heures de mouillure minimal requis pour l'infection, une information capitale dans le calcul du risque, a été établi pour cinq cultivars (McIntosh, Empire, Jonagold, Royal Gala et Spartan). Trois essais en serres avec des ascospores ont démontré que les cultivars affichent des sensibilités significativement différentes à la tavelure lorsque la sévérité de la maladie, les périodes d'incubation et de latence, la taille des lésions et la production de conidies sont tenus en compte. Des essais en champ et en serres ont également permis de démontrer certaines différences entre le nombre d'heures de mouillure requis pour une infection en fonction du cultivar. Les 21 cultivars ont donc été classés selon les composantes de résistance partielles les plus importantes. Selon cette étude, il serait possible d'inclure la sensibilité variétale dans les outils de prévision qui sont déjà à la disposition des producteurs afin de mieux gérer le nombre de traitements fongicides. Cependant, un critère de base doit être établi afin de s'assurer de la validité de ce classement et afin de permettre de prendre une décision lorsque vient le temps d'arroser ou non. Le nombre d'heures de mouillure minimal requis pour une infection semble le critère le plus approprié.

L'utilisation de cultivars résistants ou tolérants à la tavelure peut s'obtenir via deux approches. L'insertion d'un gène majeur de résistance dans un nouveau cultivar par un croisement avec un parent résistant e.g. *Malus floribunda* (Crosby *et al.* 1992, Laurens, 1999) peut s'avérer une bonne option. Les critères agronomiques stricts demandés par les producteurs et les préférences des consommateurs pour des cultivars reconnus ont cependant restreint le nombre de cultivars ayant percé le marché et ces derniers sont peu fréquemment retrouvés en grand nombre dans les vergers. De plus, leur durée de vie semble limitée puisque l'apparition de nouvelles races de *V. inaequalis* comportant le bagage génétique nécessaire pour surmonter les gènes de résistance a été rapide (Parisi *et al.*, 1993). Les pommiers étant une production pérenne, souvent durant près de 20 ans, une perte de contrôle dans les premières années est totalement inacceptable. L'utilisation de la sensibilité différentielle des cultivars déjà en plantation dans les vergers commerciaux s'avérerait une voie plus facile, économisant plusieurs années nécessaires au développement de nouvelles

variétés tout en procurant aux consommateurs les variétés auxquelles ils sont habitués. De plus, nous savons maintenant que certaines variétés sont moins sensibles que d'autres. Mais plusieurs questions et problématiques sont encore non résolues. Tout d'abord, quelle sera la durée de vie des cultivars plus tolérants? Pouvons-nous prédire qu'il y aura perte de contrôle comme c'est parfois le cas pour la résistance monogénique? Et comment doit-on incorporer les informations obtenues dans un programme de lutte intégrée?

Contrairement à la plupart des variétés issues de croisements contrôlés, la résistance, partielle dans le cas présent, à la tavelure dépend de plusieurs gènes mineurs (Johnstone, 1931, Hough, 1944). Il en résulte donc que l'adaptation par l'agent pathogène devrait être beaucoup plus difficile, puisque plusieurs gènes, et non un seul, doivent être contournés. Mais il est important de garder en mémoire que ces cultivars affichent toutefois une certaine sensibilité à la tavelure et que, conséquemment, une certaine partie de la population de *V. inaequalis* possède les gènes nécessaires à l'infection de ces cultivars. La rapidité d'adaptation des populations est cependant inconnue et la vitesse de propagation des individus en question est également inconnue. Il serait donc envisageable que la sensibilité variétale puisse varier d'un verger à l'autre, en réponse à la variabilité à l'intérieur de la population de *V. inaequalis* présente.

OBJECTIFS

Trois objectifs sont visés afin d'étudier l'influence de la sensibilité variétale sur le développement de la tavelure.

1. Étudier le nombre d'heures de mouillure minimal requis pour une infection par le champignon *Venturia inaequalis* chez cinq cultivars communs au Québec : McIntosh, Cortland, Empire, Spartan et Paulared.
2. Investiguer l'influence de la source de l'inoculum sur la sensibilité variétale à la tavelure afin d'estimer la durabilité et la constance de la résistance partielle.
3. Étudier l'influence de la variété de pommier sur le patron d'éjection des ascospores au printemps.

CHAPITRE 1 : ÉTUDE SUR LE NOMBRE D'HEURES DE MOUILLURE MINIMAL REQUIS POUR UNE INFECTION EN SERRE PAR DES ASCOSPORES DU *VENTURIA INAEQUALIS* SUR CINQ CULTIVARS PRÉSENTANT DIFFÉRENTS NIVEAUX DE SENSIBILITÉ À LA TAVELURE.

INTRODUCTION

Malgré plus de 100 ans de recherche sur le sujet, la tavelure est encore bien présente et établie dans bon nombre de vergers au Québec (Carisse et Dewdney, 2002). Plusieurs moyens de répression et nombreux outils de lutte sont disponibles pour les producteurs mais quelques avenues restent peu utilisées. Il est connu depuis longtemps que les différentes variétés de pommiers affichent une sensibilité différente à la tavelure. Cependant, peu de solutions concrètes ont été apportées afin de mettre à profit les cultivars plus tolérants. Plusieurs composantes de la résistance partielle (production d'ascospores, temps d'incubation et de latence, production de conidies, résistance ontogénique) ont été étudiées afin de fournir des paramètres précis dans le but de profiter d'une caractéristique particulière d'un cultivar donné pouvant aider à diminuer le nombre de traitements fongicides tout en obtenant un contrôle adéquat de la maladie (Smith, 1992, Dewdney, 2000). Le nombre d'heures de mouillure nécessaire à une infection, la base même de la Table de Mills, a également été investigué à quelques reprises. Cependant, la plupart de ces travaux n'ont fait aucune discrimination reliée au cultivar. En fait, dans la grande majorité des cas, un cultivar sensible a été utilisé, ayant pour conséquence un modèle de prévision conservateur, puisque basé sur des résultats obtenus dans des conditions optimales d'infection pour l'agent pathogène. Ces modèles ne sont toutefois pas le miroir de la situation actuelle dans les vergers, où bon nombre de cultivars ayant différents niveaux de sensibilité à la tavelure sont plantés.

Keitt et Jones (1926) furent les précurseurs des travaux effectués sur le nombre d'heures de mouillure, mettant en lumière l'influence de la température sur les

infections primaires et établissant un parallèle entre le nombre d'heures de mouillure et la sévérité de la maladie. Plusieurs années plus tard, suite à une longue recherche sur le sujet, Mills et Laplante (1951), donnant suite aux recherches de Mills en 1944, publièrent trois courbes d'infection dépendant de la température et du nombre d'heures de mouillure. Le cultivar McIntosh, reconnu pour être très sensible à la tavelure, a été utilisé pour tous les essais. De plus, étant donné les standards élevés des consommateurs sur le marché frais, le fruit étant invendable dès qu'une lésion est apparente, seule la courbe référant à une infection légère est utilisée. Il en résulte donc une approche extrêmement conservatrice. Les résultats de Mills et Laplante, légèrement corrigés plus tard par MacHardy et Gadoury (1989), ont cependant été une grande percée et sont toujours à la base des systèmes prévisionnels encore appliqués aujourd'hui. Sys et Soenen (1970) ont publié les résultats d'une étude sur les critères d'infection, notamment le nombre d'heures de mouillure nécessaire à une infection et ce pour deux cultivars, McIntosh et Golden Delicious, encore une fois deux variétés sensibles à la tavelure. De plus, les données pour les deux cultivars ont été combinées, empêchant de noter toutes différences entre les deux cultivars. Schwabe (1980), en validant les données des tables de Mills pour sa région, a établi des courbes différentes en fonction des cultivars. Plusieurs patrons ont ainsi pu être démontrés, laissant entrevoir la possibilité d'adopter différentes régies de fongicides en fonction de la sensibilité respective des cultivars. Olivier (1983, 1984) a quant à lui proposé une nouvelle courbe, la courbe d'Angers, encore plus conservatrice, afin de pallier aux situations où l'inoculum initial est particulièrement élevé, comme c'était le cas dans certaines régions de la France à l'époque. Olivier a d'ailleurs été l'un des premiers à suggérer l'intégration de la sensibilité variétale dans la lutte à la tavelure. La possibilité d'utiliser toutes les courbes établies par Mills ainsi que la courbe d'Angers dépendant de la sensibilité différentielle a été suggéré. Il a cependant fallu attendre près de 20 ans avant qu'une étude soit réalisée en ce sens. Après avoir étudié plusieurs composantes de résistance partielle chez 21 cultivars, Dewdney (2000) s'est penché sur le nombre d'heures de mouillure minimal requis à une infection en verger et en serre pour cinq cultivars commerciaux (Jonagold, Empire, Royal Gala, McIntosh et Spartan). Bien que les essais aient été non concluants en verger, les essais en serre ont donné

d'intéressants résultats. En plus d'observer un effet significatif du cultivar sur le nombre de lésions, confirmant ainsi la sensibilité variable entre les cultivars utilisés, différentes périodes de mouillure minimale ont pu être observées pour ces mêmes cultivars. McIntosh affichait une période minimale moyenne de 6.0 heures alors que Jonagold nécessitait en moyenne 12.7 heures. Une courbe d'infection a été établie pour chaque cultivar, se rapprochant ainsi de ce qui avait été fait par Schwabe (1980). L'allure générale des courbes ne ressemblait toutefois pas à ce qui avait été obtenu précédemment par Schwabe, en particulier pour Spartan et McIntosh, pour qui on pouvait observer plateaux et pics au sein de la courbe. Dewdney a proposé que les cultivars plus tolérants, ceux qui affichaient une période de mouillure minimale plus élevée, soient inclus dans une régie de fongicide retardée, une fois que les résultats auraient été validés en champ. Aucune mention n'est cependant faite au sujet des ajustements possibles durant la période d'infections primaires. Serait-il possible d'utiliser des courbes plus conservatrices dans la prédiction des infections pour un cultivar plus tolérant? Par exemple, dans le cas de l'étude réalisée par Dewdney, le cultivar Jonagold, avec une période de mouillure minimale moyenne de 12.7 heures, ou encore le cultivar Empire, avec 11.3 heures, ne pourraient-ils pas être traités en fonction des infections prévues par la courbe de risque modéré proposé par Mills ou encore par une courbe d'origine suisse, moins conservatrice (Schuepp *et al.*, 1984, Bosshard *et al.*, 1985)?

En tenant compte de cinq cultivars, soient Cortland, Empire, Paulared, McIntosh et Spartan, représentant 90% de l'étendue des vergers québécois et ayant déjà été évalués pour différentes composantes de résistance partielle, nous évaluerons la possibilité d'utiliser le nombre d'heures de mouillure minimum requis pour une infection par les ascospores du *V. inaequalis* comme critère pour utiliser une différente approche dans la lutte contre la tavelure.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Production des arbres

Les arbres ont été greffés sur Malling Merton (MM) 106 et plantés dans des pots de six litres entre les 3 et 10 avril 2002. Cinq cultivars ont été sélectionnés pour leur importance dans les vergers québécois et leur sensibilité à la tavelure du pommier selon l'étude de Dewdney (2000) soient : McIntosh, Cortland, Empire, Spartan et Paulared. Les cinq premières semaines de croissance se sont déroulées en serre, les pommiers ont ensuite été transportés à l'extérieur jusqu'à 48 heures avant l'un des deux essais qui ont eu lieu en date du 17 mai et 18 juin. La croissance a été limitée à une seule pousse végétative par arbre. Les pousses excédentaires et bourgeons issus du porte-greffe ont été taillés ou enlevés dès leur apparition afin de favoriser une seule pousse vigoureuse. Aucun traitement fongicide n'a été utilisé avant les essais. Un seul traitement insecticide, visant l'enrayement des pucerons, a été nécessaire avant les tests.

Inoculum

Une grande quantité de feuilles tavelées provenant des cinq cultivars susmentionnés ont été échantillonnées dans trois vergers différents les 21 et 22 novembre 2001 et congelées afin de servir de source d'inoculum pour les essais en serre. En vue des essais, les feuilles ont été soumises à des hausses graduelles de température et la maturation des pseudothèques a été suivie de manière à obtenir un maximum d'ascospores matures et viables prêtes à éjecter. La viabilité de l'inoculum a été vérifiée par des tests de germination sur milieu gélosé (Water-agar) en comptant 100 spores au microscope et en prenant le nombre de spores dont le tube germinatif était égal ou supérieur à la moitié de la longueur de la conidie après 24 heures par rapport au nombre total.

Dispositif expérimental.

Les deux essais ont nécessité un total de 250 pommiers chacun : dix traitements (0, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16 et 18 heure(s) de mouillure) avec cinq réplicats pour cinq cultivars. Les pommiers ont été disposés aléatoirement dans la serre pour l'inoculation ainsi que pour l'incubation.

Inoculation

Les feuilles tavelées des cinq cultivars ont été mélangées de manière à obtenir l'inoculum le plus homogène possible et installées sur un grillage à 180 centimètres du sol et en moyenne 90 centimètres des pommiers. Les feuilles ont été arrosées abondamment durant dix minutes pour débiter le processus d'éjection. Après une autre période de dix minutes, le temps nécessaire à l'égouttement du surplus d'eau, un système d'arrosage automatique (Myst-A-Matic, E. C. Geiger, Harleysville, Pa.) a été mis en marche afin d'assurer une mouillure constante du feuillage et de conserver l'humidité relative à plus de 95%. Durant tout le processus d'inoculation, la température de la serre a été gardée entre 19 et 21 degrés Celsius. Les 25 pommiers témoins, cinq pour chaque cultivar, choisis aléatoirement, ont été sortis à ce moment et entreposés dans une autre serre à 20 degrés Celsius et moins de 50% d'humidité relative. Après deux heures de mouillure, 25 autres pommiers, encore une fois choisis aléatoirement et représentant les cinq cultivars ont été retirés de la serre et placés en conditions de séchage. Ce processus a été répété à chaque intervalle de deux heures jusqu'à une durée de mouillure de 18 heures. Après quatre heures de mouillure, la source d'inoculum a été enlevée de la serre. Vingt boîtes de Petri de Water-agar qui avaient été disposés dans toute la serre pour recueillir des ascospores et s'assurer de la viabilité de l'inoculum ont également été enlevées et mis à 20 degrés Celsius pour être observés 24 heures plus tard.

Séchage.

Une fois retirés de la serre d'inoculation, les pommiers ont été placés dans une autre serre pour mettre fin à la période de mouillure. Des ventilateurs à intensité moyenne ont servi pour le séchage du feuillage. Le processus demandant environ 5 à 8 minutes, les pommiers ont donc été sortis 10 minutes avant la fin de la durée de mouillure pour se pourvoir d'un maximum de précision dans l'estimation du temps de mouillure. Les pommiers ont été entreposés dans cette serre durant 72 heures après la fin de la dernière période de mouillure. En se basant sur MacHardy (1996), ce laps de temps est amplement suffisant pour s'assurer que les lésions qui feront leur apparition sur les pommiers sont strictement issues de la période d'infection voulue et non des périodes de mouillure ou d'humidité relative élevée subséquentes.

Incubation.

Après la période de séchage, les pommiers ont été replacés aléatoirement dans la même serre ayant servi à l'inoculation, après nettoyage complète de cette dernière avec un savon désinfectant, à une température de 20 degrés Celsius et une humidité relative supérieure à 90%. Des précipitations journalières ont également été assurées par le système de brumisation Myst-a-Matic. L'apparition de symptômes a été suivie régulièrement. L'incidence et la sévérité des symptômes ont été relevées à quatre reprises pour le premier essai et trois reprises pour le deuxième, à moins de cinq jours d'intervalle entre les relevés. L'évaluation finale a eu lieu après 24 et 20 jours, respectivement, pour les deux essais.

Analyses.

Un test d'homogénéité des variances (F-test) a été utilisé pour déterminer si les données provenant des deux essais pouvaient être combinées. Une analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour déterminer l'effet du cultivar et de la période de mouillure sur le nombre de lésions par pommier. Une analyse de variance a également été utilisée pour déterminer l'effet du cultivar sur le nombre d'heures minimum de mouillure requis pour engendrer une infection (minimum de une lésion par arbre). Un test de comparaison multiple (LSD) a été utilisé pour déterminer la différence entre les moyennes obtenues. Toutes les analyses statistiques ont été faites à l'aide du logiciel SAS (Statistical Analysis System, version 8).

RÉSULTATS

Le test d'homogénéité des variance a indiqué que les variances étaient homogènes ($P > 0.05$), conséquemment les données des deux essais ont été combinées. L'analyse de variance a démontré qu'il y avait une différence significative entre le nombre de lésion par arbre selon le cultivar ($P < 0.0001$). Le nombre de lésions le plus élevé a été observé sur la variété McIntosh avec une moyenne de 12.0 lésions par arbre, suivi de Empire et Cortland avec respectivement 9.0 et 8.7 lésions par arbre. Significativement moins ($P < 0.0001$) de lésions ont été observées sur le cultivar Spartan avec une moyenne de 4.7 lésions par arbre et sur le cultivar Paulared avec seulement 0.5 lésion par arbre (Figure 1a).

L'analyse de variance a également démontré qu'il y avait un effet significatif ($P < 0.0001$) de la durée de mouillure sur le nombre de lésions par arbre pour tous les cultivars à l'exception du cultivar Paulared. Toutefois, une augmentation progressive du nombre de lésions par arbre en fonction de la durée de mouillure n'a pas été observée (Figure 1b). En fait pour les cultivars McIntosh et Empire, on a pu observer une augmentation du nombre de lésion après une exposition de 6 à 10 heures de mouillure puis une diminution du nombre de lésions lorsque la période de mouillure était de 12 à 18 heures. Pour les cultivars Cortland et Spartan une augmentation en dents de scie a été observée lors que la durée de mouillure augmentait de 6 à 18 heures.

Pour le cultivar Paulared, très peu de lésions ont été observées sans égard à la durée de mouillure (Figure 1b).

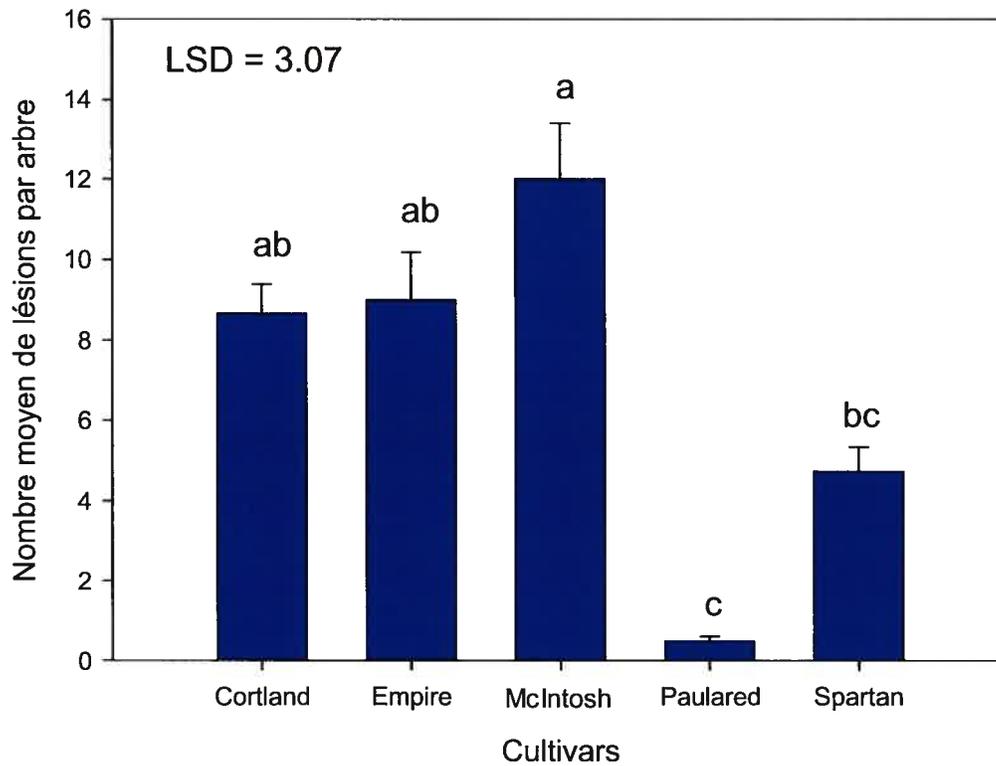


Figure 1a. Nombre moyen de lésions par arbre selon le cultivar. Les valeurs des barres avec la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de LSD à un niveau de confiance de $\alpha = 0.05$.

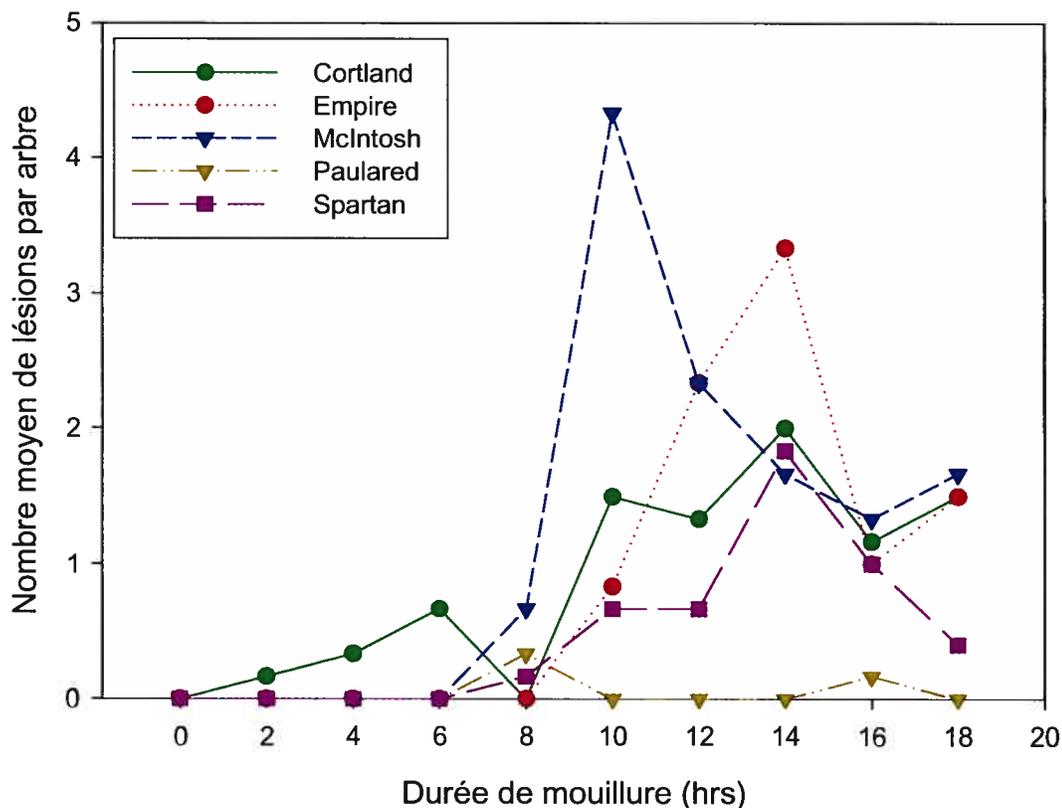


Figure 1b. Nombre moyen de lésions par arbre selon la durée de mouillure.

Le nombre d'heures minimum requises pour engendrer au moins une lésion par arbre a significativement varié selon le cultivar testé. Pour Paulared, le cultivar le moins sensible, le nombre d'heure de mouillure minimum était de 14.33 heures, significativement ($P=0.0260$) plus élevé que pour Spartan et Empire avec respectivement 11.67 et 11.00 heures et que pour McIntosh avec 9.33. Finalement, le nombre d'heure de mouillure minimum le plus court, 7.67 heures, a été observé pour le cultivar Cortland (Figure 1c).

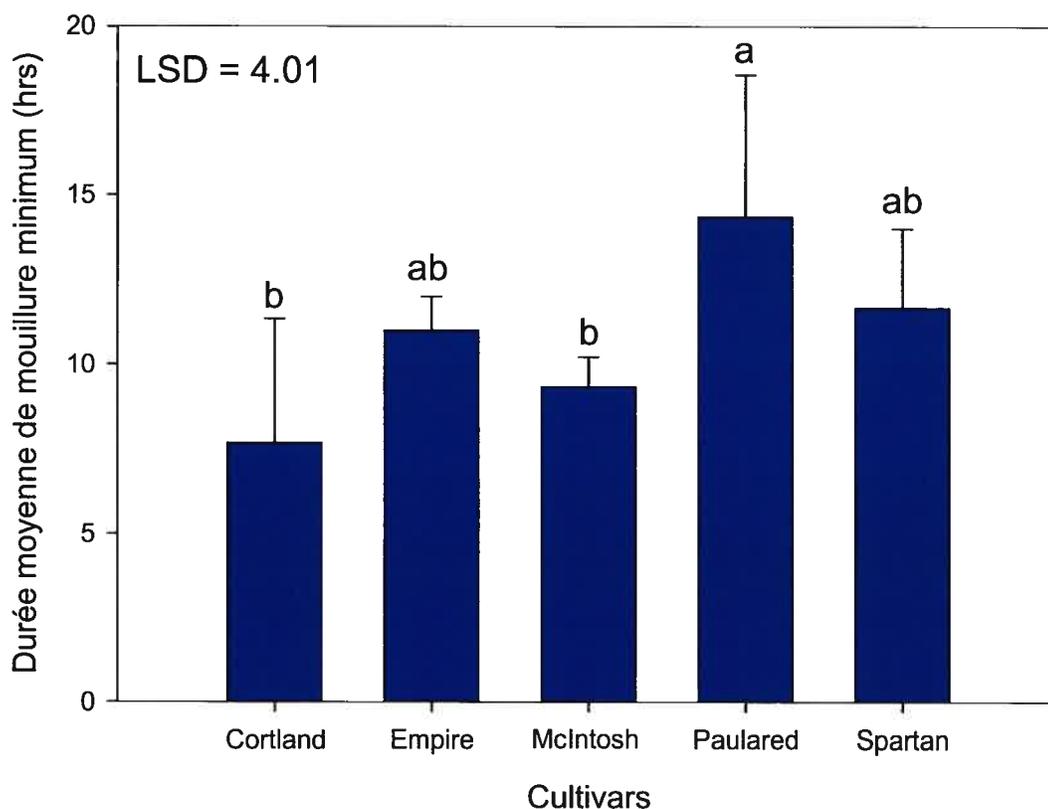


Figure 1c. Nombre d'heures de mouillure minimum moyen requis pour une infection selon le cultivar. Les valeurs des barres avec la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de LSD à un niveau de confiance de $\alpha = 0.05$.

DISCUSSION

Compte tenu que la proportion des vergers occupée par le cultivar très sensible McIntosh tend à diminuer, il est important d'acquérir des connaissances sur les autres cultivars afin de modifier, s'il y a lieu, les calendriers d'arrosage de fongicide. La table de Mills, qui établit le risque d'infection en fonction de la durée de mouillure du feuillage et de la température durant la période de mouillure est le principal outil utilisé pour gérer les pulvérisations fongicides. Cette table a toutefois été développée à partir

d'observations sur le cultivar McIntosh uniquement. Puisque ce cultivar est très sensible, il est possible que cette table surestime les risques d'infection pour les cultivars moins sensibles. Dans les années 80, Olivier (1983, 1984) suggère de moduler les risques d'infection estimés selon la table de Mills pour tenir compte de la sensibilité relative des cultivars. Ainsi, un cultivar peu sensible ne serait traité avec un fongicide que lorsque le risque d'infection est élevé alors que pour un cultivar sensible ce serait lorsque le risque est moyen ou faible. Pour valider cette approche il était important de déterminer si le nombre d'heures minimum de mouillure du feuillage varie en fonction de la sensibilité du cultivar.

Les cultivars étudiés ont été sélectionnés non seulement parce qu'ils représentent l'ensemble de la production pomicole québécoise mais également parce qu'ils ont un niveau de sensibilité à la tavelure différent. En effet, récemment, Dewdney *et al.* (2003) ont démontré que le cultivar McIntosh est très sensible, le cultivar Cortland sensible, les cultivars Empire et Spartan modérément sensibles et que le cultivar Paulared est peu sensible à la tavelure. Les résultats de la présente étude corroborent cette classification.

La présente étude a également permis d'établir que le nombre minimum d'heures de mouillure moyen requis pour une infection varie selon la sensibilité du cultivar. Ainsi pour Paulared, le cultivar le moins sensible, un minimum de 14.33 heures de mouillure a été nécessaire pour causer une lésion par arbre. Pour Spartan et Empire, cultivars modérément sensibles, 11.67 et 11.00 heures ont été nécessaires. Finalement, pour les deux cultivars les plus sensibles, McIntosh et Cortland, 9.33 et 7.67 heures de mouillures respectivement ont été nécessaires. En 1980, Schwabe (1980) a effectué une étude semblable et a conclu que la durée de mouillure ne variait pas en fonction de la sensibilité du cultivar. Il a aussi conclu que la durée minimum moyenne était de cinq heures. Moore (1964) a également rapporté que la durée minimum de mouillure était de quatre à cinq heures. Toutefois, plus récemment, Dewdney (2000) a démontré que la durée de mouillure variait selon le cultivar. Le nombre moyen d'heures de mouillure minimum pour obtenir des lésions était de 6.0

heures sur McIntosh, 9.3 heures sur Spartan et 11.3 heures sur Empire. Ces résultats sont semblables à ce que nous avons obtenu dans nos essais. Le cultivar McIntosh, classé comme le plus sensible au Québec, obtient un temps de mouillure inférieur alors que nos résultats obtenus pour Empire sont pratiquement identiques. Spartan a nécessité plus d'heures de mouillure dans nos essais que dans les essais de Dewdney. Les résultats obtenus dans cette étude donnent certaines réponses aux questions de Olivier (1983, 1984), à savoir : est-ce que les courbes d'infections développées par Mills peuvent être ajustées pour tenir compte de la sensibilité du cultivar? En se basant sur notre étude et celle réalisée par Dewdney en 2000, nous pouvons confirmer que les cultivars McIntosh et Cortland ne peuvent pas être inclus dans une régie allégée de fongicides, leur grande sensibilité à la tavelure les rendant beaucoup trop vulnérables à de graves épidémies. Par contre, les cultivars Empire et Spartan, inclus dans les deux études requièrent plus d'une dizaine d'heures de mouillure, presque le double des cultivars McIntosh et Cortland. Une telle différence pourrait être mise à profit. De plus, l'étude de Dewdney classait ces cultivars comme modérément sensibles. Ce classement général semble donc se refléter dans le nombre d'heures de mouillure. Cependant, il est difficile de prévoir le comportement en vergers des cultivars. Il serait très intéressant d'élaborer un essai en verger où ces deux cultivars seraient traités en fonction de la courbe de risque moyen de Mills, et non selon le risque faible, comme ils le sont actuellement. Bien entendu, les autres facteurs comme la température et la quantité d'inoculum doivent être considérés, mais si la décision est basée sur le nombre d'heures de mouillure, alors il serait intéressant de comparer l'incidence de la maladie lorsque la gestion est faite en fonction d'un risque moyen versus une gestion plus conservatrice. Une validation solide en champ pourrait permettre de modifier les recommandations actuelles. Dans le cas du cultivar Paulared, un minimum moyen de plus de 14.0 heures de mouillure a été nécessaire pour obtenir une infection. Tout d'abord, il est à noter que des lésions ont été obtenues pour 8.0 heures de mouillure. De plus, très peu de lésions se sont développées dans tous les cas d'infection. Il est donc difficile de mettre en cause le temps minimal de mouillure dans un tel cas. Si nous nous fions à ce qui est observé en verger par les différents intervenants des milieux agricoles et de la recherche, le cultivar Paulared semble très peu touché par la

tavelure. Or, si nous tenons en compte le fait que nous avons pu obtenir des lésions lorsque les critères d'infection n'étaient pas optimaux, 8 heures de mouillure pour cet essai, nous devons tenter de trouver une autre explication. Une hypothèse pourrait être que la tolérance affichée par le cultivar Paulared soit due à la présence de quelques gènes mineurs de résistance dans son bagage génétique. Donc, une bonne partie de la population du *V. inaequalis* serait incapable de causer des lésions sur Paulared alors qu'une certaine proportion, probablement faible, en serait capable. Si cette hypothèse s'avère véridique, il serait très difficile d'utiliser le nombre d'heures de mouillure comme un outil de décision important puisque la recommandation de traiter ou non devrait être alors basée sur l'importance de la présence du pathotype ayant la capacité de causer des lésions sur Paulared au sein de la population dans le verger. La quantité et la composition de l'inoculum auraient donc plus de poids dans la gestion du risque pour un cultivar comme Paulared. Malheureusement, il est actuellement très difficile d'estimer l'importance relative des différentes sous-populations dans un verger. Donc, pour le moment, il est envisageable d'intégrer Paulared dans une gestion différente de la tavelure, mais toutes les connaissances nécessaires pour obtenir des lignes directrices fiables et efficaces ne sont pas encore à notre disposition. Par contre, l'effet de l'inoculum sur la sensibilité variétale à la tavelure est discuté plus loin dans ce document.

La réponse à la durée de mouillure observée lors de la présente étude, bien qu'un peu inattendue, correspond aux observations rapportées par Schwabe (1980). Selon les observations de Mills (1944) le nombre de lésions devrait augmenter avec l'augmentation de la durée de mouillure et atteindre un plateau. Les observations de Mills proviennent d'observations empiriques recueillies en verger lors d'infections multiples. En comparant ce que nous avons obtenu avec les résultats de Dewdney (2000), nous pouvons noter des similitudes dans les patrons de développement de la maladie en fonction de l'accumulation des heures de mouillure, à savoir la présence d'augmentations en dent de scie pour certains cultivars et de plateaux suivis de diminution pour d'autres. Ces fluctuations sont très difficiles à expliquer puisque, théoriquement, une période de mouillure continue plus longue devrait permettre à un

plus grand nombre d'ascospores de germer et d'amorcer le processus d'infection, résultant en un plus grand nombre de lésions. D'un point de vue pratique, l'utilisation est toutefois mince puisque pour la plupart des cas, le nombre de lésions allant en augmentant, le seuil économiquement acceptable sera fort probablement dépassé. Donc, dans l'évaluation du risque, dès que le nombre de lésions commence à augmenter avec la mouillure, un traitement s'impose. Par ailleurs, il n'est pas impossible, comme l'avait également suggéré Dewdney (2000), que l'ajout de périodes de mouillure plus longue dans l'expérience aurait uniformisé l'augmentation des lésions. Ce n'était cependant pas l'objectif de ces essais.

L'influence de la température et son interaction avec la durée de mouillure n'a pas été testée dans notre étude. La principale raison est d'ordre pratique, puisque chaque essai représente plusieurs mois de travail, il faut des années pour tester une large gamme de température. De plus, en conditions de verger, la température fluctue durant les périodes d'infection et d'incubation. Plusieurs chercheurs ont étudié l'effet de la mouillure sur l'infection de cultivars sensible en conditions de serre (Moore, 1964, Sys and Soenen, 1970, Schwabe, 1980), toutefois les courbes obtenues semblent moins fiables que celle proposée par Mills qui a été développée à partir de plus de 20 ans d'observations. (Mills, 1944, MacHardy et Gadoury, 1989, MacHardy, 1996).

Les résultats de notre étude démontrent que la réponse à la durée de mouillure varie selon la sensibilité du cultivar. La validation en champ est certainement la prochaine étape avant de modifier les courbes d'infection de Mills ou de modifier son utilisation. Une comparaison de différentes régions de fongicides tenant compte de la sensibilité différentielle des cultivars et du critère du nombre d'heures de mouillure minimal requis pour une infection aiderait grandement à se faire une idée de la pertinence et des avantages associés à l'utilisation d'un calendrier ajusté.

CHAPITRE 2 : ÉTUDE DE L'INFLUENCE DE L'INOCULUM SUR LA SENSIBILITÉ RELATIVE DE CINQ CULTIVARS À LA TAVELURE DU POMMIER

INTRODUCTION

L'utilisation de la sensibilité différentielle à la tavelure du pommier des cultivars dans le but d'optimiser les applications fongicides est présente dans les vergers depuis longtemps. Cependant, les mesures employées se basent plus sur des rapports anecdotiques et des expériences personnelles que sur des faits scientifiquement appuyés. Dans une des premières grandes études sur le sujet (Aldwinckle, 1974), les données compilées sont en fait des évaluations locales par divers conseillers, le tout basé sur les performances des cultivars durant les dernières années ou sur des observations sporadiques de l'incidence de la maladie. Un total de 51 cultivars ont ainsi pu être classés selon leur sensibilité à la tavelure et au blanc du pommier, mais le classement reste encore discutable puisque certaines variétés ont été groupées en ne se fiant que sur une seule observation. Malgré ce lot d'informations supplémentaires à la portée de tous, le même problème demeure : comment insérer la sensibilité différentielle de ces cultivars dans une gestion intégrée? Dans le cas des cultivars résistants issus de croisements contrôlés, la question ne se pose pas, puisque pratiquement aucun traitement fongicide contre la tavelure n'est nécessaire. Cependant, l'identification de nouvelles races de l'agent pathogène *Venturia inaequalis* remet quelque peu en question l'utilisation de ces variétés résistantes (Parisi *et al.*, 1993). La source de résistance insérée dans les croisements est habituellement unique, provenant d'un seul gène majeur dominant, la plupart du temps *Vf* (Hough, 1944, Laurens, 1999), accroissant ainsi les risques de voir cette résistance dépassée par l'agent pathogène, qui n'a besoin que d'une mutation à un seul site pour pouvoir à nouveau causer des lésions et incidemment des pertes potentiellement élevées sur des arbres non protégés. Or, le grand attrait des variétés résistantes étant leur immunité à la tavelure et non, dans la majorité des cas, leurs qualités agronomiques et

gastronomiques, l'intérêt pour ces variétés sera grandement à la baisse si la résistance n'est pas durable. Pour ce qui est des cultivars déjà présents dans les vergers commerciaux et qui affichent une certaine tolérance à la tavelure, il est probable que la source de tolérance soit un complexe de gènes ou bien une combinaison de gènes présents dans le génome (MacHardy, 1996). La durabilité et la constance de cette tolérance appuient cette hypothèse (VanderPlank, 1982, 1984). Alors que les variétés résistantes n'affichent aucun symptôme lorsque exposées à un inoculum viable de l'agent pathogène, les cultivars tolérants vont plutôt présenter des symptômes atténués, comme par exemple un nombre de lésions moins élevé, une sporulation moins intense ou bien une période d'incubation plus longue (MacHardy, 1996). Il peut donc s'avérer difficile d'élaborer une stratégie de lutte optimale en utilisant ces critères comme point de référence. Que ce soit en retardant la première application fongicide, en arrosant en alternance entre les rangs, ou en omettant certains traitements durant la saison, plusieurs alternatives sont employées par les producteurs. Mais, encore une fois, aucune n'est basée sur un aspect scientifique et les résultats peuvent être très variables. Ce qui rend la stratégie de lutte plus problématique et complexe, ce sont les observations variables pour un même cultivar selon la région. Dans l'étude de Aldwinckle (1974) par exemple, certains cultivars sont décrits comme résistants (aucune application fongicide) dans un verger et modérément sensibles (régie recommandée adéquate) dans un autre. Le classement moyen varie ainsi entre les régions pour un même cultivar. Sierotzki *et al.* (1994) rapportent le même phénomène pour le cultivar Golden Delicious, très sensible en Suisse, où il est fréquemment présent dans les vergers, et résistant dans certaines régions de l'Italie. Zhdanov et Vinvets (1983) ont observé une variation considérable, de résistant à très sensible, dans l'évaluation de la sensibilité à la tavelure pour un cultivar lorsque la source de l'inoculum change. Les individus d'un même cultivar étant tous génétiquement identiques, deux sources de variation sont à considérer. Premièrement, l'évaluation n'ayant pas été faite à grande échelle, un maximum de 21 répondants par cultivar pour une région et 35 répondants pour l'ensemble de l'étude de 1974, la représentativité des résultats peut être mise en doute quelque peu. Mais il reste tout de même que les données compilées présentent des écarts considérables qui ne peuvent être attribués

uniquement à une évaluation subjective ou incomplète. Deuxièmement, la variabilité de l'agent pathogène peut être mis en cause. La présence de populations différentes du *V. inaequalis* entre les vergers pourrait expliquer les classements variables pour un même cultivar dans différents sites. En effet, la présence ou l'absence de certains gènes de virulence dans une population donnée dictera l'incidence de la maladie sur un cultivar donné. Par exemple, une population composée d'une grande proportion d'individus ayant le bagage génétique nécessaire pour infecter un cultivar comme Empire ou Spartan (deux cultivars considérés modérément sensibles au Québec) aura pour conséquence une évaluation différente pour ces deux cultivars, dans une étude comme celle de Aldwinckle, qui dans d'autres cas, une population contenant une faible proportion de ces individus par exemple, serait considéré comme plus tolérants. Cette théorie fait référence au concept de biotype, défini comme un sous-groupe d'une espèce caractérisé par la présence d'un ou plusieurs caractères en commun (Agrios, 1997). Dans le cas présent, l'agressivité envers différents cultivars étant le critère de sélection, on peut employer le terme pathotype. La composition de la population au niveau des pathotypes pourrait donc s'avérer comme le facteur déterminant dans l'évaluation de la sensibilité des différents cultivars à la tavelure du pommier. Comme chaque verger est habité par des populations plus ou moins distinctes, des écarts dans la sensibilité pour un même cultivar sont à prévoir. Cependant, il reste à prouver si les différentes compositions de populations sont bel et bien reflétées dans l'incidence de la maladie à l'intérieur d'un verger. Sierotzki *et al.* (1994) ont apporté de bons arguments en ce sens en démontrant, à l'aide de marqueurs RAPD, que seuls les individus provenant du cultivar d'origine peuvent être récupérés après une inoculation avec un mélange de conidies provenant de plusieurs cultivars. Les différents cultivars causent donc une pression de sélection significative (Leonard et Mundt, 1984, Leonard, 1987, Wolfe *et al.*, 1992, Sierotzki *et al.*, 1994). L'effet de l'inoculum dans l'évaluation de la sensibilité à la tavelure n'a pratiquement jamais été considéré dans la littérature. La plupart du temps, la source de l'inoculum est soit inconnue, ou issue d'un cultivar très sensible (par exemple, au Québec, McIntosh). Serait-il possible qu'en changeant la source de l'inoculum, en utilisant un autre cultivar par exemple, l'évaluation de la sensibilité soit modifiée? Gessler (1989) rapporte les travaux de Wiesmann (1931) qui

a utilisé quatre sources d'inoculum différentes provenant de quatre cultivars (Boiken, Wellington, Gravensteiner et Virginia). Les résultats obtenus ont démontré que lorsqu'un cultivar est inoculé avec des conidies prélevées sur des lésions de ce même cultivar, la réaction de compatibilité est plus grande, c'est-à-dire que l'efficacité d'infection est plus élevée que pour une infection croisée, où l'inoculum et le cultivar inoculé sont différents. Gessler, dans le même article, rapporte également les travaux de Schmidt (1936), qui a utilisé des inoculums de sources différents, trois provenant du cultivar Winter Goldparmäne et quatre de Schöne Boskoop. Quatre cultivars, Winter Goldparmäne, Schöne Boskoop, Gravensteiner et Berner Rosenapfel ont été inoculés et le développement de la maladie a été suivi. Contrairement à l'étude de Wiesmann, où toutes les combinaisons inoculum-cultivar ont produit des lésions, certaines réactions incompatibles ont pu être observées dans les tests de Schmidt. Ainsi, sur 28 combinaisons testées, neuf interactions n'ont pas engendré de lésions, démontrant pour la première fois la présence de pathotypes du *V. inaequalis* spécifiques à certains cultivars dans une population. Palmiter (1934) a également démontré différentes réactions de cinq variétés à différents isolats du *V. inaequalis*, en utilisant les variétés Yellow Transparent, McIntosh, Dudley, Missouri Pippin et Hubbardston Nonsuch. Plus récemment, Sierotzki *et al.* (1994) ont étudié les interactions entre sept sources d'inoculum et sept cultivars (Golden Delicious, Idared, Maigold, Glockenapfel, Boskoop, Spartan et James Grieve). Tout comme Schmidt (1936), plusieurs réactions incompatibles, ne produisant pas de lésions, ont pu être observées, confirmant à nouveau la présence de pathotypes spécifiques à un ou plusieurs cultivars. Les interactions entre les cultivars et leur propre inoculum ont exprimé une sévérité plus élevée, sauf dans un cas. Dans sa conclusion, l'auteur propose d'utiliser cette source de variation comme moyen de limiter les dégâts causés par l'agent pathogène. L'approche est principalement basée sur le mélange variétal à l'intérieur d'un même verger. Les différents cultivars utilisés doivent évidemment avoir des patrons de résistance différents, le but étant d'empêcher l'établissement efficace de l'agent pathogène dans la population. Cette technique avait déjà été proposée et utilisée dans les cultures céréalières (Wolfe, 1985, 1992), mais jamais dans une culture pérenne. Blaise et Gessler (1994) ont tenté d'évaluer l'efficacité d'une telle approche en verger en

simulant le développement de la maladie avec un logiciel tenant compte d'une distribution de virulence connue dans une population, de différents mélanges variétaux, du gradient de dispersion des spores et de la disposition des arbres. La prémisses majeure étant bien entendu la distribution de la virulence dans la population, une valeur très difficile à estimer correctement. Mais l'intérêt pour une telle simulation est tout de même très grand. Les données de Sierotzki *et al.* (1994) ont été utilisées pour réaliser le test. Pour chaque simulation, le niveau de maladie est plus bas dans un verger en plantation mixte que dans un verger homogène, résultat évident en analysant les données de Sierotzki, qui montrait une préférence de l'inoculum pour son propre cultivar, provoquant ainsi une épidémie plus rapide et plus efficace. Une réduction de 34% de l'incidence est prévue par le logiciel pour un verger à deux cultivars plantés en rangs alternants et de 67% si les cultivars sont plantés en alternance dans les rangées. Si trois cultivars sont utilisés, la réduction est de 65% et 79% respectivement pour les deux cas. En incluant un cultivar résistant à la place d'une variété sensible, la réduction du nombre de lésions atteint 86% dans le meilleur des cas. Les auteurs conviennent qu'une telle stratégie ne peut remplacer efficacement l'utilisation des fongicides mais pourrait très bien s'incorporer dans une gestion intégrée.

Cette approche a été reprise en 2002 avec cinq cultivars québécois : McIntosh, Cortland, Empire, Spartan et Paulared, afin d'étudier les interactions entre ces variétés et les inoculum qui leur sont propres. Le but était non seulement d'étudier l'effet de l'origine de l'inoculum sur la sensibilité à la tavelure pour ces cinq variétés mais également d'explorer les possibilités d'utilisation des différentes interactions en verger.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Production des arbres

Les arbres ont été greffés sur Malling Merton (MM) 106 et plantés dans des pots de six litres entre les 3 et 10 avril 2002. Cinq cultivars ont été sélectionnés pour leur importance dans les vergers québécois et leur sensibilité à la tavelure du pommier selon une étude récente (Dewdney, 2000) soient : McIntosh, Cortland, Empire, Spartan et Paulared. Les arbres ont poussé en serre et à l'extérieur durant toute la saison avant d'être complètement taillé, après quoi une seule pousse vigoureuse a été maintenue jusqu'à l'obtention d'une pousse végétative d'une dizaine de feuilles, en croissance continue, en vue de l'essai réalisé le 24 septembre 2002. Une journée avant l'inoculation, la quatrième plus jeune feuille a été identifiée comme point de repère et la surface des sept premières feuilles de chaque arbre a été calculée en mesurant la longueur et la largeur de chaque feuille et en appliquant l'équation pour la surface d'une ellipse.

Inoculum

Une semaine avant l'inoculation, une grande quantité de feuilles fortement tavelées provenant d'un verger commercial gravement affecté par la tavelure ont été récoltées. Pour chaque cultivar, quelques arbres ont été sélectionnés au centre d'une plantation d'un même cultivar afin de s'assurer d'une spécificité maximale de l'inoculum. De plus, la présence de nombreuses lésions issues d'infections secondaires permet un inoculum plus uniforme et abondant. Un effort a été fait afin de choisir des lésions où la sporulation était abondante. Les feuilles ont ensuite été placées dans un environnement humide, afin de maintenir la viabilité des conidies. Pour chaque cultivar choisi, un inoculum a été préparé moins d'une heure avant l'inoculation. Les feuilles ont été trempées dans 500 millilitres d'eau pendant dix minutes et ont été

ensuite agitées vigoureusement durant cinq minutes afin d'obtenir une suspension aqueuse de conidies. Un décompte du nombre de conidies à l'hématimètre permet ensuite d'estimer la concentration en conidies par millilitre. Une concentration maximale de 50 000 conidies/ml est adoptée afin de ne pas sous-estimer l'efficacité d'infection durant la prise de résultats. Une concentration supérieure ne fournit pas une augmentation significative du nombre de lésions et pourrait fausser le calcul (Hartman *et al.*, 1999). Les concentrations ont donc été ajustées à 50 000 conidies/ml pour McIntosh, 40 000 pour Cortland, 30 000 pour Empire, 30 000 pour Spartan et 10 000 pour Paulared. Le cultivar Paulared ne présentant que très peu de symptômes en verger, la récolte d'un inoculum abondant est très difficile. La viabilité de l'inoculum a été vérifiée par des tests de germination sur milieu gélosé (Water-agar) en comptant 100 spores au microscope et en prenant le nombre de spores dont la longueur du tube germinatif était égale ou supérieure à la longueur de la spore après 24 heures par rapport au nombre total.

Dispositif expérimental

Un dispositif en tiroir avec facteur principal la source de l'inoculum et comme facteur secondaire le cultivar a été utilisé au cours de l'expérience. Les arbres ont été disposés aléatoirement dans chaque traitement. Pour chaque traitement, sept réplicats de chacun des cinq cultivars ont été utilisés. Un total de 175 arbres a donc été nécessaire (5 inoculums x 5 cultivars x 7 réplicats). Aucun arbre non-inoculé n'a été utilisé. Le dispositif expérimental a été identique pendant l'inoculation et la période d'incubation.

Inoculation

Ce protocole a été utilisé pour les cinq inoculums (Cortland, Empire, Paulared, Spartan et McIntosh). La suspension aqueuse de conidies a été appliquée de façon uniforme avec un pulvérisateur manuel sur les pousses en croissance de six des sept

arbres. Pour chaque arbre, une lame de microscope graissée de lanoline a été installée à la hauteur de la deuxième feuille afin de mesurer la quantité de conidies reçue par feuille de pommier et ainsi obtenir la concentration réelle d'inoculum appliquée pour chaque arbre. Une demi-heure après l'inoculation, un système d'arrosage automatique a été mis en marche afin d'assurer une mouillure constante durant 48 heures. La fréquence des arrosages a ensuite été ajustée afin de conserver une humidité relative supérieure à 95% durant toute la période d'incubation. Le septième arbre de chaque cultivar pour chaque traitement a été inoculé avec 0.1 ml de solution de conidies sur un endroit prédéterminé à la face supérieure des deux premières feuilles avec une micropipette pour l'étude microscopique.

Incubation

Les arbres ont été gardés dans une serre à 20 degrés Celsius et une humidité relative supérieure à 90% durant toute la période d'incubation. Des précipitations journalières ont été fournies par un système d'arrosage automatique. L'apparition des symptômes a été suivie régulièrement et un relevé de sévérité de la maladie a été réalisé à quatre reprises durant la période d'incubation de 22 jours. Pour les arbres destinés à la microscopie, un sac de plastique a été utilisé afin de couvrir les feuilles pour éviter tout délavement de la surface inoculée. Une période d'incubation de 24 heures a précédé la collecte des échantillons.

Collecte des données

Après 24 heures d'incubation pour les arbres utilisés pour la microscopie, les surfaces préalablement identifiées ont été prélevées de la feuille avec un poinçon. Les échantillons ont ensuite été fixés et enrobés. Pour les autres arbres inoculés, un dernier relevé de sévérité de la maladie a été fait après 22 jours d'incubation. Toutes les feuilles présentant des symptômes ont ensuite été détachées des arbres. Les surfaces foliaires présentant des lésions ont été découpées et mises dans un tube Falcon

contenant 20 ml d'eau et deux gouttes d'iode, pour empêcher la germination des conidies. Le nombre de conidies par millilitre a ensuite été dénombré à l'hématimètre et un nombre total a pu être calculé, pour ensuite être transformé pour obtenir le nombre de conidies produites en moyenne par chaque lésion pour une feuille. L'efficacité d'infection a également été calculée en prenant le ratio du nombre de lésions par rapport au nombre de conidies présentes sur la feuille au moment de l'inoculation. Ce nombre a été estimé en tenant compte de la quantité de spores présentes sur la lame graissée attachée à l'arbre. Une règle de trois a été utilisée, puisque la surface balayée au microscope, le nombre de spores sur cette surface et la surface de la feuille au moment de l'inoculation étaient connus.

Analyse des résultats

Une analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour déterminer l'effet de l'inoculum, du cultivar et de l'interaction entre les deux sur l'efficacité d'infection et la production de conidies par lésion. Une analyse en groupements hiérarchiques a également été utilisée afin de bien illustrer les différences et les groupements présents au sein des diverses interactions. Toutes les analyses statistiques ont été faites à l'aide du logiciel SAS (Statistical Analysis System, version 8).

RÉSULTATS

L'analyse de variance a démontré que l'origine de l'inoculum, le cultivar et l'interaction entre les deux ont tous eu une influence significative ($P < 0.0001$) sur l'efficacité d'infection et la production de conidies par lésion (Figure 2a et 2b).

Les différents inoculums, au sein d'un même cultivar, ont engendré des variations atteignant plus de 35% au niveau de l'efficacité de l'infection moyen et de 2,5 log en base 10 sur la production de conidies par lésion. Le cultivar McIntosh affiche ainsi une efficacité d'infection légèrement inférieure à 40% lorsqu'il est

inoculé avec des conidies provenant de Spartan alors que cette valeur chute à 5% avec des conidies de Cortland (Figure 2c et 2g). Les cultivars, pour le même inoculum, ont quant à eux entraîné des différences de plus de 35% pour l'efficacité d'infection (Figure 2g) et de 2,5 log pour la production de conidies (Figure 2h). Par exemple, l'inoculum provenant de Spartan a engendré une efficacité d'infection de 40% sur Cortland et de moins de 2% sur Paulared (Figure 2d). Pour les interactions inoculum-cultivar, si l'on ne tient pas compte des interactions incompatibles, un écart de 40% a été observé entre les deux valeurs extrêmes pour l'efficacité d'infection et de 3,5 log pour la production en conidies (Figure 2g et 2h).

En observant les différentes interactions, on peut noter que l'inoculum provenant de Spartan obtient les deux valeurs d'efficacité d'infection les plus élevées (Figure 2g), alors que l'inoculum de Paulared démontre également une agressivité marquée, sauf sur lui-même. L'inoculum de McIntosh tend à se classer dans les meilleurs producteurs de conidies, avec trois des cinq valeurs les plus hautes (Figure 2h).

Les cultivars McIntosh et Cortland font partie des trois interactions démontrant la plus grande compatibilité en terme d'efficacité de l'infection. Le cultivar Paulared se retrouve dans le bas du graphique, sans égard à l'inoculum. Le cultivar Cortland figure également dans les deux interactions ayant engendré le plus de conidies alors que la variété Empire ne semble pas être un bon producteur de conidies, occupant trois des quatre dernières places parmi toutes les interactions.

Une interaction n'est pas présente dans les figures, il s'agit du cultivar Paulared, lorsque celui-ci est inoculé avec des conidies du cultivar Empire. Aucune lésion n'a été observée pour cette interaction, qui est donc considéré comme incompatible. Les résultats de microscopie électronique sont présentés pour cette interaction (Figure 2l et 2m) et pour une interaction compatible (Figure 2k). Toutes les autres observations en microscopie électronique ne sont pas présentées ici. Dans les figures 2l et 2m, on peut nettement apercevoir la conidie ainsi que son tube germinatif

en croissance, mais aucune pénétration de la cuticule n'est visible. Pour la figure 2k, réaction compatible typique qui a pu être observé dans les autres cas, il y a formation du tube germinatif et pénétration de la cuticule.

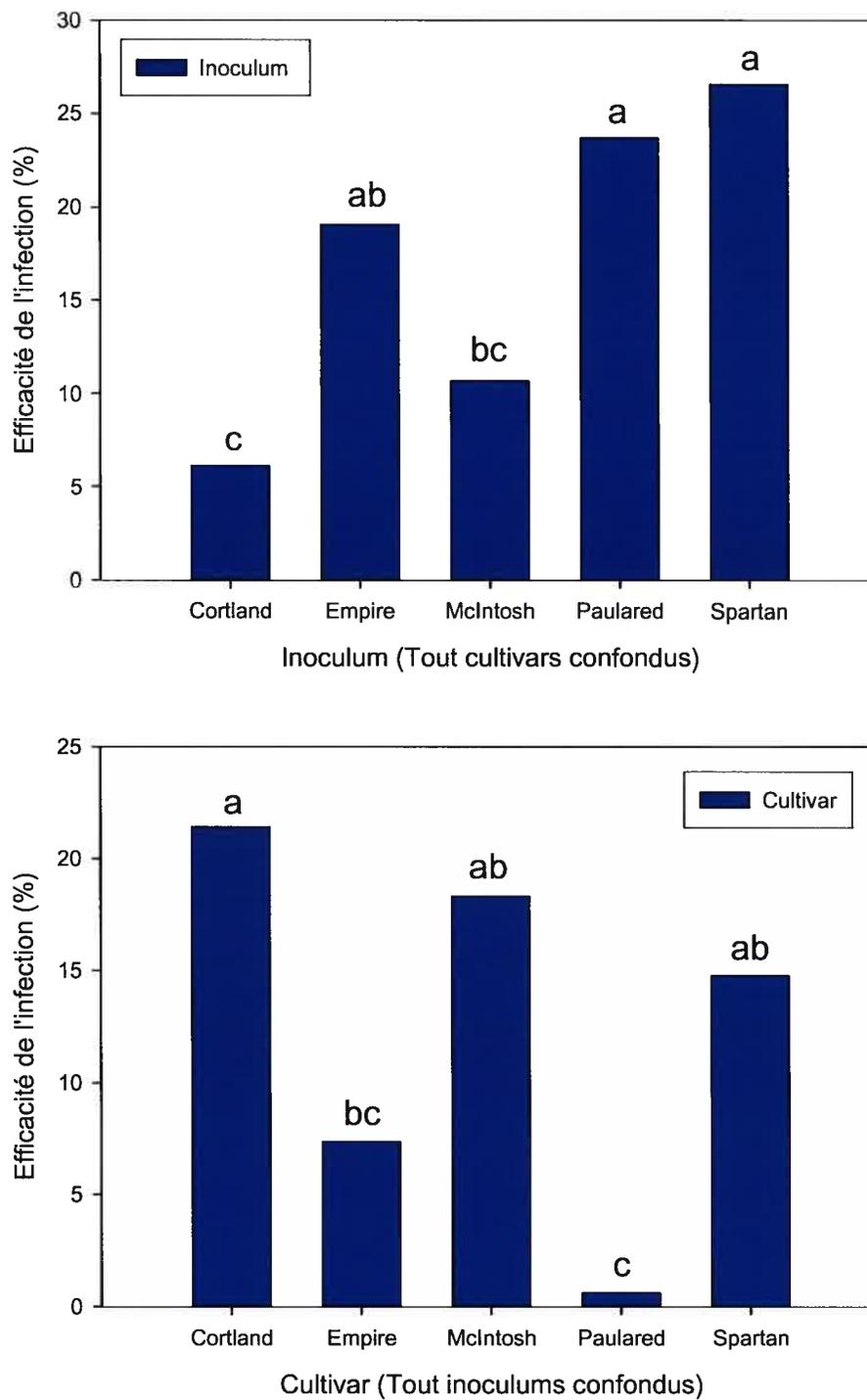


Figure 2a. Efficacité de l'infection pour cinq cultivars de pommier et cinq inoculums d'origines différentes.

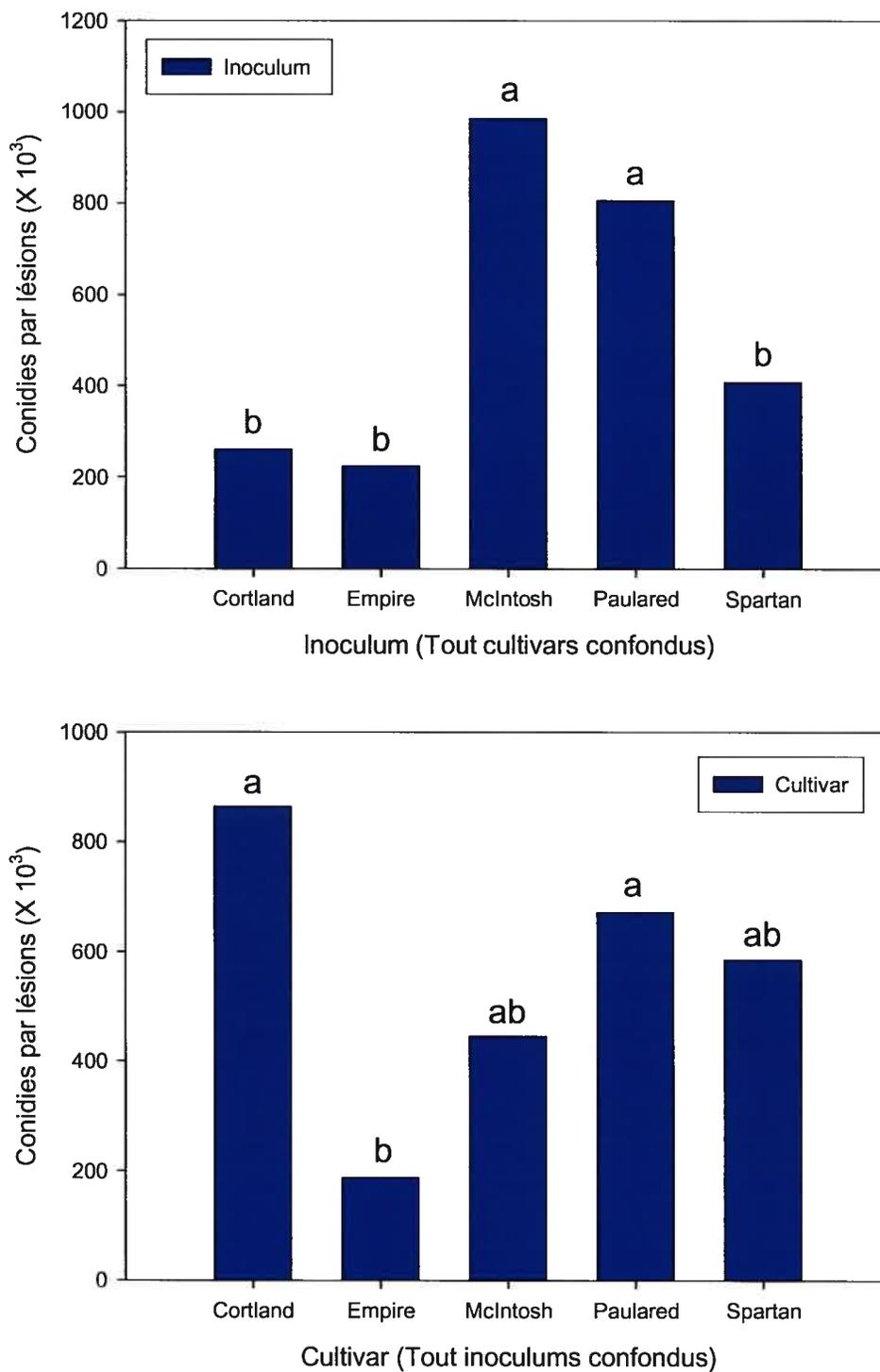


Figure 2b. Productivité en conidies par lésion pour cinq cultivars de pommier et cinq inoculums d'origines différentes.

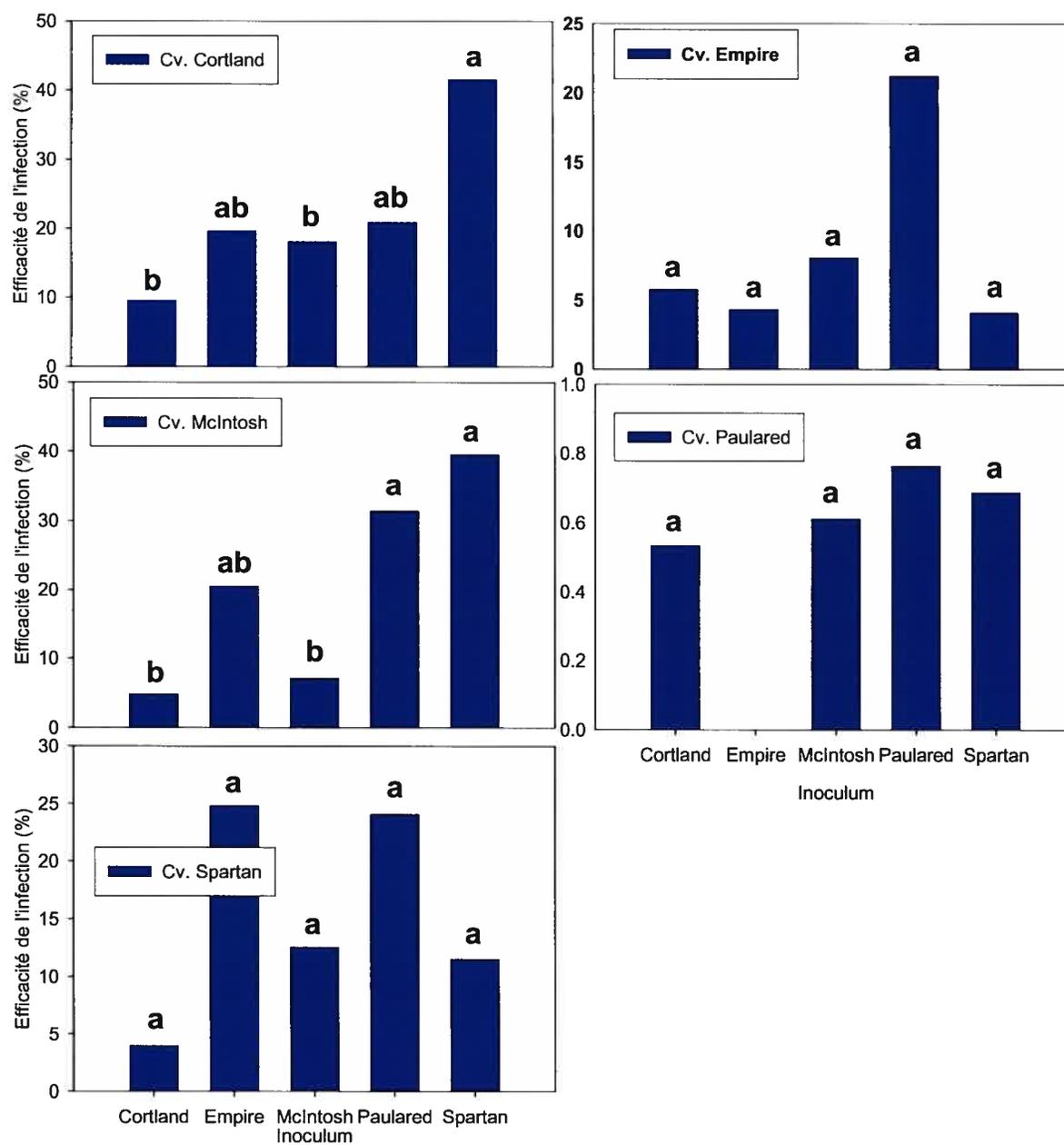


Figure 2c. Efficacité de l'infection pour cinq cultivars de pommier en fonction de l'origine de l'inoculum.

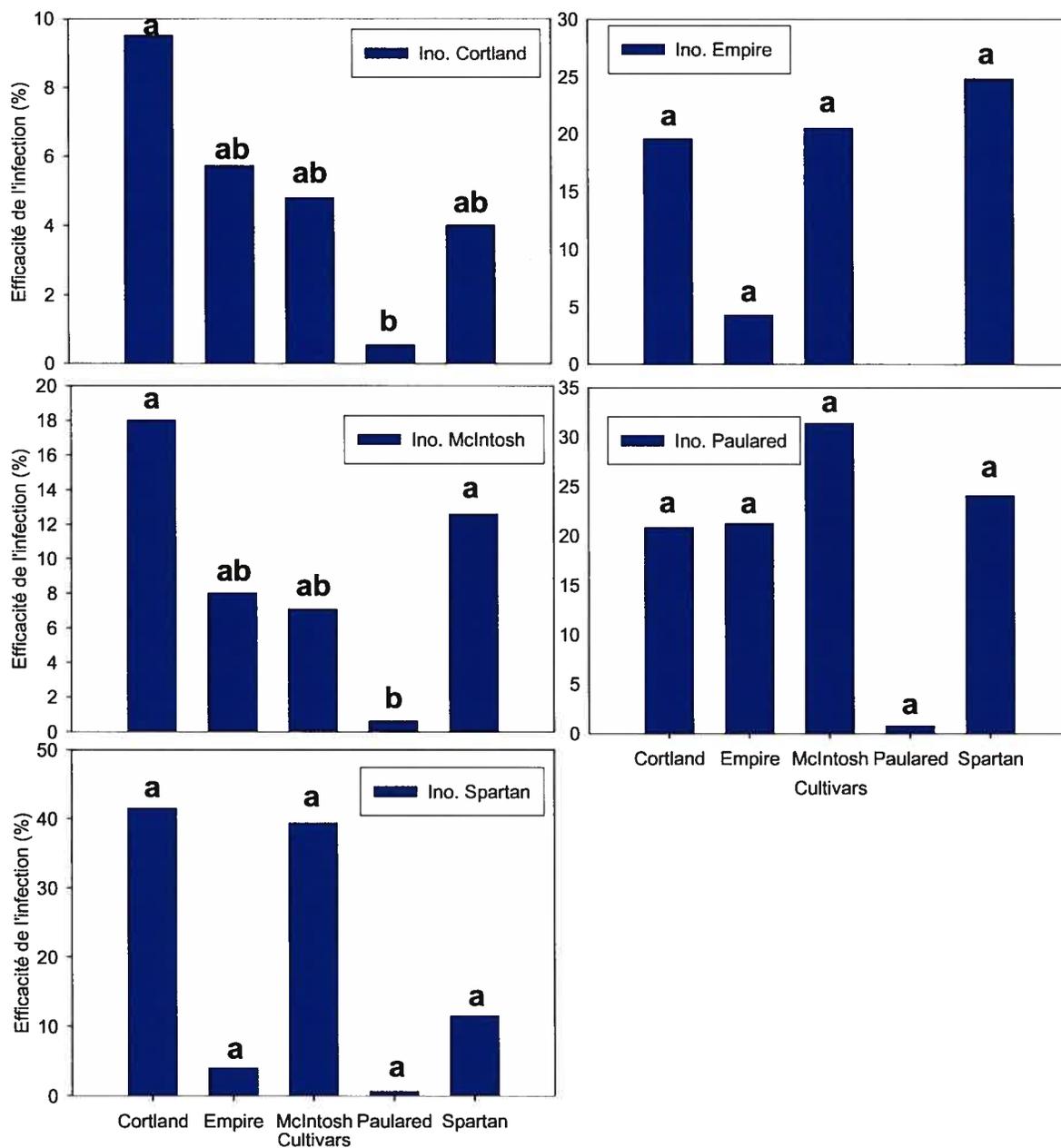


Figure 2d. Efficacité de l'infection de cinq inoculums d'origine différente sur cinq cultivars de pommier.

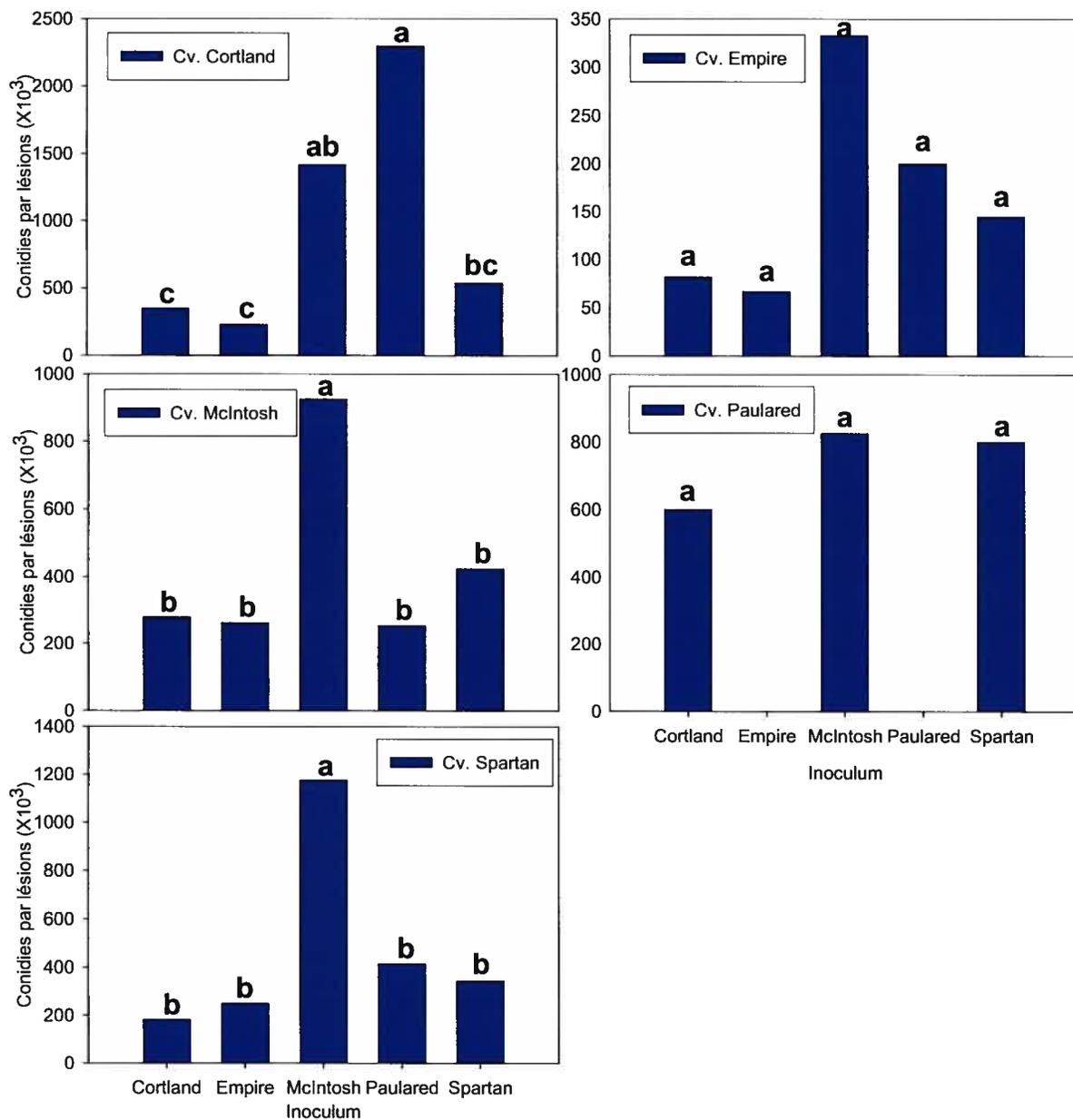


Figure 2e. Productivité en conidies par lésion pour cinq cultivars de pommier en fonction de l'origine de l'inoculum.

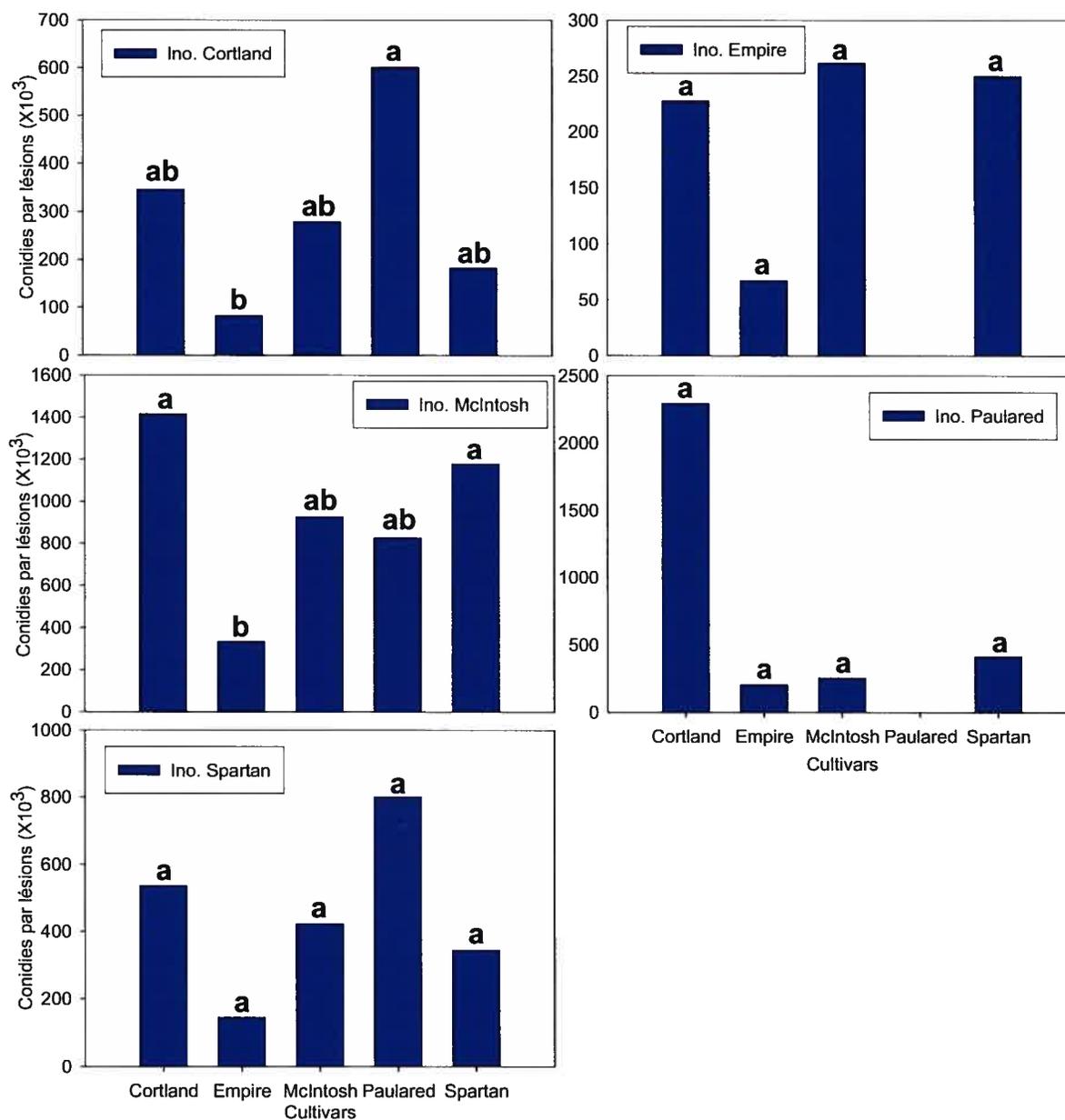


Figure 2f. Productivité en conidies par lésions pour cinq inoculums d'origine différente sur cinq cultivars de pommier.

Interaction (Inoculum-cultivar)

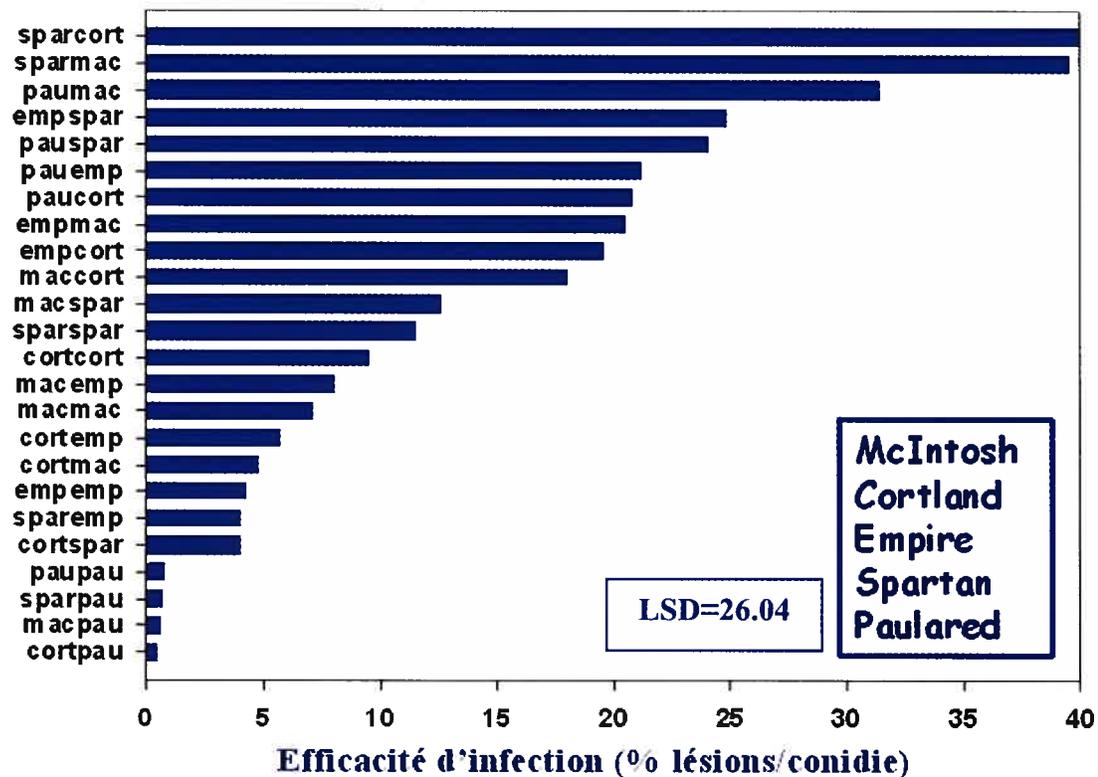


Figure 2g. Efficacité de l'infection pour 24 interactions inoculum-cultivar. L'encadré bleu donne le classement obtenu par Dewdney (2000) pour cinq cultivars pour l'efficacité d'infection, en ordre décroissant.

Interaction (Inoculum-cultivar)

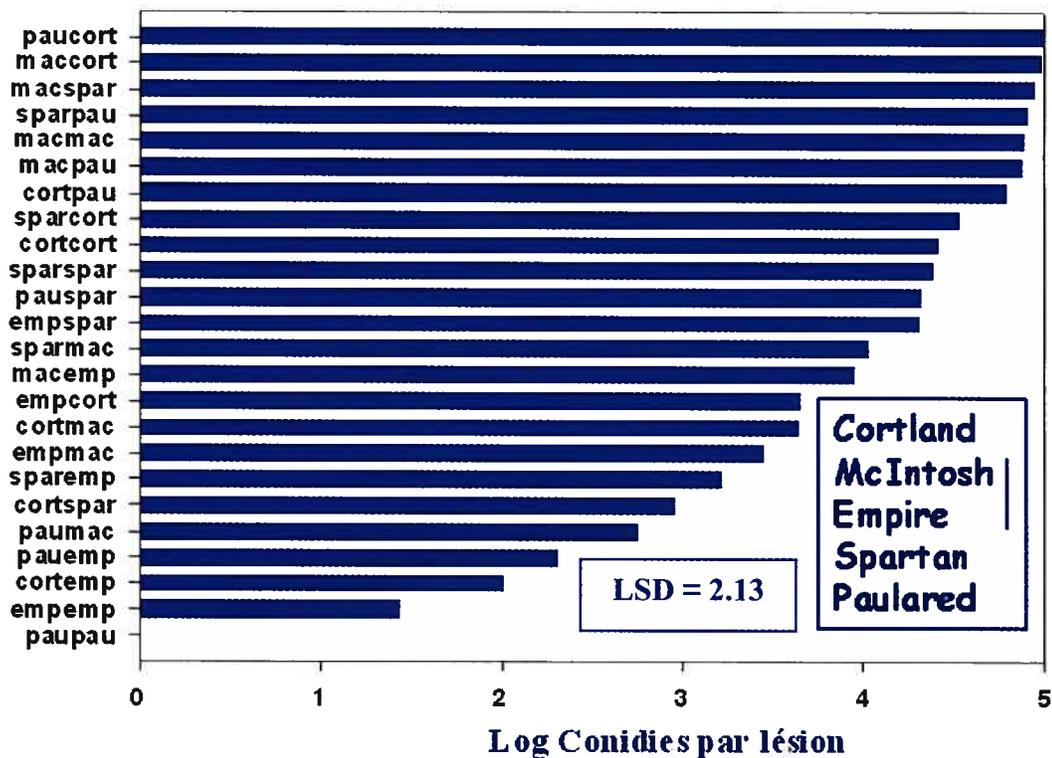


Figure 2h. Productivité en conidies par lésion pour 24 interactions inoculum-cultivar. L'encadré bleu donne le classement obtenu par Dewdney (2000) pour cinq cultivars pour la productivité en conidies par lésion, en ordre décroissant.

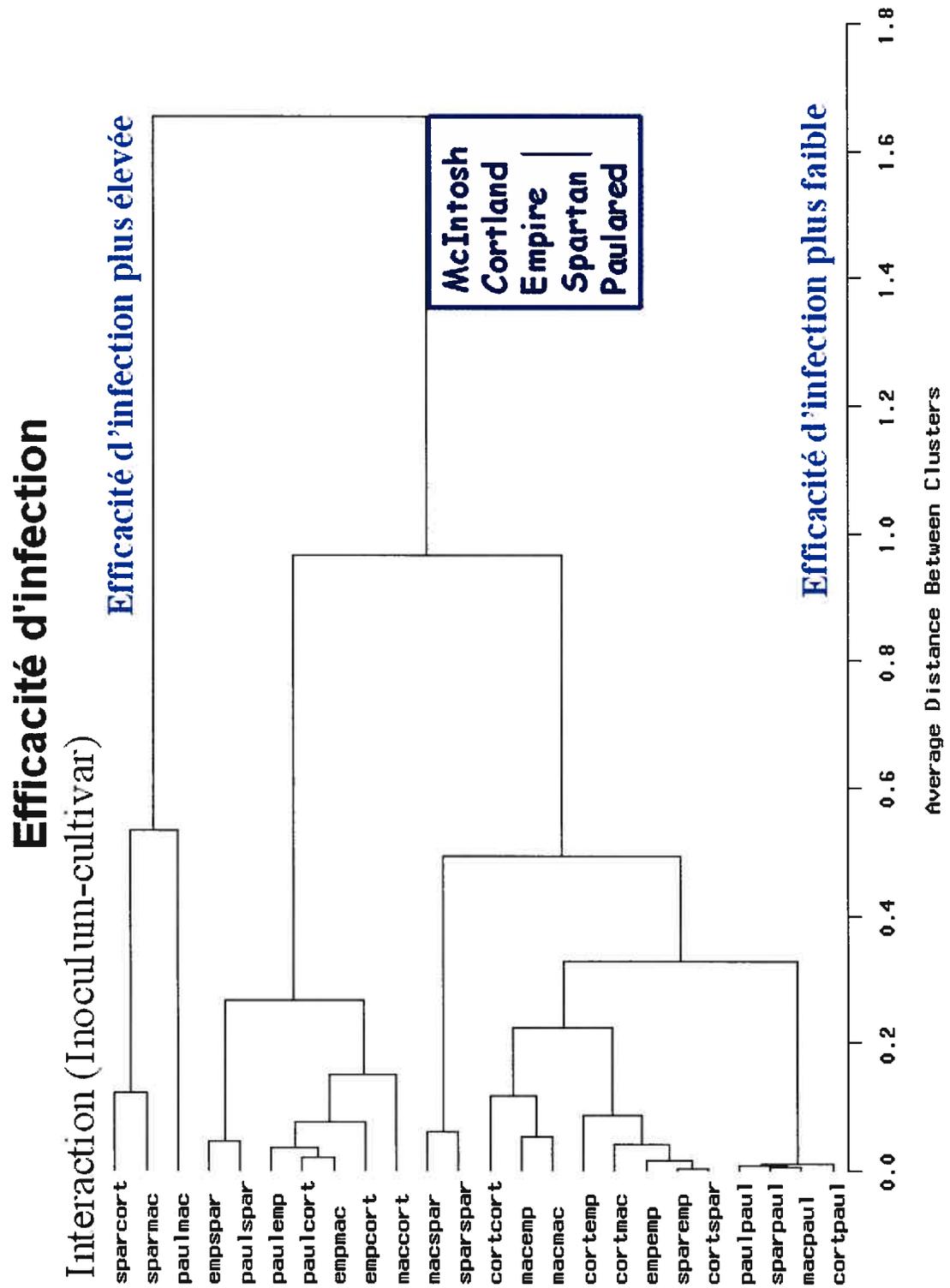


Figure 2i. Graphique d'analyse en groupements hiérarchiques pour 24 interactions inoculum-cultivar regroupés en fonction de l'efficacité de l'infection.

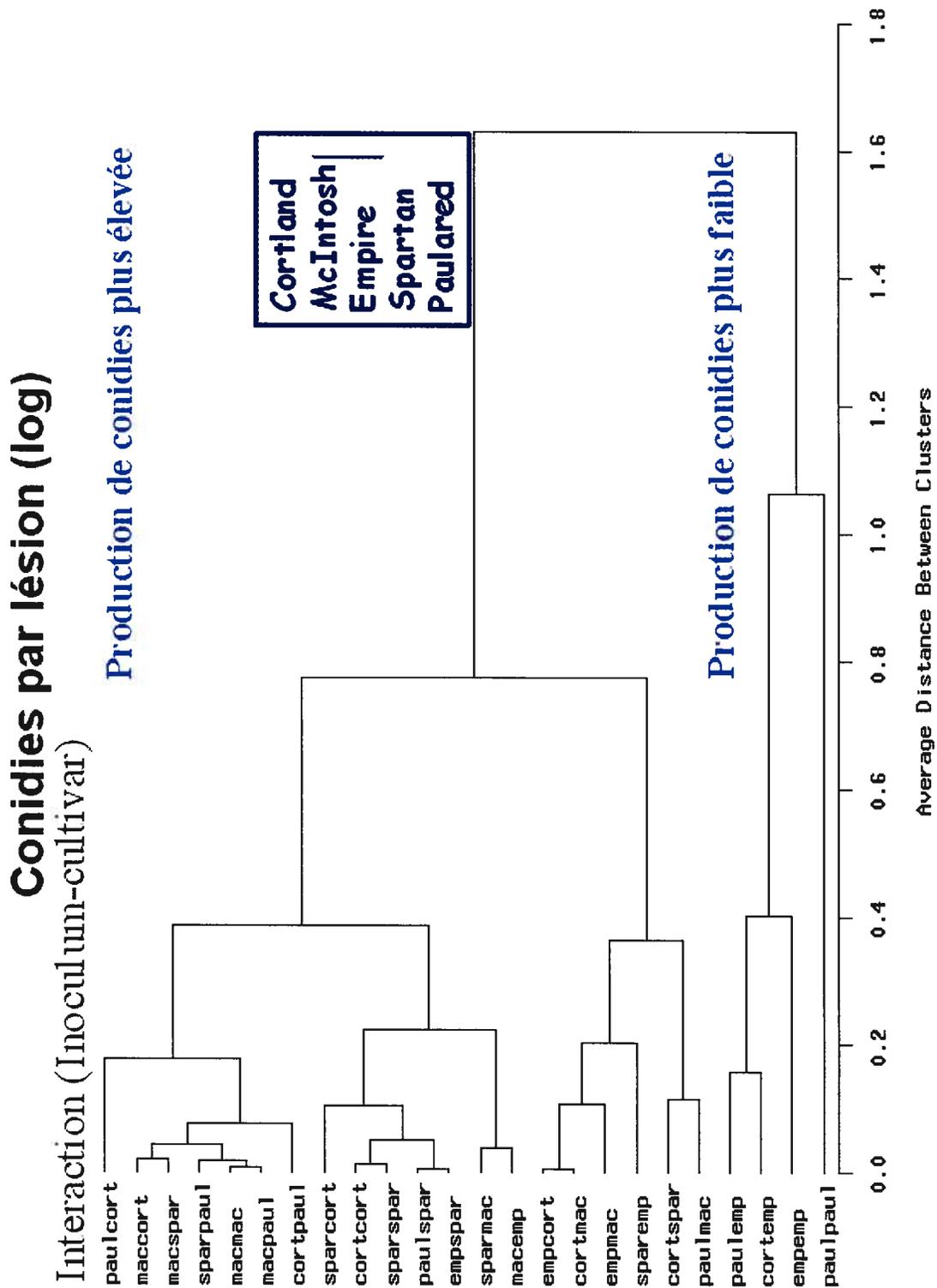


Figure 2j. Graphique d'analyse en groupements hiérarchiques pour 24 interactions inoculum-cultivar regroupés en fonction de la productivité en conidies par lésion.

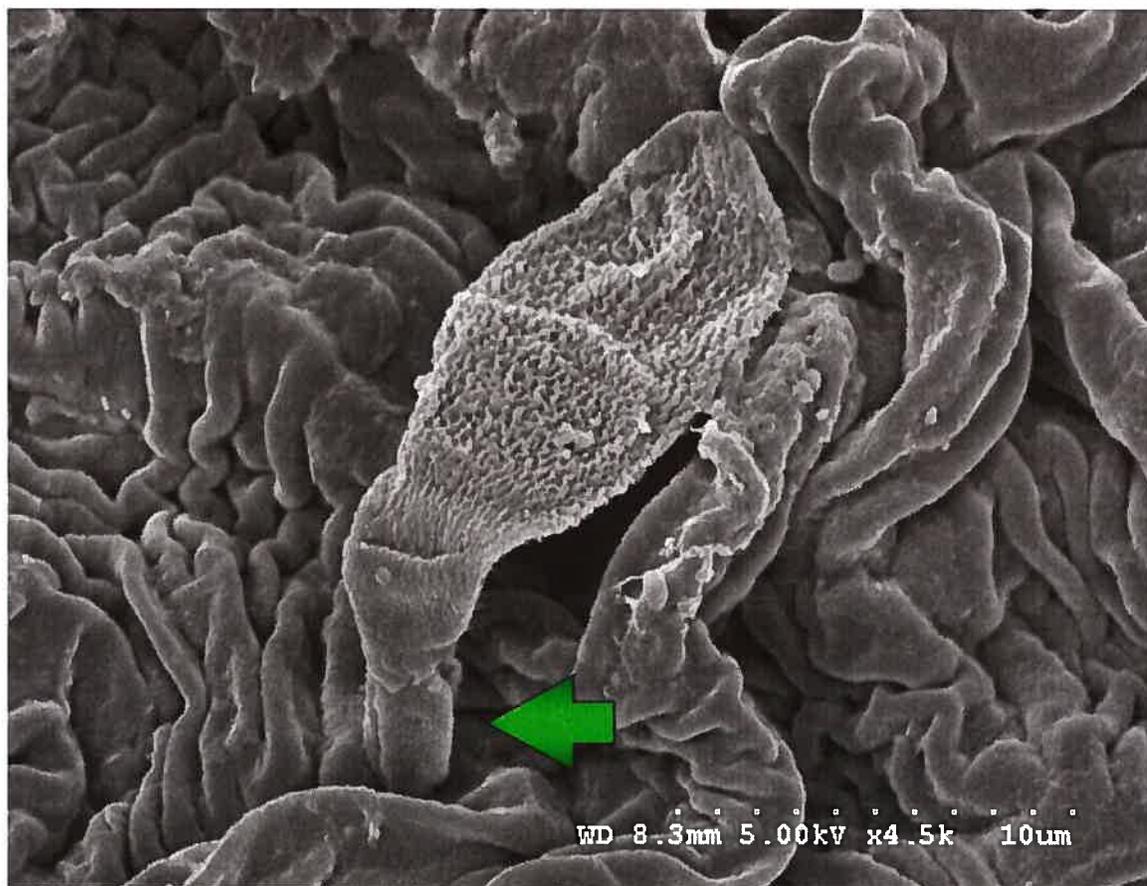


Figure 2k. Interaction compatible entre une conidie (origine : Empire) et la surface supérieure de la feuille d'un pommier (cultivar : Empire) observée au microscope électronique (4500X).

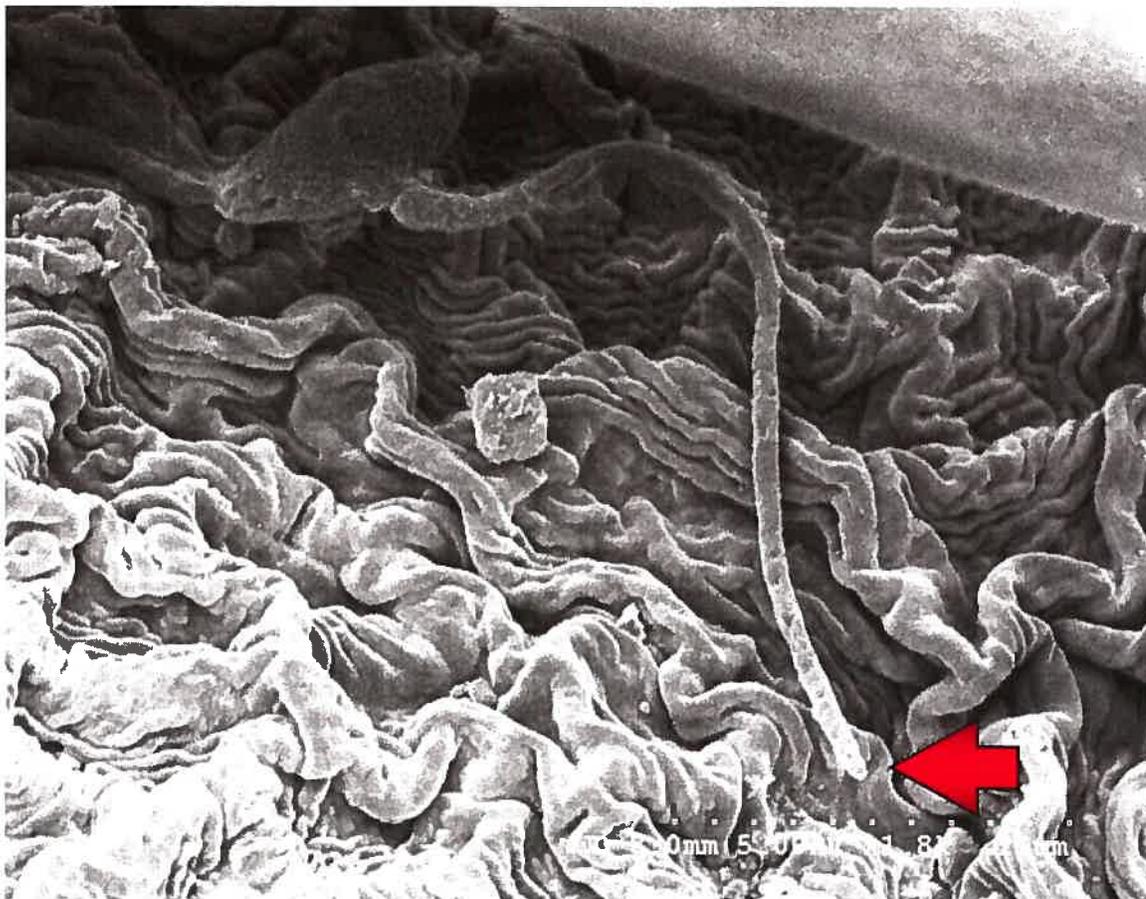


Figure 2l. Interaction incompatible entre une conidie (origine : Empire) et la surface supérieure de la feuille d'un pommier (cultivar : Paulared) observée au microscope électronique (1800X).

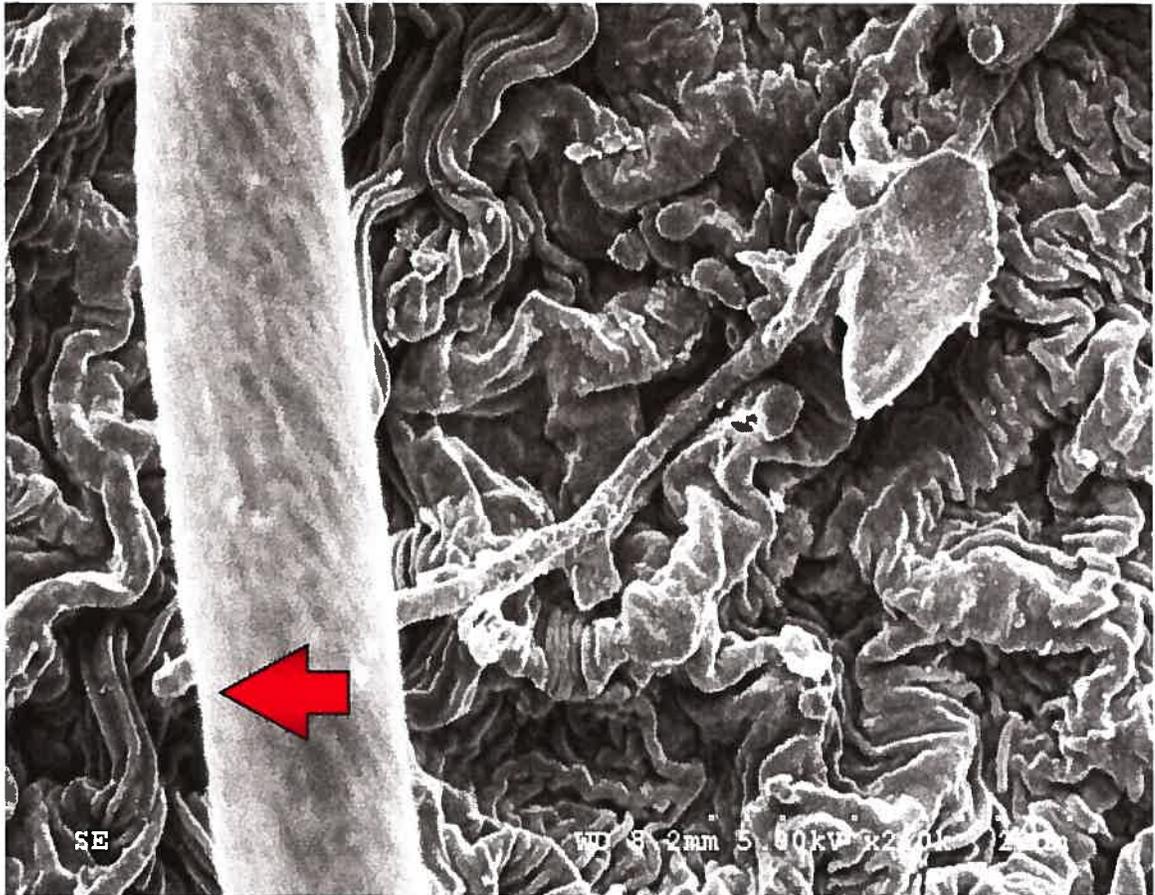


Figure 2m. Interaction incompatible entre une conidie (origine : Empire) et la surface supérieure de la feuille d'un pommier (cultivar : Paulared) observée au microscope électronique (2000X).

DISCUSSION

Étant donné la proportion grandissante de cultivars autres que McIntosh dans les vergers québécois, la variabilité génétique de l'agent pathogène risque également d'être modifiée. Il est donc nécessaire non seulement de réexaminer les différentes expériences réalisées avec le cultivar McIntosh mais aussi avec un inoculum adapté à ce cultivar. L'efficacité de l'infection a été choisie comme mesure principale puisqu'il représente directement le nombre de lésions qui pourraient se développer en verger. Le nombre de lésions n'a pu être directement utilisé étant donné que la concentration de chacun des inoculums était différente. Un ratio a donc été préféré mais reflète tout de même adéquatement l'incidence de la maladie.

Si l'on prend l'exemple du cultivar McIntosh, considéré comme très sensible dans les vergers du nord-est américain, un changement d'origine de l'inoculum apporte une variation de 5 à 40% (Figure 2c). Pour le cultivar Cortland, l'inoculum peut faire varier l'efficacité d'infection de 10 à 40% (Figure 2c). Donc, selon les différentes populations dans les vergers, on peut observer de quatre à huit fois plus de lésions sur ces cultivars. La présence de différentes sous-populations plus ou moins agressives peut donc engendrer des épidémies plus ou moins graves, dépendant du verger. Il en va de même pour les cultivars Spartan et Empire, qui affichent des écarts de 4 à 25% et 4 à 22% respectivement (Figure 2c). Ces deux derniers cultivars sont considérés comme modérément sensibles au Québec (Dewdney, 2000). Par contre, il semble que certaines sous-populations sont adaptées et peuvent infecter ces variétés aussi gravement que peuvent l'être McIntosh et Cortland. Or, si l'on se fie à l'incidence de la maladie sur ces cultivars en conditions commerciales, il semble que ces populations soient en minorité au sein de la communauté. Dans le cas du cultivar Paulared, il ne semble pas y avoir d'effet de l'inoculum. La variation sur l'efficacité d'infection est inférieure à 1% (Figure 2c). Paulared est considéré comme tolérant dans les vergers québécois (Dewdney *et al.*, 2003) et ce classement est corroboré dans cette étude. Il

semble y avoir un fort effet du cultivar dans ce cas-ci, masquant tout effet de l'inoculum. Les interactions sont d'ailleurs groupées ensemble dans la figure 2i. Il est probable que le cultivar Paulared possède certains gènes de résistance mineurs qui lui confère une tolérance à une grande partie de la population indigène du *V. inaequalis*. Ainsi donc, les critères nécessaires à l'infection sont élevés. L'inoculum doit donc être hautement adapté à son hôte. Deux hypothèses peuvent être soulevées dans un tel cas : un inoculum hyper-spécialisé, hautement compatible avec son hôte préférentiel ou, à l'opposé, un super-inoculum, présentant les caractéristiques et le bagage nécessaire pour infecter une large gamme d'hôtes. Nos résultats appuient fortement la deuxième hypothèse, les interactions avec l'inoculum de Paulared occupant quatre des sept premières positions pour l'efficacité d'infection. La cinquième interaction étant avec son propre hôte, au bas du tableau, mais tout de même en haut des autres interactions avec le cultivar Paulared. Il est probable que les variétés Empire et Spartan possèdent eux aussi certains gènes de résistance horizontale, mais probablement moins nombreux, sinon moins efficaces, que Paulared. Les sous-populations aptes à infecter ces variétés possèdent donc un degré de spécialisation supérieur au reste de la population. Cette adaptation ne semble toutefois pas spécifique à l'hôte alors que neuf des premières interactions incluent un inoculum de Paulared, Empire ou Spartan. La spécialisation de ces sous-populations confère donc une agressivité générale plus élevée. Toutes ces interactions sont d'ailleurs groupées ensemble dans l'analyse en groupement hiérarchique, avec l'exception d'une interaction, la dixième, entre l'inoculum de McIntosh et le cultivar Cortland. On peut cependant se demander si l'agressivité de ces populations est supérieure, pourquoi n'y a-t-il pas une proportion plus élevée de ces pathotypes au sein de la population. Il ne semble pas y avoir de hausse de l'incidence de la maladie sur les variétés concernées dans les vergers donc le taux de survie de ces souches pourrait être plus faible. Mais comment expliquer un tel phénomène? En observant la production de conidies par lésion, on peut se rendre compte que seulement trois des neuf premières positions et six des huit dernières sont occupées par un inoculum provenant d'une des trois variétés moins sensibles (Figure 2j). La multiplication du champignon serait-elle compromise par l'acquisition d'une agressivité supérieure? Plusieurs chercheurs ont étudié le coût associé à la

modification de gènes permettant d'outrepasser la résistance d'un hôte (Vera Cruz *et al.*, 2000). Les auteurs mentionnent la disparition de certaines souches ou pathotypes possédant des gènes de virulence particulier après quelques générations. Il y aurait donc un coût, une perte de valeur adaptative, entraîné par certains mécanismes d'acquisitions de gènes de virulence. Par contre, les gènes de résistances mineurs sont peu connus (Blaise et Gessler, 1994), surtout pour les cultivars utilisés dans cette étude, alors il est difficile d'élaborer une hypothèse quant au système *Venturia-Malus*. Le premier pas dans la bonne direction serait de caractériser les changements encourus par l'agent pathogène pour obtenir l'agressivité sur, par exemple, le cultivar Paulared. Si on parvient à prouver qu'il y a bel et bien une pénalité encourue par l'agent pathogène pour pouvoir infecter les cultivars Paulared, Empire et Spartan, et que cette pénalité affecte soit la sporulation, la survie ou la reproduction du champignon, il est à prévoir que la résistance partielle soit durable.

Nous avons tout de même pu observer l'effet indéniable de l'inoculum sur la sensibilité variétale à la tavelure du pommier. Nous avons démontré qu'à l'intérieur d'un verger, il existe différentes sous-populations, dont la proportion est dictée par la composition en cultivars du verger. Ces sous-populations pourraient être responsables des incohérences ou des différences dans les diverses évaluations réalisées dans des régions différentes ou dans des conditions variables. De plus, la source de l'inoculum devrait dorénavant être considérée dans l'évaluation de la sensibilité à la tavelure des nouvelles variétés. Ainsi, on évite les évaluations erronées et les mauvaises surprises en champ.

La productivité en conidies est également affectée par l'origine de l'inoculum. Les conidies provenant du cultivar McIntosh semblent produire des lésions où la sporulation est plus intense. Quatre des six interactions ayant engendré le plus de conidies par lésion proviennent d'inoculum de McIntosh (Figure 2j). L'inoculum qui a comme origine le cultivar Paulared occupe trois des cinq dernières positions de la Figure 2j, donnant un peu de poids à l'hypothèse de coût associé à une agressivité supérieure. Cependant, la combinaison Paulared-Cortland est au sommet du tableau.

Le cultivar Cortland est peut-être responsable de cette incohérence, puisque cette variété était classée comme un excellent hôte induisant la sporulation (Dewdney *et al.*, 2003). Le cultivar Empire semble moins propice à la sporulation, se retrouvant principalement dans la partie inférieure du graphique. Toutefois, l'inoculum a certainement un rôle à jouer puisque le classement des différents cultivars varie en fonction de l'origine de l'inoculum. Toutes les études portant sur la production en conidies des variétés sont donc sujettes à changements si le cultivar est planté dans un verger où la composition de la population n'est pas représentative de ce qui a été utilisé dans les divers travaux.

La productivité en conidies est un facteur épidémiologique important puisque le développement de la maladie au cours de la saison en dépend largement (Parlevliet, 1979). Bien qu'il est particulièrement important de considérer les interactions impliquant un inoculum et son propre cultivar d'origine, la plupart des infections secondaires résultant de dispersion des conidies au sein de la canopée d'un même arbre, il faut se rappeler que certains chercheurs ont capté des conidies en plein jour en conditions sèches, à l'aide de trappes à spores (Hirst et Stedman, 1961, Sutton *et al.*, 1976). Si l'on observe le graphique d'analyse en composante hiérarchique (Figure 2j), on peut remarquer que deux des cinq interactions impliquant un cultivar et son propre inoculum se retrouvent dans la partie inférieure du graphique. Or, en suivant l'hypothèse de co-évolution entre le parasite et l'hôte, à savoir que l'agent pathogène est adapté à son hôte, nous aurions dû observer des interactions très compatibles entre un inoculum et son cultivar d'origine. Ça ne semble toutefois pas le cas pour Paulared et Empire. Dans le cas de Paulared, l'inoculum produisant peu de conidies appuie la thèse d'une pénalité encourue par l'acquisition de traits permettant une plus grande agressivité. Le fait cependant que l'interaction avec son propre cultivar soit si peu compatible est cependant très difficile à expliquer. Quoiqu'il en soit, en se basant sur les données obtenues au cours de cet essai, il semble que le développement de la maladie au cours d'une saison soit très bas dans une parcelle homogène du cultivar Paulared. De plus, l'efficacité d'infection demeure très faible, moins de 1%. Il en est de même pour le cultivar Empire. La très faible compatibilité de l'interaction Empire-

Empire peut être expliquée par le fait que le cultivar semble être un pauvre hôte inducteur de sporulation, comme le témoigne sa position dans la partie inférieure du graphique pour la majorité des interactions (Figure 2j). De plus, l'inoculum du cultivar Empire pourrait également s'accorder avec l'hypothèse de perte imputable aux traits rehaussés d'agressivité, ne figurant pas parmi les onze premières interactions ayant engendré le plus de conidies (Figure 2j). Encore une fois, l'efficacité d'infection est relativement faible, à moins de 5%. Il est toutefois difficile d'expliquer la faible interaction entre deux organismes supposément adaptés l'un à l'autre. Mais il demeure tout de même plausible de croire que le développement de la maladie ne se fera pas très rapidement au cours de la saison pour un bloc composé uniquement de cette variété. Il appert donc que la monoculture des cultivars Paulared et Empire ne serait pas encline à engendrer des épidémies dues aux infections secondaires. Les cultivars McIntosh, Cortland et Spartan sont quant à eux plus susceptibles de créer de graves infections résultant en une multiplication du champignon et une hausse considérable de la sévérité de la maladie. Il serait intéressant d'incorporer ces paramètres dans une simulation semblable à celle réalisée par Blaise et Gessler (1994). En tenant compte de l'efficacité d'infection très faible, peu importe l'inoculum, sur le cultivar Paulared, il y a fort à parier que le taux d'établissement et de développement de la maladie soit très minime. Il en est de même pour le cultivar Empire, pour qui l'efficacité d'infection est relativement basse. Par contre, le risque qu'une population soit présente et agressive envers cette variété est plus élevé que pour Paulared. Bien entendu, les mécanismes d'adaptation de l'agent pathogène à ces deux variétés doivent être étudiés et mieux connus avant d'essayer d'élaborer des stratégies de lutte durable. De plus, d'autres essais devront être réalisés afin de valider les résultats obtenus pour le premier essai en 2002.

L'utilisation de la plantation mixte de manière raisonnée est aussi concevable, en suivant la logique de Blaise et Gessler (1994), exception faite qu'aucune variété résistante ne fait partie du mélange dans le cas présent. Quelques options sont à considérer pour un éventuel essai en verger, une fois que l'expérience de 2002 aura été répétée et que les données auront été validées. Il serait intéressant d'évaluer un

mélange variétal entre Paulared et Empire, étant donné leur faible compatibilité entre eux, autant au niveau de l'efficacité d'infection que de la productivité en conidies. L'interaction incompatible présente entre l'inoculum d'Empire et le cultivar Paulared pourrait ainsi être mis à profit dans la réduction du risque. Le design de la parcelle, que ce soit en alternance entre les rangs ou sur le rang, serait à considérer, afin de maximiser l'économie de fongicides sans toutefois nuire aux pratiques culturales des producteurs. Il semble envisageable qu'une réduction substantielle des applications sur le cultivar Paulared soit possible et qu'une diminution des traitements, lorsque l'inoculum est faible par exemple, soit réalisable pour Empire. Il serait également possible d'inclure un troisième cultivar, plus sensible, dans le mélange variétal. La présence de McIntosh ou Cortland, par exemple, entraînerait des avantages mais aussi des inconvénients. À moins que les conditions soient exceptionnelles, nous ne sommes pas à l'aube de la réduction des traitements sur ces variétés au Québec. Or, la présence de différents cultivars en mélange et avec qui l'interaction est plus faible pourrait permettre une diminution de la pression engendrée par l'agent pathogène, qui pourrait résulter en une incidence plus faible de la maladie. Ceci ne demeure toutefois qu'une hypothèse et devra être vérifiée en verger. Cependant, il est possible que l'inclusion d'une variété très sensible dans le mélange augmente les chances de la présence de populations plus agressives sur les deux autres cultivars, de par le nombre plus élevé d'opportunités d'infection. Ainsi, il pourrait y avoir atténuation de l'effet répressif des cultivars tolérants. Encore une fois, tout ceci n'est que spéculation et demande une recherche approfondie.

CHAPITRE 3 : ÉTUDE SUR LE PATRON D'ÉJECTION DES ASCOSPORES POUR CINQ CULTIVARS

INTRODUCTION

La tavelure, causée par le champignon *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint., est la plus importante maladie du pommier (*Malus domestica*) retrouvée dans l'Est du Canada. La tavelure cause des dommages aux fruits, aux feuilles, aux fleurs et aux jeunes pousses du pommier. Elle est d'une importance cruciale pour les producteurs de fruits, mais le champignon attaque également les pometiers décoratifs, le sorbier d'Amérique (*Sorbus americana*) et l'aubépine (*Crataegus oxyacantha*).

En général, les premières lésions apparaissent à la face inférieure ou supérieure des jeunes feuilles. Ces lésions sont verts olive et deviennent progressivement brunes et veloutées. Si le pétiole est infecté, la feuille jaunira et tombera prématurément. Dans certains cas, des infections hâtives peuvent causer une brûlure de la fleur ou la chute des jeunes fruits. Les fruits sont sensibles de la floraison à la maturité, toutefois, des périodes de mouillure du fruit plus longues sont nécessaires à mesure que la maturation progresse (Schwabe, 1980). Selon le degré d'infection, ils peuvent être déformés et craqués. Quoiqu'il en soit, les fruits infectés sont soit déclassés, vendus pour le jus ou perdus. Des infections tardives peuvent causer le "pinpoint scab" de petites lésions noires atypiques qui se développent lors de l'entreposage ou du transport des fruits (Bratley, 1937).

Le *V. inaequalis* est un champignon ascomycète hétérothallique combinant chaque année une phase de reproduction sexuée obligatoire et plusieurs cycles de reproduction asexuée lors de la phase parasitaire. Le *V. inaequalis* hiverne sous forme de pseudothèces dans les feuilles de pommier infectées tombées au sol (Gadoury et MacHardy, 1986). Au printemps, suite à l'augmentation de la température, les pseudothèces contenant les ascospores mûrissent, puis les ascospores matures sont éjectées lors des pluies. Les ascospores sont transportées par le vent puis elles germent

sur les jeunes feuilles ou sur les bourgeons et les pénètrent causant ainsi les infections primaires. En dix jours environ, les lésions deviennent visibles sur les feuilles et des conidies s'y développent subséquemment. Les conidies sont à leur tour véhiculées principalement au sein de l'arbre même, par le vent mais surtout par les gouttelettes d'eau lors de la pluie. Il en résultera des infections secondaires qui peuvent se poursuivre durant toute la saison selon la fréquence des pluies. La tavelure peut également se développer sur des pommes entreposées, lorsqu'elles sont infectées juste avant la récolte (Bratley, 1937, MacHardy, 1996).

La gravité des infections primaires et secondaires dépend essentiellement de la quantité de spores disponibles et de la durée de mouillure du feuillage ou du fruit, ainsi que de la température durant la période de mouillure (Mills, 1944, MacHardy 1996). Dans le nord-est de l'Amérique, la principale stratégie d'intervention, misant sur des fongicides, consiste à bien réprimer les infections primaires de sorte que les infections secondaires soient minimales ou absentes. Cette stratégie repose sur une bonne estimation de la période des infections primaires, donc de la période durant laquelle des ascospores matures sont présentes dans le verger.

Au cours des ans, plusieurs chercheurs ont développé des modèles d'estimation de la maturité des ascospores (Massie et Szkolnik, 1974, Gadoury et MacHardy, 1982, James et Sutton, 1982, Proctor, 1982, St-Arnaud *et al.*, 1985, Lagarde, 1988, St-Arnaud et Neumann 1990b, Rossi *et al.*, 2000). Au Québec, ce sont les modèles développés par St-Arnaud et Neumann (1990b) et Gadoury et MacHardy (1982) qui sont utilisés. Malgré le fait que le modèle de St-Arnaud et Neumann (1990b) ait été conçu au Québec, le modèle de Gadoury et MacHardy (1982) est celui qui est utilisé communément. Tous ces modèles ont été développés pour un seul cultivar, généralement le plus sensible de la région, étant donné la facilité d'approvisionnement en inoculum. Les modèles St-Arnaud et Neumann (1990b) et Gadoury et MacHardy (1982) ont été développés à partir de données recueillies pour le cultivar McIntosh. Bien que ces modèles soient des outils de première importance dans la lutte contre la tavelure, il est essentiel de les valider voire les modifier pour différents cultivars. La

majorité de ces modèles sont basés sur l'accumulation de degrés jours en base 0 et certains tiennent compte des précipitations. Tous ces modèles comprennent une phase de latence durant laquelle environ 20% des ascospores seront matures; une phase exponentielle de maturation, où environ 70% des ascospores seront matures, puis une phase finale de maturation durant laquelle environ 10% des ascospores seront matures (MacHardy, 1996). Dans le cas du modèle de MacHardy et Gadoury (1985), ces différentes phases correspondent à des accumulations de 1-150 degrés jour, 150-370 degrés jour et 370-425 degrés jour, respectivement.

En Amérique du Nord, la grande majorité des expériences sur la tavelure ont été faites avec le cultivar McIntosh et les résultats de ces études épidémiologiques ont donné lieu à des recommandations de traitement. Cependant, les connaissances sur le comportement des autres cultivars produits au Canada sont limitées et l'hypothèse selon laquelle la variété McIntosh est représentative n'a pas été démontrée. Compte tenu du fait que les producteurs canadiens plantent de plus en plus de variétés autres que McIntosh, il est essentiel de comparer leurs différentes caractéristiques, notamment le patron d'éjection d'ascospores associé à ces cultivars, afin d'ajuster la régie de traitement.

Smith (1992), dans une étude sur la résistance partielle de plusieurs cultivars, n'a trouvé aucune différence dans le taux de maturation des ascospores. Par contre, les travaux de Jeger *et al.* (1982) ont confirmé les premières observations de Wilson (1928) qui attribuaient un effet du cultivar sur le développement hivernal des pseudothèces. Ainsi, les auteurs ont démontré que le cultivar influençait significativement le taux de maturation des ascospores. Gilpatrick et Szkolnik (1978) soulèvent également l'importance de considérer le cultivar dans l'évaluation de la maturation et de l'éjection des ascospores au printemps. Par contre, Baines (1942), rapporte une variation intra-cultivar aussi importante que celle obtenue entre les cultivars. Moller (1980) présente des résultats obtenus pour six cultivars lors du printemps de 1979. L'auteur affirme que les pics d'éjection de tous les cultivars ont eu lieu dans la même semaine et donc, que le patron d'éjection affiché par les cultivars ne

suivait pas le stade phénologique des arbres, certains cultivars étant au stade bouton rose lors des éjections massives alors que d'autres étaient au stade de débourrement.

L'objectif de cette étude était de déterminer si le patron d'éjection des ascospores du *V. inaequalis* est influencé par le cultivar et dans quelle mesure les modèles de prévision de la maturation des ascospores sont fiables pour des cultivars autres que McIntosh.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

L'expérience s'est déroulée à la ferme expérimentale d'Agriculture et Agroalimentaire Canada de Frelighsburg. Au printemps, avant les premières éjections, des feuilles de pommier ont été recueillies dans des vergers commerciaux présentant des blocs uniformes des cultivars Cortland, Empire, Paulared, McIntosh et Spartan.

Pour chaque cultivar, 5 feuilles présentant des lésions de tavelure ont été placées au fond d'une cagette de bois avec fond grillagé. Une lame de microscope graissée avec du silicone a été placée à 0.5 cm au dessus de chaque feuille. Les lames ont été remplacées après chaque pluie et le nombre d'ascospores compté sur 10% de la surface de la lame à l'aide d'un microscope (250X).

Analyses.

Les données ont été transformées en proportion du maximum saisonnier (proportion d'ascospores éjectées) en divisant le nombre d'ascospores obtenu pour chaque date et pour chaque feuille par le maximum obtenu à la fin de la saison pour la même feuille. La proportion d'ascospores éjectées a été exprimée et modélisée en fonction de l'accumulation de degrés jours. Afin de décrire la proportion d'ascospores éjectées, différents modèles non linéaires ont été ajustés individuellement pour chaque cultivar. Les modèles ont été comparés sur la base de la distribution des résidus et du coefficient de détermination (R^2). Une attention particulière a été portée sur le modèle

logistique puisque toutes les courbes de maturation des ascospores reportées dans la littérature présentent une forme logistique (Gadoury et MacHardy, 1982, James et Sutton, 1982, Proctor, 1982, Lagarde, 1988, St-Arnaud et Neumann, 1990b):

$$Y = \frac{1}{1 + (((1-y_0)/y_0) * \exp(-r * Dj))};$$

où Y_0 est la proportion initiale, r est le taux d'éjection, et Dj est la valeur cumulative des degrés-jours (base 0°C). Les valeurs des paramètres Y_0 et r ont été déterminées par régression non linéaire en utilisant la méthode d'itération de Marquardt (procédure NLIN). Toutes les analyses statistiques ont été faites avec le logiciel SAS (Version 8.0). Les cinq modèles ainsi que celui développé par Gadoury et MacHardy (1982) ont ensuite été utilisés pour calculer les valeurs du pourcentage d'ascospore éjectées $Y=5$, 10, 50, 90, et 95, et le nombre de degré jour accumulés entre 5 et 95% et entre 10 et 90% d'ascospore éjectées.

RÉSULTATS

Les courbes d'éjection des ascospores pour les cinq cultivars présentent un patron sensiblement différent (Figure 3a). Pour le cultivar Spartan, l'éjection est plus rapide en début de saison comparativement aux autres cultivars. A l'inverse, les cultivars Empire et McIntosh ont démontré une éjection des ascospores plus lente en début suivi d'une éjection rapide. Les courbes d'éjection pour les deux autres cultivars, Cortland et Paulared ont présenté une courbe d'éjection intermédiaire par rapport aux autres cultivars et les éjections prédites par le modèle de Gadoury et MacHardy (1982).

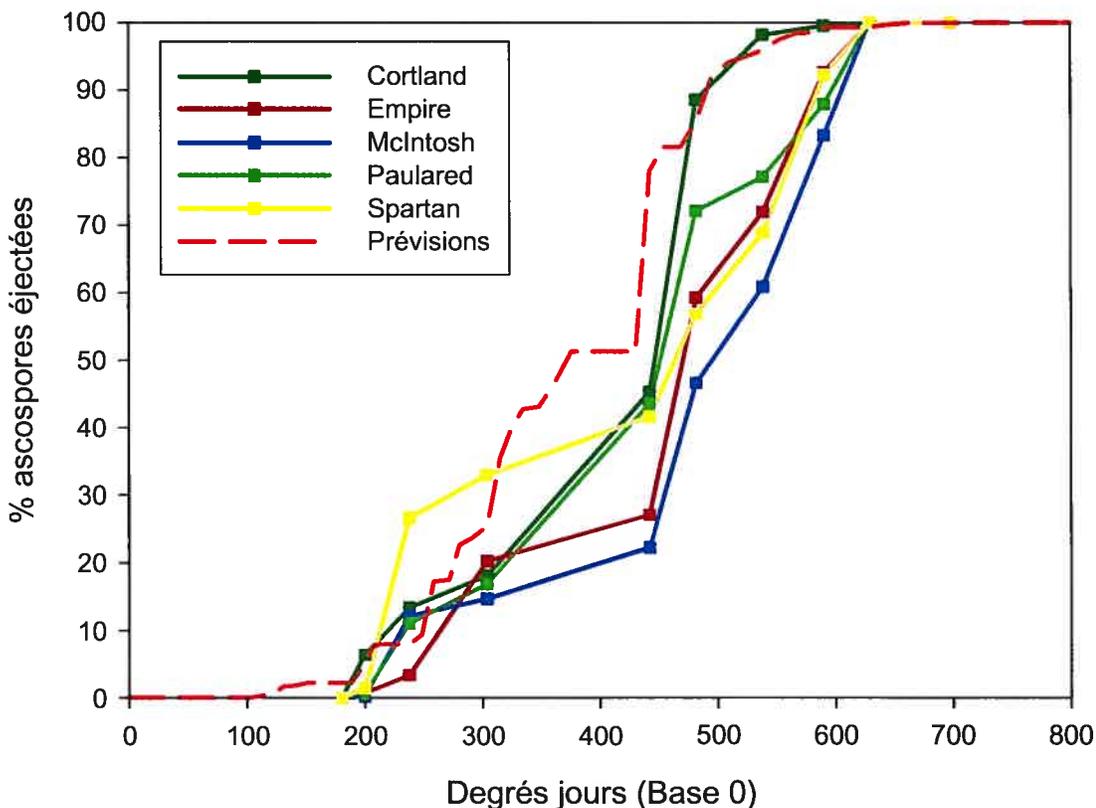


Figure 3a. Courbe d'éjection des ascospores du *Venturia inaequalis* pour les cultivars Cortland, Empire, Paulared, McIntosh et Spartan et valeurs prédites par le modèle de Gadoury et MacHardy (1982).

Les valeurs prédites d'ascospores éjectées en fonction de l'accumulation des degrés jours (base 0°C) ont été comparées avec les observations obtenues pour les cinq cultivars. C'est pour le cultivar Cortland que les valeurs prédites se rapprochent le plus des observations (Figure 3b). Pour les autres cultivars, le modèle prédit des éjections plus hâtives que celles observées. De plus, on note qu'il y a une variation importante de la quantité d'ascospores éjectées pour les cinq feuilles observées. Lorsque toutes les observations sont combinées (cinq cultivars, cinq feuilles par

cultivar), on remarque qu'un seul modèle de prévision ne peut être utilisé pour prédire le pourcentage d'ascospores éjectées pour ces cinq cultivars (Figure 3b et 3c).

Parmi les différents modèles non linéaires évalués, c'est le modèle logistique qui a permis d'expliquer le mieux la variation de la quantité d'ascospores éjectées en fonction de l'accumulation de degré jours (base 0°C). Pour chaque cultivar, un modèle logistique a été établi (Figures 3d à 3h), les paramètres associés avec chaque modèle étant présentés au tableau 3a. En se basant sur les cinq modèles logistiques, on note que le taux d'éjection des ascospores (r) varie selon le cultivar avec des valeurs de 0.0102, 0.0141, 0.0176, 0.0179, et 0.0181 pour les cultivars Spartan, Paulared, McIntosh, Cortland et Empire, respectivement (Figure 3i). Les valeurs de Y_0 ont également varié selon le cultivar. Les valeurs de Y_0 sont semblables pour les cultivars Cortland, Empire et McIntosh, avec des valeurs de 0.000592, 0.000189, et 0.000155, respectivement, et plus élevées pour les cultivars Paulared et Spartan, soit de 0.00209 et 0.0119 (Figure 3i).

Les modèles ont été utilisés pour calculer l'accumulation de degrés jours pour atteindre 5, 10, 50, 90, et 95% d'ascospores éjectées (Figure 3j). On note que dans certains cas, il y a un écart important entre les valeurs du modèle et entre les valeurs obtenues pour chaque cultivar. Par exemple le début des éjections (5%) varie de 186.5 degrés jours pour les cultivars McIntosh et Spartan, ce qui, selon la température, peut représenter de dix à quinze jours de différence. Quant à la fin de la période d'éjection des ascospores, il y a un écart de 142 degrés jours entre Spartan et Cortland, ce qui en fin de saison (juin) peut représenter plusieurs jours. Globalement, le modèle prédit trop hâtivement les éjections d'ascospores et ce pour les cinq cultivars. Si l'on définit la période d'éjection des ascospores comme étant la période, en jours ou en degrés jours accumulés, entre le moment où 5 et 95% des ascospores sont éjectées, on note deux groupes. La période d'éjection pour les cultivars Cortland, Empire et McIntosh était de 328.99, 325.35 et 334.60 degrés jours, respectivement, alors qu'elle était de 324.22 pour le modèle de MacHardy et Gadoury. Par contre, pour les cultivars Paulared et Spartan, cette période correspond à 417.65 et 577.34 degrés jours.

L'analyse de ces paramètres épidémiologiques démontre que le cultivar influence le patron d'éjection des ascospores du *V. inaequalis* et qu'un seul modèle de prévision n'est pas adéquat. Bien sûr, cette étude devra être répétée et validée avant de conclure sur l'influence du cultivar.

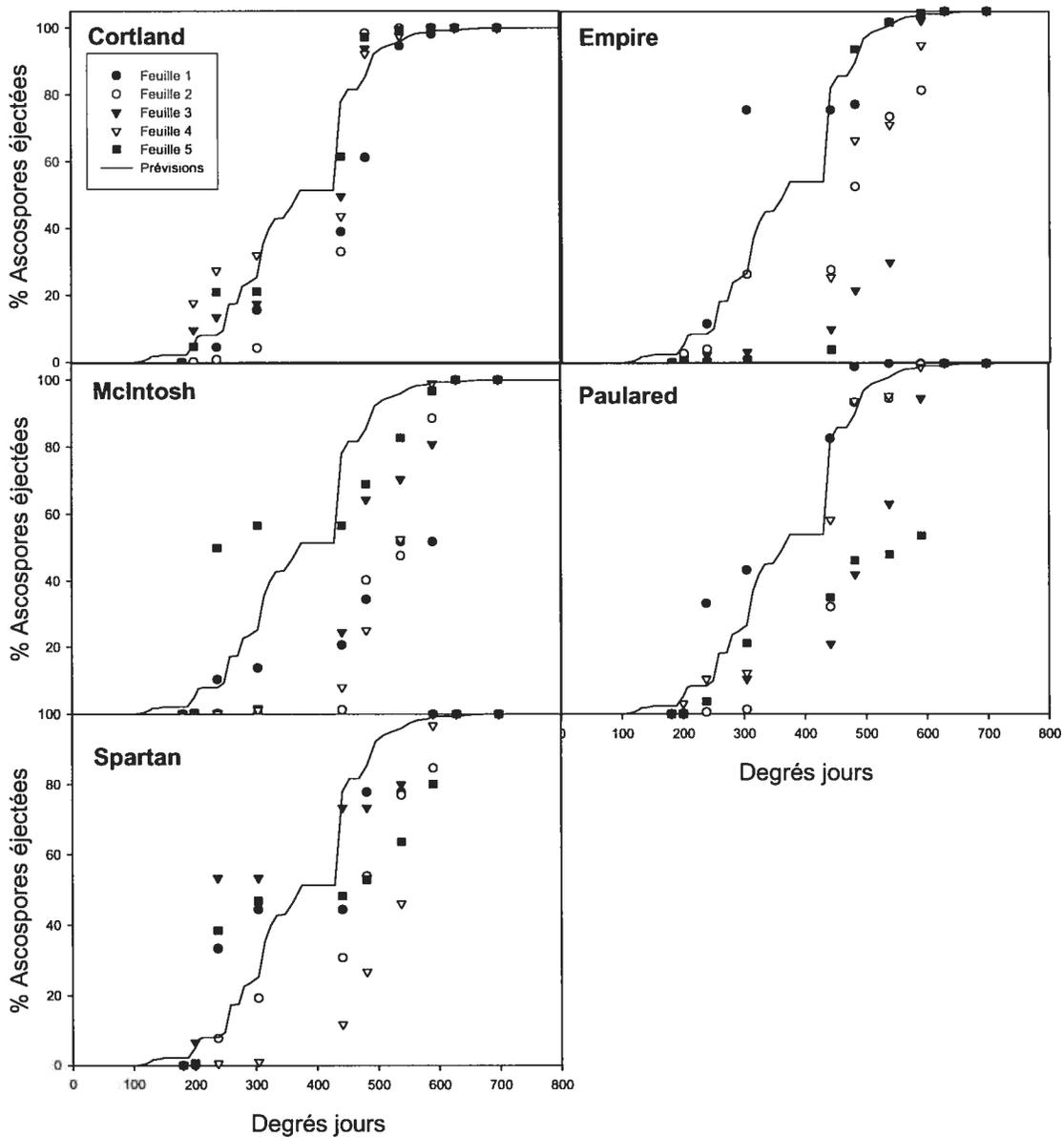


Figure 3b. Pourcentage d'ascospores éjectées du *Venturia inaequalis* pour les cultivars Cortland, Empire, Paulared, McIntosh et Spartan et valeurs prédites par le modèle de Gadoury et MacHardy 1982).

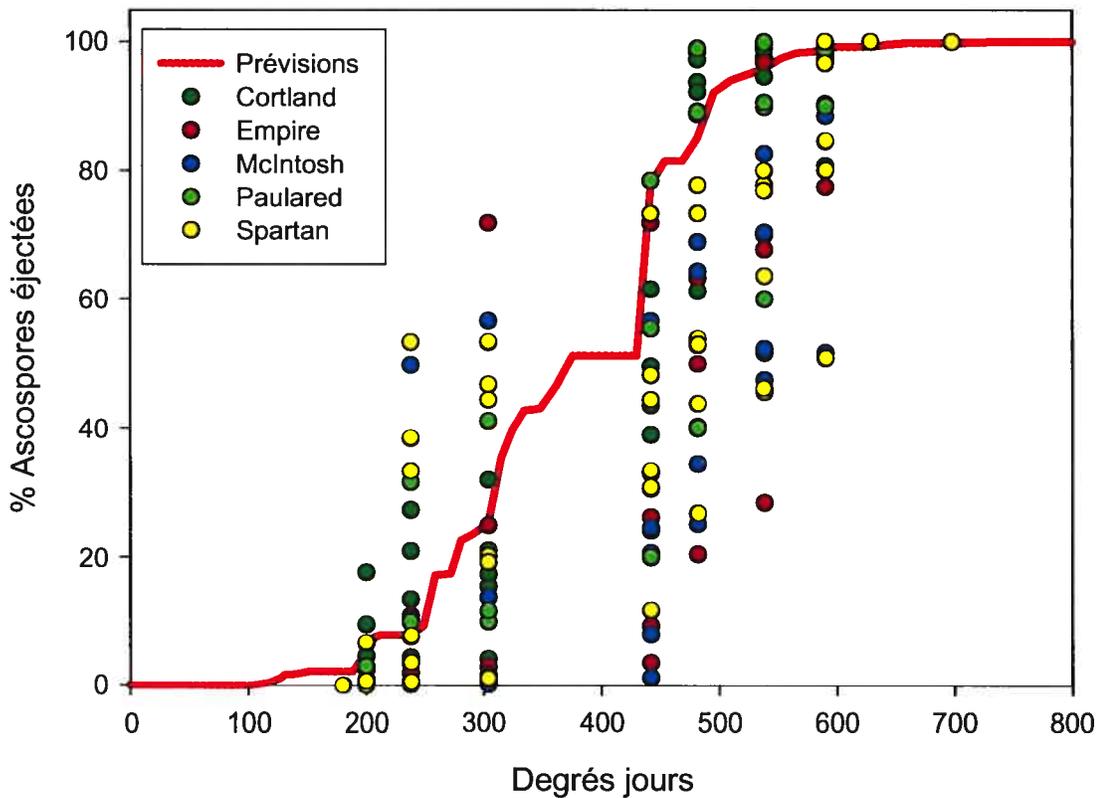


Figure 3c. Pourcentage d'ascospores éjectées du *Venturia inaequalis* pour les cultivars Cortland, Empire, Paulared, McIntosh et Spartan et les cinq réplicats. La courbe représente les valeurs prédites par le modèle de Gadoury et MacHardy 1982).

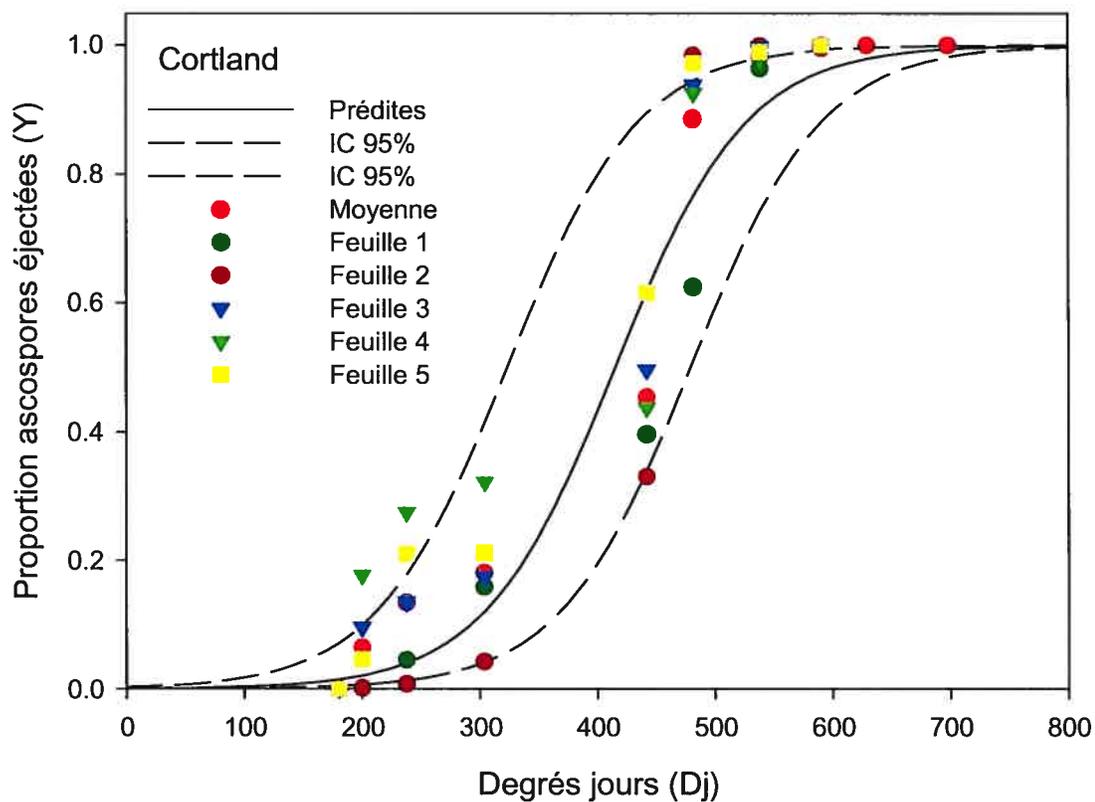


Figure 3d. Courbe d'éjection des ascospores du *Venturia inaequalis* pour le cultivar Cortland.

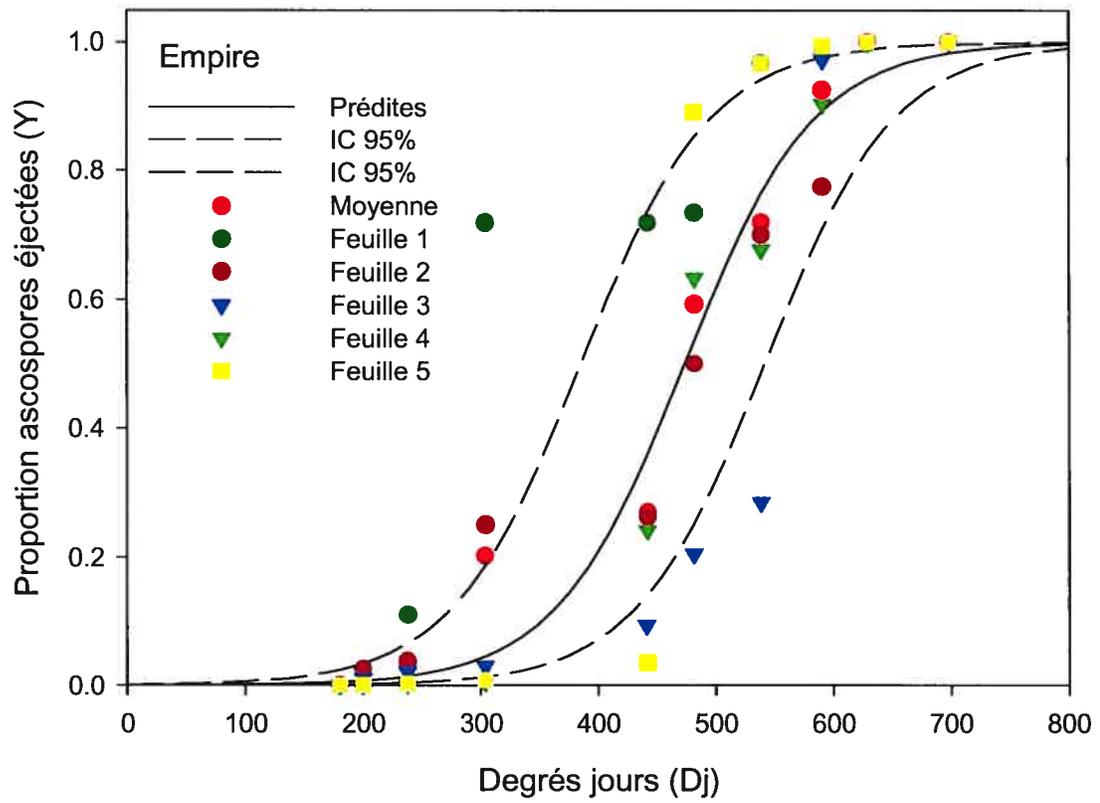


Figure 3e. Courbe d'éjection des ascospores du *Venturia inaequalis* pour le cultivar Empire.

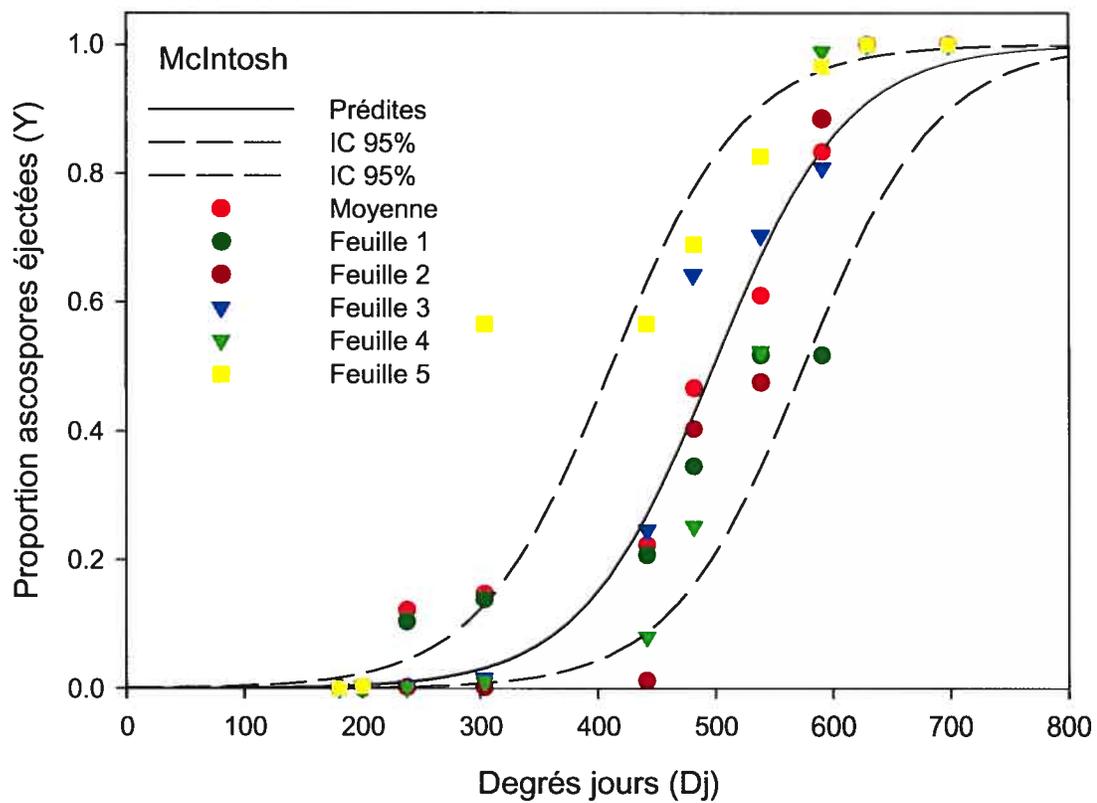


Figure 3f. Courbe d'éjection des ascospores du *Venturia inaequalis* pour le cultivar McIntosh.

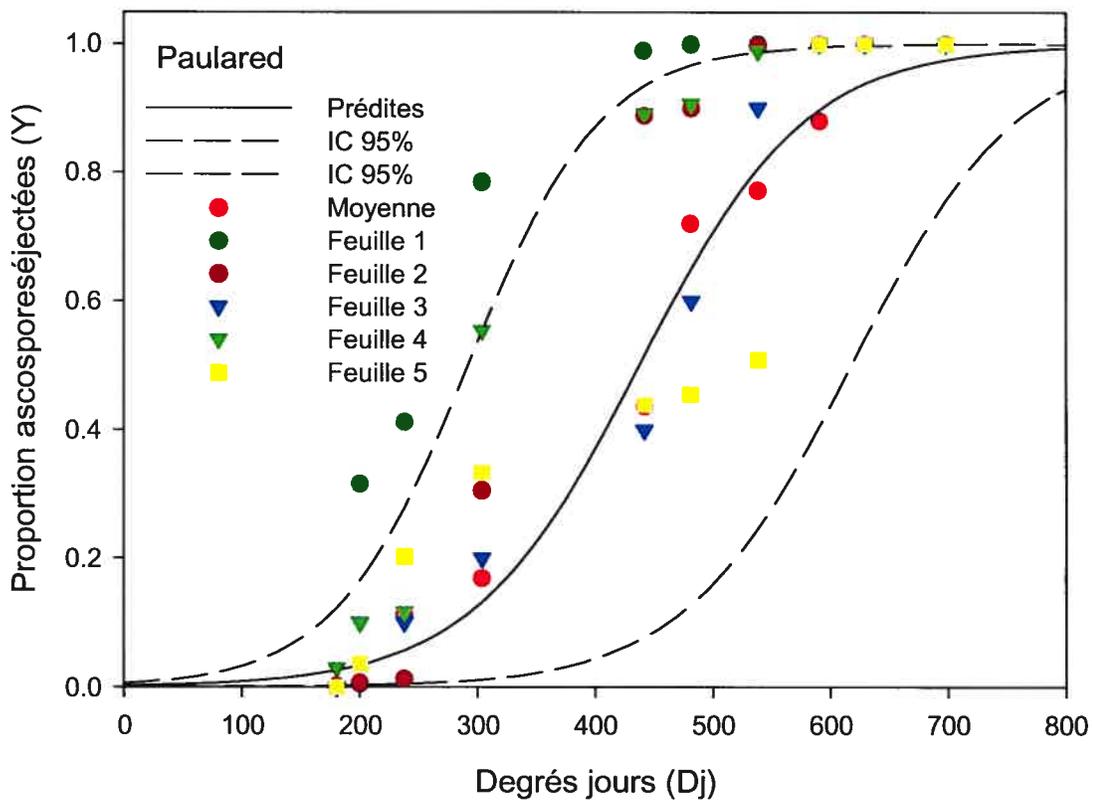


Figure 3g. Courbe d'éjection des ascospores du *Venturia inaequalis* pour le cultivar Paulared.

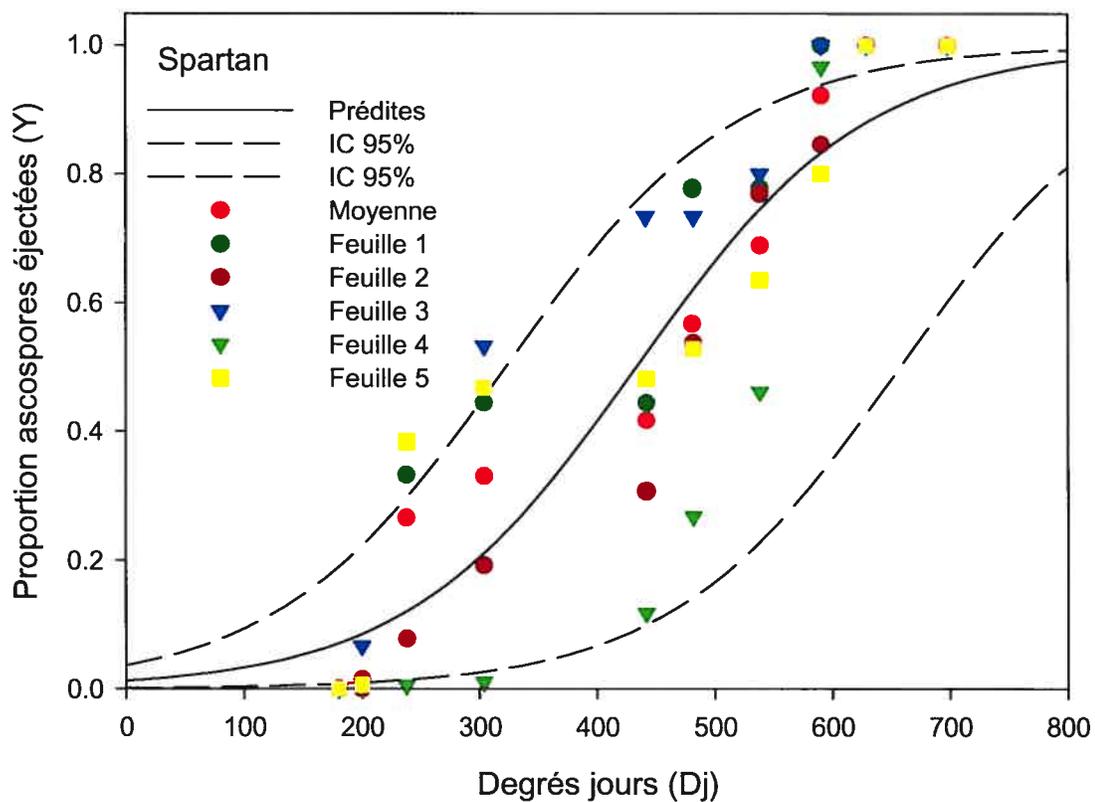


Figure 3h. Courbe d'éjection des ascospores du *Venturia inaequalis* pour le cultivar Spartan.

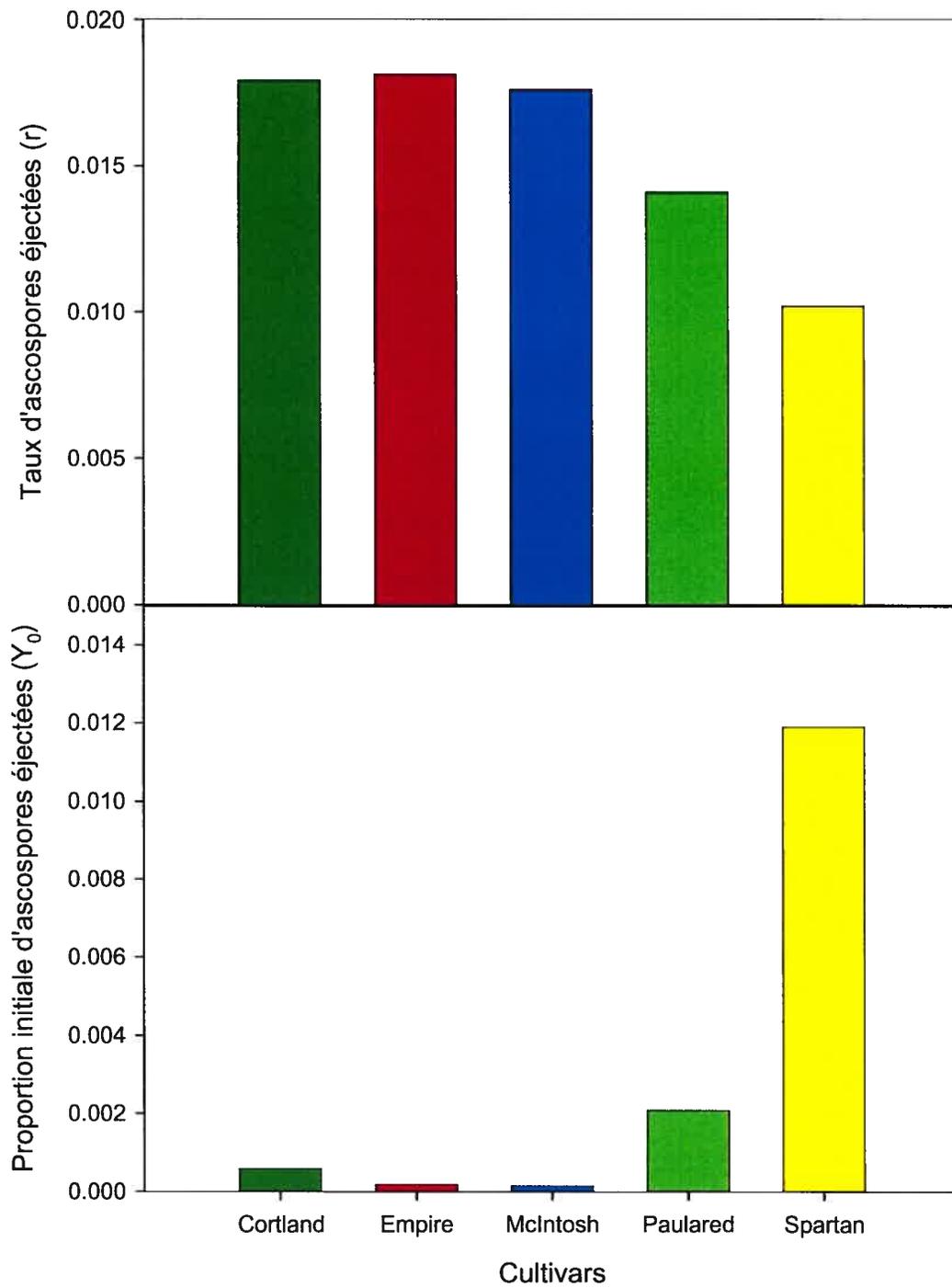


Figure 3i. Taux d'éjections d'ascospores du *Venturia inaequalis* et proportion initiale d'ascospores éjectées pour cinq cultivars de pommier.

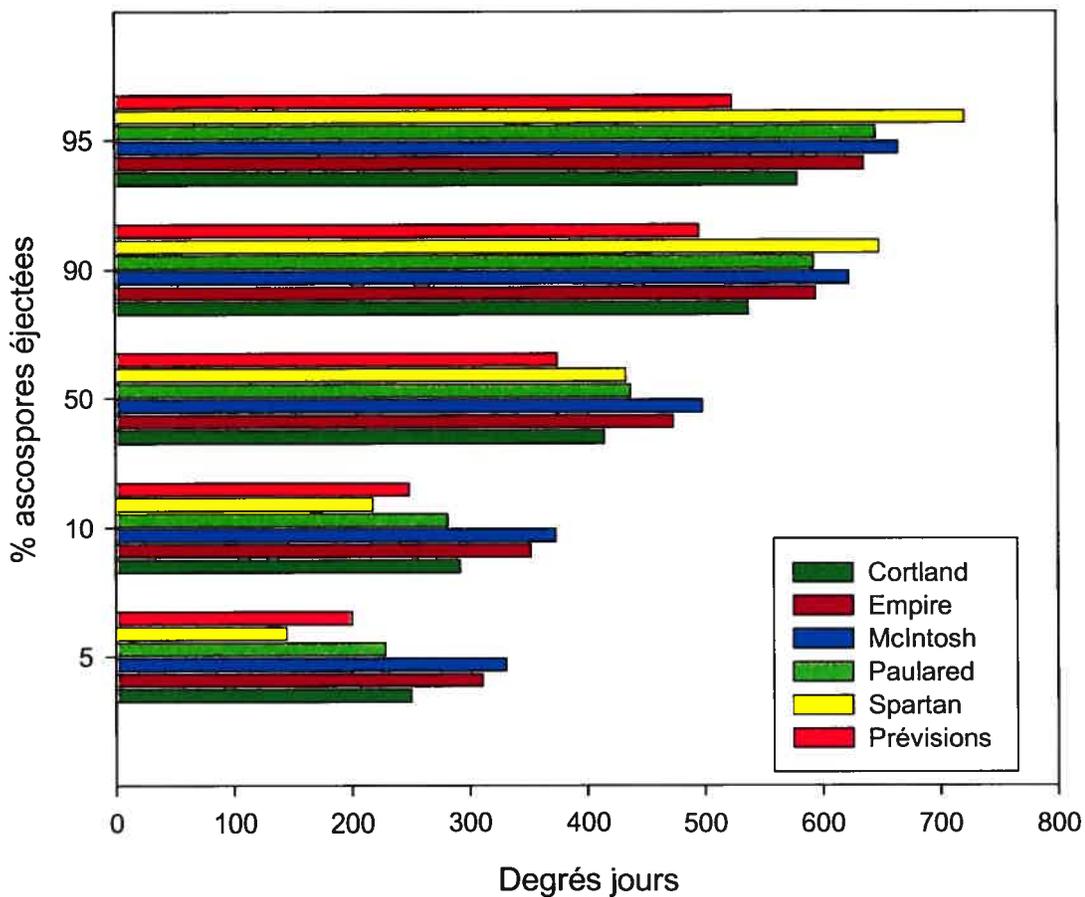


Figure 3j. Accumulation de degrés jours requise pour atteindre 5, 10, 50, 90 et 95% d'ascospores éjectées pour cinq cultivars de pommier.

Cultivar	Degrés de liberté	R ²	Y ₀	Limite de confiance 95% pour Y ₀		r	Limite de confiance 95% pour r	
				Inférieure	Supérieure		Inférieure	Supérieure
Cortland	9	0.96	0.000592	-0.00188	0.00306	0.0179	0.0086	0.0273
Empire	9	0.98	0.000189	-0.00055	0.000933	0.0181	0.0101	0.0261
McIntosh	9	0.98	0.000155	-0.00040	0.00071	0.0176	0.0106	0.0246
Paulared	9	0.98	0.00209	-0.00165	0.00584	0.0141	0.0103	0.0179
Spartan	9	0.93	0.0119	-0.0122	0.0360	0.0102	0.0058	0.0146

Tableau 3a. Paramètres associés avec chaque modèle d'éjection d'ascospores du *Venturia inaequalis* pour cinq cultivars de pommier.

DISCUSSION

Il est important de rappeler que les données obtenues pour le printemps 2003 représentent des éjections d'ascospores, et non une courbe de maturation prédite. La courbe obtenue et à laquelle sont comparés les différents modèles pour chaque cultivar est également une courbe d'éjection, prédite par le modèle de Gadoury et MacHardy (1982) et n'est ainsi valide que pour l'année 2003. Cette courbe a été obtenue grâce au modèle mathématique publié par les auteurs et les données météorologiques pour la saison 2003. Étant donné le temps considérable requis pour établir une courbe de maturation pour chaque cultivar (éjections forcées, observations microscopiques de pseudothèces), il a été adopté que la comparaison entre les patrons d'éjection des différents cultivars serait suffisante pour combler les objectifs de l'étude.

La capture des ascospores nécessitant une valeur précise, sans contamination extérieure ou des feuilles avoisinantes, les lames de microscopes graissées se voyaient la meilleure option possible comme méthode de capture. La courte distance entre les feuilles et les lames et la facilité de lecture au microscope de celles-ci en ont fait un outil de choix.

En observant la figure 3a, on peut noter que le cultivar Spartan a un début de saison très rapide. En tenant compte de la courbe d'éjection établie pour celui-ci, 5% des ascospores sont éjectées en 145 degrés jours, alors que le modèle prédit 200 degrés jours pour atteindre cette proportion. Il s'agit d'une différence considérable, surtout si l'on compare avec le cultivar Paulared, son plus proche poursuivant, qui atteint 5% à 229 degrés jours. La marge est encore plus impressionnante si l'on tient compte de McIntosh, pour lequel 331 degrés jours ont été nécessaire en 2003 pour atteindre 5% d'ascospores éjectées. Donc, au début de la saison, il peut y avoir une variation de plus de 180 degrés jours entre l'amorce des éjections significatives entre deux cultivars. Au Québec, où les printemps sont plutôt frais, cela peut facilement représenter une semaine ou même deux semaines de différence, selon les années. Or, plusieurs

applications fongicides pourraient être nécessaires, ou gaspillées, selon le cas, dans de telles situations. L'écart est également semblable pour une proportion de 10% d'éjection, alors qu'il y a une différence notable entre Spartan et McIntosh (plus de 150 degrés jours). Après un départ précoce, le cultivar Spartan ralentit considérablement. En fait, il est le dernier cultivar à atteindre une proportion de 90% d'ascospores éjectées. La phase exponentielle d'éjection, et donc de maturation, pour ce cultivar est beaucoup moins prononcée que pour les autres variétés.

La fin des éjections primaires potentiellement dangereuses, dans un verger où l'inoculum n'est pas très abondant, se situe lorsque 95% des ascospores ont été éjectées. Le modèle de MacHardy et Gadoury prédit cette étape après une accumulation de 524 degrés jours en 2003. Or, si l'on se fie aux observations obtenues pour les cinq cultivars, la fin des infections primaires semble être prédite prématurément. La courbe d'éjection prédite est nettement décalée vers la gauche par rapport aux courbes obtenues pour les cultivars. Seul le cultivar Cortland tend à suivre la courbe obtenue par le modèle. Une différence de 55 degrés jours est observée entre les deux valeurs pour une proportion éjectée de 95%. Pour les autres variétés, l'écart entre la valeur de Cortland est de 56, 66, 85 et 141 degrés jours, respectivement, pour Empire, Paulared, McIntosh et Spartan. Il s'agit d'un écart inférieur à celui obtenu pour le début de la saison, en tenant compte que les éjections primaires se terminent en juin, où la température est plus élevée.

Malgré le fait que le temps requis pour atteindre la moitié de l'épuisement du stock d'ascospores est moins important pour les producteurs, qui sont la plupart du temps déjà en état d'alerte durant cette période de l'année, il est intéressant de remarquer que l'écart est minime entre les cultivars, seul le cultivar McIntosh semble légèrement plus en retard. L'effet notable du cultivar sur le patron d'éjection d'ascospores au cours de l'année semble donc être plus important dans la période de latence et la période finale. Or, il s'agit justement des deux moments où le contrôle de la tavelure est le plus enclin à influencer le développement de la maladie, puisqu'au milieu de la saison, durant la phase exponentielle de maturation des spores, la

couverture fongicide doit être assurée en permanence, non seulement dû au très grand nombre de spores dans l'air mais aussi au développement plus rapide du feuillage, ce qui entraîne une augmentation de la surface sensible aux infections.

D'un point de vue pratique, la gestion de début de saison pourrait être retardée pour les blocs de cultivars plus lents, Empire ou Cortland par exemple, alors que dans le cas de Spartan, qui semble être extrêmement rapide, les arrosages devraient débuter plus tôt en saison. Pour la fin de la saison, les écarts entre les cultivars ne sont pas très élevés, considérant la température plus chaude au mois de juin. D'autres années de données sont toutefois nécessaires, comme pour les suggestions de modifications d'arrosage en début de saison d'ailleurs, afin de pouvoir conclure avec certitude de l'effet du cultivar sur le patron d'éjection et des implications pratiques possibles.

En tenant compte de la sensibilité relative des cultivars, il pourrait apparaître négligeable d'incorporer Empire, Spartan et Paulared dans la validation d'un modèle d'éjection ou de maturation des ascospores puisque ces cultivars sont modérément ou très peu sensibles à la tavelure (Dewdney *et al.*, 2003) et ne représente donc qu'une infime partie de l'inoculum présent dans le verger au printemps. Cependant, les cultivars McIntosh et Cortland, classés comme très sensible et sensible à la tavelure, et qui produisent donc la très grande majorité de l'inoculum dans un verger, ne s'approchent pas à moins de 80 degrés jours l'un de l'autre. Comme ces deux variétés sont présentes dans la plupart des vergers québécois, l'effet du cultivar en début et fin de saison peut potentiellement se traduire en l'apparition de lésions qui auraient pû être évitées ou par des traitements inutiles, alors qu'un nombre de spores négligeable est éjecté.

Les résultats obtenus, quoique préliminaires, semblent corroborer les hypothèses de Jeger *et al.* (1982) et de Gilpatrick et Szkolnik (1978), à savoir que le taux de maturation varie avec le cultivar. Il ne faut cependant pas rejeter les conclusions des autres auteurs ayant travaillé sur le sujet, puisque les cultivars testés ne sont pas les mêmes. Par exemple, si notre étude n'avait été réalisée qu'avec les

cultivars Empire et McIntosh, il aurait été difficile de tirer les mêmes conclusions que celle effectuée pour les cinq cultivars. Il est important de garder en mémoire que les différences demeurent tout de même minimales, aucun cultivar ne présentant un patron totalement différent ou extrêmement décalé par rapport aux autres. Cependant, en tenant compte de toute la plage de données obtenues pour la saison 2003 pour ces cinq cultivars (Figure 3c), il semble clair qu'un modèle unique ne peut englober efficacement tous les points de données. Une question se pose donc : est-ce que le développement de deux ou plusieurs modèles adaptés aux différents cultivars permettrait d'apporter une solution à ce problème? Il se peut également que la saison 2003 ait été particulière et que le modèle de MacHardy et Gadoury n'ait pas été valide pour cette saison mais le sera pour le printemps 2004. Il faut garder en mémoire qu'au moment de la validation en champ du modèle, six cas sur 49 n'étaient pas expliqués par le modèle (MacHardy et Gadoury, 1982). De plus, St-Arnaud et Neumann (1990a) rapportent la surestimation de la maturation des ascospores dans 12 cas sur 16 pour deux localités du Québec. Il est donc possible que la saison 2003 à Frelighsburgh ne pouvait être expliquée à la base par le modèle, indépendamment de l'effet attribué au cultivar. La répétition de l'expérience en 2004 et 2005 dans deux sites différents devrait apporter quelques éléments de réponse.

Les cultivars utilisés au cours de l'expérience ne nous permettent pas de comparer les résultats obtenus avec les autres études puisque le choix des variétés, souvent dépendant de la région, est différent. Il est toutefois intéressant de noter que le cultivar McIntosh, qui affiche un patron d'éjection décalé par rapport au modèle à Frelighsburgh en 2003, a donné des résultats semblables, tout particulièrement en 1991, pour Smith (1992), malgré le fait que l'auteur n'avait conclu aucun effet de cultivar sur la maturation des ascospores. En toute logique, le cultivar McIntosh devrait être proche de la courbe d'éjection prédite puisqu'il s'agit du cultivar qui a été utilisé lors de la conception du modèle de maturation. Pourtant, le modèle surestime la quantité d'ascospores éjectées pour cette variété. Un tel phénomène a également été rapporté par St-Arnaud et Neumann (1990a). Une variation du modèle tenant compte des précipitations a été élaboré (St-Arnaud et Neumann, 1990b), mais ce modèle n'est

pas plus performant que celui de MacHardy et Gadoury pour la saison 2003 (données non présentées).

Plusieurs hypothèses ont été soulevées pour tenter d'expliquer la nature de l'effet du cultivar sur la maturation des ascospores et des pseudothèces. La date de défeuillaison de l'arbre, indirectement reliée au cultivar, peut influencer la maturation et le développement des pseudothèces (Keitt et Jones, 1926, Wilson, 1928, Louw, 1951) et donc, des ascospores. La structure physiologique des feuilles pourrait également jouer dans la balance. Une feuille qui retient plus facilement l'eau de par sa structure particulière sera moins encline au dessèchement en cas de printemps sec et la maturation des ascospores s'en verra moins affectée (Wilson, 1928). Ces informations ne sont soit pas disponibles ou n'ont pas été compilées pour les cultivars étudiés dans ce cas-ci. Un autre aspect, abordé brièvement par Jeger *et al.* (1982), met en cause les différences d'agressivité de l'agent pathogène. Cette hypothèse n'a pas été retenue par les auteurs puisque les feuilles des différents cultivars provenaient d'une plantation mixte, limitant ainsi l'adaptation de pathotypes et la sélection de populations distinctes. Or, les feuilles utilisées lors de l'expérience de 2003 provenaient de grandes plantations et on peut ainsi supposer que la pression de sélection induite par la présence d'un seul cultivar ait permis la sélection d'une sous-population distincte. Ainsi, il est possible que l'effet attribué au cultivar soit en fait imputable aux différentes populations, qui présenteraient des patrons d'éjection différents dû à leur génome distinct. Cette hypothèse permettrait également d'expliquer les difficultés rencontrées lors de la validation d'un modèle en-dehors de la région dans laquelle il a été conçu. Il serait cependant important de vérifier jusqu'à quel point le bagage génétique peut faire varier le taux de maturation. Dans la littérature, seulement Palmiter (1934) s'est quelque peu attardé sur l'effet de l'isolat de *V. inaequalis*, les conditions météorologiques étant habituellement étudiées pour expliquer les différences encourues. Cette hypothèse n'est toutefois valable que dans les blocs homogènes, dans lequel il y aurait eu adaptation et établissement d'une sous-population.

L'expérience sera répétée aux printemps 2004 et 2005, selon le même protocole. Une attention particulière sera apportée au stade phénologique des différents cultivars lors des périodes d'éjections primaires, afin de vérifier si une telle relation est plausible. Malgré les résultats de Moller (1980), qui obtenait une grande variabilité dans le stade phénologique des divers cultivars au moment des pics d'éjection, l'utilisation d'un stade comme biofixe pour le début du modèle sera tenté. Si les différences obtenues sont semblables à celle pour 2003, il sera envisageable d'établir de nouveaux modèles adaptés aux cultivars.

CONCLUSION

Nous sommes encore loin du jour où la tavelure pourra être gérée en verger sans l'utilisation de fongicides. Cependant, l'utilisation plus rationnelle de ceux-ci est possible, afin d'alléger la charge environnementale et de réduire les coûts encourus par les traitements au cours de la saison. Plusieurs outils sont en place afin d'aider les producteurs pomicoles à optimiser leur régie de fongicide mais certaines avenues ont été laissées plus ou moins de côté. C'est le cas entre autres de l'influence du cultivar et de l'origine de l'inoculum sur le développement de la tavelure. Cette étude avait pour but d'approfondir les connaissances sur divers aspects reliés à ces deux facteurs dans le but de modifier les outils de recommandation en place.

En premier lieu, la validation du critère du nombre d'heures de mouillure minimum afin d'obtenir une infection avec des ascospores du *Venturia inaequalis* a été étudiée. Cinq cultivars représentant 90% de la production québécoise et affichant une sensibilité différente à la tavelure ont été sélectionnés : McIntosh, Cortland, Empire, Spartan et Paulared. Étant donné que la plupart des études qui se sont penchées sur le sujet ont utilisé un cultivar sensible, principalement McIntosh en Amérique du Nord, il était important de répéter l'expérience avec différents cultivars afin de vérifier si la table modifiée de Mills pouvait être ajustée en fonction du cultivar. En se basant sur nos résultats, il appert que la durée de mouillure minimum requise pour une infection varie en fonction du cultivar. Il est donc envisageable d'adopter différentes stratégies moins conservatrices dans la gestion du risque pour certains cultivars, Empire, Spartan et Paulared dans le cas présent. La validation en champ est la prochaine étape et permettra de confirmer les résultats obtenus.

L'influence de l'inoculum sur la sensibilité variétale a été investiguée afin de déterminer si la sensibilité à la tavelure est constante chez un cultivar donné lorsque exposé à différentes sous-populations de l'agent pathogène *V. inaequalis*. Les cultivars McIntosh, Cortland, Empire, Spartan et Paulared ont été inoculés avec des conidies provenant de ces mêmes cultivars afin de mettre en évidence les variations entraînées au niveau de l'efficacité de l'infection et de la production en conidies par lésion. Des

différences considérables pour ces deux composantes ont pu être observées dans les interactions testées. La présence d'une réaction incompatible entre le cultivar Paulared et l'inoculum provenant du cultivar Empire nous laisse entrevoir la possibilité d'utiliser le mélange variétal comme moyen d'amenuiser le risque d'épidémie en verger. Les résultats ont confirmé la tolérance affichée par le cultivar Paulared dans les expériences précédentes et nous laissent croire qu'une économie substantielle de fongicides pourrait être réalisée sur ce cultivar. De plus, l'effet de l'inoculum sur la sensibilité variétale devra maintenant être considéré dans l'évaluation des nouvelles variétés pour leur sensibilité à la tavelure.

L'effet du cultivar sur le patron d'éjection des ascospores au printemps a aussi été étudié, afin de vérifier si les modèles déjà en place sont représentatifs pour les principaux cultivars en production au Québec. Les éjections primaires pour le printemps 2003 ont été suivies pour les cinq cultivars sus-mentionnés et un patron d'éjection a ainsi pu être élaboré pour chacun et ensuite comparé aux prévisions d'un modèle utilisé au Québec. Tous les cultivars ont affiché une période d'éjection retardée par rapport au modèle. Des différences ont pu être observées au niveau du taux d'éjection initial et du taux d'éjection pour toute la saison. Des écarts considérables ont été obtenus pour le nombre de degré jours nécessaires à l'obtention de 5 et 95% d'ascospores éjectées entre les cultivars. Si les essais subséquents confirment ces données, il sera important de modifier ou de créer des modèles qui tiendront compte de l'influence du cultivar sur les patrons d'éjection.

À la lumière des résultats obtenus, il semble clair que les outils en place, la table de Mills et les modèles de maturation d'ascospores entre autres, devront être modifiés afin de tenir compte de l'influence du cultivar et de l'origine de l'inoculum.

RÉFÉRENCES :

- Agrios, G. N. (1997). *Plant Pathology*, 4th Ed. Academic Press, San Diego, California.
- Aldwinckle, H. S. (1974). Field susceptibility of 51 apple cultivars to apple scab and apple powdery mildew. *Plant Disease Reporter* **58**, 625-629.
- Anonyme (1992). Projet pour une stratégie phytosanitaire. M.A.P.A.Q. Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec.
- Anonyme (2003). Les pommes du Québec, Fédération des producteurs de pommes du Québec. <http://lapommeduquebec.ca>
- Anonyme (2004). FAOSTAT Database collections, Janvier, 2004. <http://apps.fao.org/>.
- Aylor, D. E., et Anagnostakis, S. L. (1991). Active discharge distance of ascospores of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* **81**, 548-551.
- Baines, R. C. (1942). The maturation and discharge of ascospores of the apple scab fungus in Indiana and its significance on control of scab. *Indiana Agric. Exp. Stn., Purdue Univ., Bull.* 471.
- Biggs, A. R., et Warner, J. (1990). Full-season and post-harvest application of sterol-inhibiting fungicides to reduce ascospore formation in *Venturia inaequalis*. *Phytoprotection* **71**, 9-15.
- Blaise, Ph et Gessler, C. (1994). Cultivar mixtures in apple orchards as a mean to control apple scab? *Norwegian Journal of Agricultural Sciences*. Supplement No. 17, 105-112.
- Bosshard, E., Siegfried, W. et Schuepp, H. (1985). Erfahrungen mit sterolsynthese-hemmenden Fungiziden zur gezielten Schorfbekämpfung. *Schweiz. Z. Obst- und Weinbau.* **121**, 166-173.
- Bratley, C. O. (1937). Incidence and development of apple scab on fruit during the late summer and while in storage. *U.S. Dep. Agric. Tech. Bull.* 563.
- Braun, P. G., et McRae K. B. (1992). Composition of a population of *Venturia inaequalis* resistant to myclobutalanil. *Canadian Journal of Plant Pathology* **14**, 215-220.

- Brook, P. J. (1969). Effects of light, temperature, and moisture on release of ascospores by *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. *N.Z.Jl agric. Res.* **12**, 214-227.
- Bultitude, J. (1983). *Apples: A Guide to the Identification of International Varieties*, University of Washington Press, Seattle, Washington.
- Carisse, O. et Bernier, J. (2002). Comparison of four *Microsphaeropsis* isolates: biological control potential and effect of environmental factors on growth, pycnidial production and spore germination. *Mycological Research* **106**, 1-8.
- Carisse, O. et Dewdney, M. (2002). A review of non-fungicidal approaches for the control of apple scab. *Phytoprotection* **83** : 1-29
- Carisse, O., et Pelletier, J. R. (1994). Sensitivity distribution of *Venturia inaequalis* to fenarimol in Québec apple orchards. *Phytoprotection* **75**, 35-43.
- Carisse, O., et Rolland, D., (2004). Effect of timing of application of the biocontrol agent *Microsphaeropsis ochracea* on the production and maturation pattern of ascospores by *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* (sous presse).
- Crosby, J. A., Janick, J., Pecknold P.C., Korban S.S., O'Conner P.A., Ries S.M., Goffreda J., et Voordeckers A., (1992). Breeding apples for scab resistance: 1945-1990. *Fruit Var. J.* **46**, 145-166.
- Dekker, J. (1977). The fungicide-resistance problem. *Neth. J. Pl. Path.* **83** (Suppl. 1): 159-167.
- Dewdney, M. (2000). Susceptibility of apple cultivars to *Venturia inaequalis*. Mémoire de maîtrise, Université McGill. 95pp.
- Dewdney, M., Charest, J., Paulitz, T. C., and Carisse, O. (2003). Multivariate analysis of apple cultivar susceptibility to *Venturia inaequalis* under greenhouse conditions. *Canadian Journal of Plant Pathology* (sous presse).
- Gadoury, D. M., et MacHardy, W. E. (1982). A model to estimate the maturity of ascospores of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* **72**, 901-904.
- Gadoury, D. M., et MacHardy, W. E. (1986). Forecasting ascospore dose of *Venturia inaequalis* in commercial apple orchards. *Phytopathology* **76**, 112-118.
- Gessler, C. (1989). Genetics of the interaction *Venturia inaequalis*-*Malus*: the conflict between theory and reality. p. 168-190. Dans : C. Gessler, D. Butt and B.

- Koller (eds.), 1989. Integrated control of pome fruit diseases. Vol II. WPRS-Bulletin XII/6, 346pp.
- Gilpatrick, J. D., et Szkolnik, M. (1978). Maturation and discharge of ascospores of the apple scab fungus. Pages 1-6 dans : Apple and Pear Scab Workshop, Kansas City, MI, 1976. A. L. Jones and J. D. Gilpatrick, eds. N.Y. Agric. Exp. Stn. Spec. Rep. 28.
- Gordon, D. (1991). *Growing Fruit in the Upper Midwest*, University of Minnesota Press.
- Hartman, J. R., Parisi, L., et Bautreais, P. (1999). Effect of leaf wetness duration, temperature, and conidial inoculum dose on apple scab infections. *Plant Disease* **83**, 531-534.
- Heye, C. C., et Andrew, J. H. (1983). Antagonism of *Athelia bombacina* and *Chaetomium globosum* to the apple scab pathogen, *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* **73**, 650-654.
- Hildebrand, P. D., Lockhart C. L., Newbery R. J., et Ross R.G.. (1988). Resistance of *Venturia inaequalis* to bitertanol and other demethylation-inhibiting fungicides. *Canadian Journal of Plant Pathology* **10**, 311-316.
- Hirst, J. M., et Stedman, O. J. (1961). The epidemiology of apple scab (*Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.). Frequency of airborne spores in orchards. *Ann. appl. Biol.* **49**, 290-305.
- Hough, L. F. (1944). A survey of the scab resistance of the foliage on seedlings in selected apple progenies. *Proceedings of the American Society of Horticultural Science* **44**, 260-272.
- James, J. R., et Sutton, T. B. (1982). A model for predicting ascospore maturation of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* **72**, 1081-1085.
- Jeger, M. J. (1981). Disease measurement in a study of apple scab epidemics. *Annals of Applied Biology* **99**, 43-51.
- Jeger, M. J., Swaitt, A. J., et Butt, D. J. (1982). Overwintering of *Venturia inaequalis*, the causal agent of apple scab, on different cultivars. *Annals of Applied Biology* **100**, 91-98.

- Johnstone, K. H. (1931). Observations on the varietal resistance of the apple to scab (*Venturia inaequalis*, Aderh.) with special reference to physiological aspects Parts I and II. *Journal of Pomology* **9**, 30-52; 195-231.
- Jones, A. L. 1981. Fungicide resistance: Past experience with benomyl and dodine and future concerns with sterol inhibitors. *Plant Disease* **65**, 990-992.
- Jones, A. L., et Aldwinckle, H. S., eds. (1990). *Compendium of Apple and Pear Diseases*, The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota.
- Keitt, G. W., Clayton, C. N., et M.H., L. (1941). Experiments with eradicant fungicides for combating apple scab. *Phytopathology* **31**, 296-322.
- Keitt, G. W., et Jones, A. K. (1926). Studies of the epidemiology and control of apple scab. *Wisconsin Agricultural Experimental Station Bulletin* **73**, 1-194.
- Köller, W., Parker, D. M., et Reynolds, K. L. (1991). Baseline sensitivities of *Venturia inaequalis* to sterol demethylation inhibitors. *Plant Disease* **75**, 726-728.
- Köller, W. et Wilcox W. F.. (2001). Evidence for the predisposition of fungicide-resistant isolates of *Venturia inaequalis* to a preferential selection for resistance to other fungicides. *Phytopathology* **91**, 776-781
- Kunz, S., Deising, H., et Mendgen, K. (1997). Acquisition of resistance to sterol demethylation inhibitors by populations of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* **87**, 1272-1278.
- Lagarde, M. P. (1988). Études sur la maturation des ascospores de *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. en vue de l'élaboration d'un modèle. *Second international conference on Plant Diseases*. Annales II/III **4**, 1093-1098.
- Laurens, F. (1999). Review of the current apple breeding programmes in the world : objectives for scion cultivar improvement. EUCARPIA Symposium on Fruit Breeding and Genetics, Oxford (UK), 1-6 Sept. 1996. *Acta Horticulturae* **484**, 163-170.
- Leonard, K. J. (1987). The host population as selective factor. p. 163-179 dans : Population of plant pathogens : their dynamics and genetics. Blackwell Scientific publications, Oxford. M. S. Wolfe et C. E. Caten eds.

- Leonard, K. J., et Mundt, C. C. (1984). Methods for estimating epidemiological effects of quantitative resistance to plant diseases. *Theoretical and Applied Genetics* **67**, 219-230.
- Louw, A. J. (1951). Studies of the influence of environmental factors on the overwintering and epiphytology of apple scab (*Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.) in the winter-rainfall area of the Cape Province. *Science Bulletin of the Department of Agriculture of South Africa* **310**, 1-48.
- MacHardy, W. E. (1996). *Apple Scab: Biology, Epidemiology, and Management*, The American Phytopathology Society, St. Paul, Minnesota.
- MacHardy, W. E., Berkett, L. P., Neefus, C. D., Gotlieb, A. R., et Sutton, K. D. (1999). An autumn foliar scab sequential sampling technique to predict the level of 'scab-risk' next spring. *Phytopathology* **89**, S47.
- MacHardy, W. E., et Gadoury, D. M. (1985). Forecasting the seasonal maturation of ascospores of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* **75**, 381-385.
- MacHardy, W. E., et Gadoury, D. M. (1989). A revision of Mill's criteria for predicting apple scab infection periods. *Phytopathology* **79**, 304-310.
- MacHardy, W. E., Gadoury, D. M., et Rosenberger, D. A. (1993). Delaying the onset of fungicide programs for control of apple scab in orchards with low potential ascospore dose of *Venturia inaequalis*. *Plant Disease* **77**, 372-375.
- MacHardy, W. E., et Jeger, M. J. (1983). Integrating control measures for the management of primary apple scab, *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. *Protection Ecology* **5**, 103-125.
- Massie, L. B., et Szkolnik, M. (1974). Prediction of ascospore maturity of *Venturia inaequalis* utilizing cumulative degree-days. *Phytopathology* **64**, 140.
- Mills, W. D. (1944). Efficient use of sulfur dusts and sprays during rain to control apple scab. *Cornell Ext. Bull.* **630**, 1-4.
- Mills, W. D., et Laplante, A. A. (1951). Diseases and insects in the orchard. *Cornell, Ext. Bull.* **711**, 60 pages.
- Moller, W. J. (1980). Effect of apple cultivar on *Venturia inaequalis* ascospore emission in California. *Plant Disease* **64**, 930-931.

- Moore, M. H. (1964). Glasshouse experiments on apple scab I. Foliage infection in relation to wet and dry periods. *Annals of Applied Biology* **53**, 423-435.
- Olivier, J.-M. (1983). Contribution à la lutte raisonnée contre la tavelure du pommier. Dans "3e Colloque sur les recherches Fruitières", pp. 239-252, Bordeaux, France.
- Olivier, J. M. (1984). Evolution de la lutte contre la tavelure du pommier. *La Défense des Végétaux* **225**, 22-35.
- Olivier, J. M., Trillot, M., Lelezec, M., et Lespinasse, Y. (1984). Résistance et sensibilité à la tavelure chez les principales variétés de pommiers. *Arboriculture Fruitière* **359**, 23-24.
- Palmiter, D. H. (1934). Variability in monoconidial cultures of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* **24**, 22-47.
- Parisi, L., Lespinasse, Y., Guillaumes, J., et Krüger, J. (1993). A new race of *Venturia inaequalis* virulent to apples with resistance due to the *Vf* gene. *Phytopathology* **83**, 533-537.
- Parlevliet, J. E. (1979). Components of resistance that reduce the rate of epidemic development. *Annual Review of Phytopathology* **17**, 203-222.
- Proctor, J. T. A. (1982). Prediction of apple scab ascospore discharge using degree days. *Hort Science* **17**, 496.
- Rossi, V., Ponti, I., Marinelli, M., Giosue, S., et Bugiani, R. (2000). A new model estimating the seasonal pattern of air-borne ascospores of *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint. in relation to weather conditions. *Journal of Plant Pathology* **82**, 111-118
- Schmidt, M. (1936). *Venturia inaequalis* (Cooke) Aderhold. V. Weitere Untersuchungen über die auf verschiedenen Bäumen lebenden Populationen des Apfelschorfpilzes. *Gartenbauwissenschaft* **10**, 422-427.
- Schuepp, H., Siegfried, W., et Bosshard, E. (1984). Gezielte Schorfbekämpfung setzt zuverlässige Überwachung der Infektionsbedingungen voraus. *Schweiz. Z. Obst- und Weinbau*. **120**, 215-227.
- Schwabe, W. F. S. (1979). Changes in scab susceptibility of apple leaves as influenced by age. *Phytophylactica* **11**, 53-56.

- Schwabe, W. F. S. (1980). Wetting and temperature requirements for apple leaf infection by *Venturia inaequalis* in South Africa. *Phytophylactica* **12**, 69-80.
- Seem, R. C., et Szkolnik, M. (1978). Phenological development of apple trees. Pages 16-20 dans : Phenology : An aid to agricultural technology. Univ. Vermont Exp. Stn. Bull no. 684.
- Sholberg, P. L., Yorston, J. M., et Warnock, D. (1989). Resistance of *Venturia inaequalis* to benomyl and dodine in British Columbia, Canada. *Plant Disease* **73**, 667-669.
- Sierotzki, H., Eggenschwiler, M., Boillat, O., McDermott, J. M., et Gessler, C. (1994). Detection of variation in virulence toward susceptible apple cultivars in natural populations of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology*, **84**, 1005-1009.
- Smith, C. A. (1992). Comparative studies on the components of innate partial resistance to *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. in nine apple cultivars, Ph.D. thesis, University of New Hampshire.
- Smith, F. D., Parker, D. M. et Köller, W., (1991). Sensitivity distribution of *Venturia inaequalis* to the sterol demethylation inhibitor flusilazole : baseline sensitivity and implication for resistance monitoring. *Phytopathology* **81**, 392-396.
- St-Arnauld, M., Coulombe, L., Neumann, P., et Jacob, A. (1985). La maturation et l'éjection des ascospores du *Venturia inaequalis* à Frelighsburg (Québec) en relation avec la température et la pluie. *Phytoprotection* **66**, 153-161.
- St-Arnaud, M. et Neumann, P. (1990a). Évaluation au Québec d'un modèle de prédiction de la période annuelle d'éjection des ascospores du *Venturia inaequalis*. *Phytoprotection* **71**, 17- 23.
- St-Arnaud, M. et Neumann, P. (1990b). Un modèle d'estimation de l'état d'avancement de la période d'infection primaire par le *Venturia inaequalis* en vergers de pommiers. *Phytoprotection* **71**, 73-84
- Sutton, K. D. (1992). A potential role for orchard sanitation in the management of apple scab (*Venturia inaequalis*), Ph.D. Thesis, University of New Hampshire, Durham, New Hampshire.

- Sutton, K. D., MacHardy, W. E., et Lord, W. G., (2000). Effect of shredding or treating apple leaves litter with urea on ascospore dose of *Venturia inaequalis* and disease buildup. *Plant Disease* **84**, 1319-1326.
- Sutton, T. B., Jones, A. L., et Nelson, L. A., (1976). Factors affecting dispersal of conidia of the apple scab fungus. *Phytopathology* **66**, 1313-1317.
- Sys, S., et Soenen, A. (1970). Investigations on the infection criteria of scab (*Venturia inaequalis* Cooke. Wint.) on apples with respect to the table of Mills and Laplante. *Agricultura* **18**, 3-8.
- Szkolnik, M. (1978). Relative susceptibility to scab and production of conidia among 30 apple varieties. Dans : "Apple and Pear Scab Workshop", Vol. 28, pp. 11-14. American Phytopathology Society, Kansas City, Missouri.
- Thind, T., Olivier, J.-M., et Clerjeau, M. (1986). Tavelure du pommier: mise en évidence d'une résistance aux fongicides inhibiteurs de la biosynthèse de l'ergostérol. *Phytoma* **381**, 13-16.
- Tomerlin, J. R., et Jones, A. L. (1983). Effect of temperature and relative humidity on the latent period of *Venturia inaequalis* in apple leaves. *Phytopathology* **73**, 51-54.
- VanderPlank, J. E. (1982). *Host-Pathogen interaction in plant disease*. Academic Press, New York.
- VanderPlank, J. E. (1984). *Disease resistance in plants*. Second edition, Academic Press, New York.
- Vera Cruz, C. M., Bai, J., Ona, I., Laung, H., Nelson, R. J., Mew, T-W., et Leach, J. E., (2000). Predicting the durability of a disease resistance gene based on an assessment of the fitness loss and epidemiological consequences on avirulence gene mutation. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **97**, 13500-13505.
- Westwood, M. N. (1988). *Temperate Zone Pomology*, revised edition. Timber Press, Portland, Oregon.
- Wiesmann, R. (1931). Untersuchungen über Apfel und Birnenschorfpilz *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fckl. und *Fusicladium pirinum* (Lib.) Fckl. sowie die Schorfanfälligkeit einzelner Apfel-und Birnensorten. *Landw. Jahrb. Schweiz.* **45**, 109-156.

- Wilson, E. E. (1928). Studies of the ascigerous stage of *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. in relation to certain factors of the environment. *Phytopathology* **18**, 375-418.
- Wolfe, M. S. (1985). The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annual review of Phytopathology* **23**, 251-273.
- Wolfe, M. S. (1992). Barley diseases : Maintaining the values of our varieties. *Proceedings of the Sixth International Barley Genetics Symposium* July 22-27, 1991. Helsingborg, Sweden. L. Munck ed.
- Wolfe, M. S., Brandle, U., Koller, B., Limpert, E., McDermott, J. M., Muller, K., et Schaffner, D. (1992). Barley mildew in Europe : population biology and host resistance. *Euphytica* **63**, 125-139.
- Zhdanov, V. V., et Vinvets, A. D. (1983). The resistance of varieties of apple to Alma-Ata and Orel populations of scab. *Mikologiya i Fitopatologiya* **17**, 329-333.

